

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
FAR-EASTERN BRANCH

Kamchatka Institute of Ecology and Nature Management

P. A. Khomentovsky

ECOLOGY  
OF SIBERIAN DWARF PINE  
(PINUS PUMILA (PALLAS)  
REGEL) IN KAMCHATKA  
(GENERAL SURVEY)



Vladivostok  
Dalnauka  
1995

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Камчатский институт экологии и природопользования

П. А. Хоментовский

ЭКОЛОГИЯ  
КЕДРОВОГО СТЛАНИКА  
(PINUS PUMILA (PALLAS)  
REGEL) НА КАМЧАТКЕ  
(ОБЩИЙ ОБЗОР)



Владивосток  
Дальнаука  
1995

УДК 581.52.2

Хоменковский П. А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). Владивосток: Дальнаука, 1995. 227 с.

Монография является, по замыслу автора, начальной из серии, посвященной тундролесью Северо-Востока Азии и его эдификаторам. На основе обобщения значительного литературного материала и результатов собственных исследований показано место кедрового стланика в современном и отчасти верхнекайнозойском растительном покрове Камчатки.

Рассмотрены некоторые стратегические и тактические аспекты экологических адаптаций кедрового стланика, соотношение и эффективность влияния зональных, региональных и локальных (в т. ч. вулканогенных) факторов абиотической среды на его развитие.

Кратко очерчены направления дальнейших исследований экологии и эволюции тундролесья Северо-Востока Азии, имеющих не только познавательную ценность, но и служащих созданию научной базы эффективного и неисчерпаемого природопользования.

Книга предназначена для лесоведов, ботанико-географов и работников лесного хозяйства, для всех, интересующихся развитием древесной растительности Камчатки, отраженным в жизни одного из уникальных лесообразователей.

Ил. 70, табл. 17 библи.

*The book is, according to the author's idea, the first in series dealing with tundra-forest cover of North-Eastern Asia and its edifiers. Combining a literary survey with self-obtained data, it shows the place of *Pinus pumila*, the most widespread creeping pine in the Northern Hemisphere, in Kamchatka vegetation now and in Late Cenozoic.*

*More attention is paid to some strategic and tactic aspects of Siberian dwarf pine's ecological adaptations, to the impact ratio of zonal, regional and local abiotic factors, including volcanicogenic.*

*A scope of desirable research is also proposed, concerning tundra-forest ecology and evolution, with the objective of establishing scientific basis for effective and inexhaustible management of biological resources.*

*The book is written for forest ecologists, foresters, botanical geographers, who are interested in studying the development of Kamchatka vegetation, revealing in the life of the unique forest-forming species.*

Ил/ 70, tabl. 17, bibl. 442.

Ответственный редактор д. б. н. В. Н. Моложников

Рецензент д. б. н. П. О. Карпачевский

Издано по решению Научно-издательского совета ДВО РАН

ISBN - 5 - 7442 - 0770 - 8

© П. А. Хоменковский, 1995

*Ведь снег-то не выпал. И странно  
Волнуя людские умы,  
К земле пригибается стланик,  
Почувствовав запах зимы...*

Варлам Шаламов

Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), с момента выделения которого в качестве самостоятельного вида прошло около 140 лет, в разные годы интересовал исследователей и практиков в неодинаковой степени. На первых этапах его изучения господствовали научный интерес и философия естествоиспытателей; позже наряду с ними стал более заметен потребительский интерес со стороны промышленных практиков, отчасти проявляющийся и сейчас - по-прежнему на фоне недопонимания места этого уникального растения в северных таежных, тундролесных и тундровых экосистемах, недооценки его главенствующей роли в поддержании стабильности функционирования всего комплекса ландшафтно-почвенных и биотических структур.

Можно выделить несколько последовательных этапов изучения стланика: первые находки и дискуссии о самостоятельности вида в прошлом веке; геоботаническое в широком смысле слова, одновременно научное и прикладное изучение его сообществ в тридцатые годы нашего столетия, связанное, в частности, с планами развития оленеводства и комплексного использования биологических ресурсов на Северо-Востоке Азии (Городков, 1935); более поздние и относительно многочисленные, но разрозненные во времени и в пространстве работы по фенологии, онтогенезу, оценке вегетативной и семенной продуктивности кедровостланиковых сообществ; изучение их естественных и антропогенных смен, типологии формации, и др. При этом основными, абсолютно преобладающими были российские исследования.

Работы, связанные с сырьевым использованием кедрового стланика, были выполнены в основном попутно с изучением древесного сырья традиционно эксплуатируемых прямоствольных пород. В силу специфики строения древостоев (зарослей) стланика, особой формы стволов и крон, эти исследования отличались высокой трудоемкостью. Отсутствие реальной практической потребности в стланике как источнике физико-химического сырья (Вирысов, 1933) обусловили частный характер этих работ.

Всестороннюю сырьевую ценность кедрового стланика начали медленно понимать в течение последних 60 лет (Петров, 1934; Пигулевский, Иванова, 1934; Шейнкер, 1935, 1937; Павлов, 1942; Руш и др.,

1973; Колесникова и др., 1980; Кулакова и др., 1982; Тагильцев, Колесникова, 1991; и др.).

В ближайшие годы неизбежно изменение в лучшую сторону отношения хозяйственников к кедровому стланику. Это обусловлено как появлением новых технологий его переработки, так и прогрессирующим промышленным освоением обширных территорий, где древесная растительность представлена лишь стланиками либо стланиками в значительной степени. Таких территорий в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке десятки миллионов гектаров. Неизбежно встанет вопрос: что делать с этим растительным покровом? При возрастающей необходимости сохранения целостности природной среды и контроля за этим, очевидно, не удастся повсеместно пренебречь судьбой кедрового стланика (как и других стелющихся или лежащих деревьев и кустарников), традиционно пустив их под нож бульдозера.

В течение последних полутора десятилетий опубликованы первые сотни статей, где кедровый стланик упоминается так или иначе (большей частью в типологических описаниях). Специально посвященных ему статей - десятки, а монографических работ всего несколько. Книги написаны по разным причинам и в разных условиях: в силу широкого научного и практического интереса (Тихомиров, 1946, 1949), волею судьбы, давшей шанс выжить после сталинских лагерей и реализовать себя как ученого там, где стланика более чем достаточно (Гроссет, 1959), как следствие сочетания-совмещения высокой сукачевско-тольпинской школы, собственной любознательности естествоиспытателя, уникальности региона - Прибайкалье - исследовательской работы (Моложников, 1975). Среди упомянутых монографий последняя наиболее широка тематически (хотя нам известно, что далеко не весь собранный материал вошел в книгу), она вобрала в себя результаты предшествующих работ; значительное внимание в обзорном исследовании уделено ландшафтной роли стланика, сукцессионным и экзогенным процессам формирования его покрова, консорцивным и ценотическим связям и др.

К сожалению, эти работы в Прибайкалье не были продолжены и углублены, а в других частях арсала стланика вообще не было создано ничего подобного. До сих пор не написана и обобщающая сводка по этому виду.

Наряду с отечественными в последние два десятилетия возрос интерес к кедровому стланику со стороны японских геоботаников и лесных экологов (M. Numata, S. Okitsu, K. Ito, S. Kojima, T. Kajimoto и др.), североамериканских исследователей пятихвойных сосен (R. Lanner, T. Weaver); библиография приводится в соответствующих главах. Большой частью эти работы носят характер начальных, ориентировочных, и, к прискорбию, часто отличаются незнанием богатой рус-

ской литературы, уже содержащей ответы на многие поставленные авторами вопросы. Тем не менее упомянутые детальные исследования, проводимые на современной методической базе, безусловно, полезны в сравнительном аспекте.

В целом можно сказать, что изучение кедрового стланика фундаментальной наукой находится у начала нового витка, обусловленного как возникновением целого ряда экологических проблем нового, глобального уровня, так и необходимостью более тщательного изучения региональных природных комплексов, стоящих перед угрозой антропогенного вмешательства или разрушения.

На Камчатке (в настоящей книге под словом "Камчатка" чаще всего подразумевается собственно полуостров, а не Камчатская область по административному делению, явно неудачному с естественно-географической точки зрения) кедровый стланик как таковой должным образом не изучался на протяжении всей истории лесоводственных исследований в регионе, начиная с лесоустроительных изысканий прошлого века и со времени двух первых комплексных научных экспедиций, исследовавших растительный мир региона. Одна из них была организована на деньги Ф. П. Рябушинского П. П. Семеновым-Тянь-Шанским и проведена под руководством В. Л. Комарова в 1908-1909 гг. (Комаров, 1950), вторая была шведской, состоявшейся в смутное время междувластья (1920-1922 гг.), с участием Э. Гультена (Hulten, 1972).

Разумеется, заметки о "кедровом сланце" с Камчатки появились давно (Регель, 1912; и др.), в середине 30-х гг. он упоминался в сообщениях о результатах работ экспедиций СОПС АН СССР в центральной части и на западном побережье полуострова (материалы последней экспедиции не опубликованы), но не более чем в качестве одного из наиболее распространенных видов древесной растительности — скорее в ботанико-географическом, чем в лесоводческом исследовании (работы В. Л. Комарова, А. Л. Биркенгофа). Стоит отметить, что и Б.А. Тихомиров (1946, 1949 и др.) значительную часть материала для своих работ о кедровом стланике собрал в Пенжинском районе на севере Камчатской области.

В результате работы Лесоводственного отряда второй экспедиции СОПС АН СССР в конце 50-х гг. под руководством Н. Е. Кабанова была написана сводная ботанико-лесоводственная монография по лесам Камчатки (Леса Камчатки..., 1963), однако кедровому стланику, второму после каменной березы лесообразователю на полуострове, в ней не было уделено должного внимания, так же, как и в монографии иной, сугубо лесохозяйственной направленности (Стариков, Дьяконов, 1954). В более поздних работах Н. Е. Кабанова (1972, 1973), по-

священных каменной березе, стланик упоминается как часто сопутствующий ей компонент смешанных лесных ценозов.

Как центр зооконсорций и кормовое растение насекомых-дендрофагов стланик фигурировал в общешаунистических и лесознтомологических исследованиях А. И. Куренцова и Л. А. Ивлиева, выполненных во время той же второй экспедиции СОПС АН СССР (Ивлиев, Кононов, 1959, 1962, 1963, 1966а, б, в; Куренцов, Ивлиев, 1960; Ивлиев, 1962, 1963; Куренцов, Кононов, 1961; Куренцов, 1962, 1963, 1964, 1966, 1967, 1968, и др.), в материалах разнообразных энтомологических экспедиций (ЗИН АН СССР, МГУ, Академии наук Литовской, Эстонской ССР), работавших на Камчатке и неизбежно с ним сталкивавшихся.

Со времени образования Камчатской лесной опытной станции ДальНИИЛХ в начале 60-х гг. интерес к кедровому стланику возрос настолько, насколько это было необходимо при масштабном типолого-ценогенетическом изучении лиственничников, содержащих его в нижнем ярусе (Ефремов, 1973 а, б).

С 1973 по 1980 гг. в центральной части полуострова были проведены некоторые более специализированные, по сравнению с исследованиями А. И. Куренцова и Л. А. Ивлиева, лесознтомологические работы, касающиеся экологии насекомых-ксилофагов хвойных пород, в т. ч. развивающихся на кедровом стланике (Хоментовский, 1981а, 1983а).

В те же годы на востоке полуострова в Кроноцком государственном заповеднике работала экспедиция Ленинградского государственного университета и Ботанического института АН СССР под руководством Ю.Н. Нешатаева. По полученным материалам были написаны работы, посвященные геоботанике кедрового стланика (Нешатаева, 1983а, б; Нешатаев, Нешатаева, 1985).

В ходе нескольких экспедиций на Камчатку, организованных в 70-х гг. Биолого-почвенным институтом ДВНЦ АН СССР для изучения словых лесов, высотной поясности, вулканического воздействия на растительность (в некоторых из них автор принимал непосредственное участие), был получен материал лесоводческого и лесознтомологического характера, так или иначе затрагивающий экологию кедрового стланика (Хоментовский, 1979; Сидельников, 1981; Манько, Сидельников, 1989). Позже С. Ю. Гришиным были продолжены исследования структуры верхней границы леса в Ключевской группе вулканов, включающие изучение особенностей распространения этого растения (Гришин, 1988 а, б.).

Наши исследования собственно кедрового стланика, с самого начала запланированные как комплексные, начались с 1983 г. В разные годы из-за отсутствия на месте необходимых специалистов в той или

иной области таковые приглашались для совместных работ из других регионов. По нашему приглашению вместе с нами в 1984 г. в центральной части полуострова работал геоботанический отряд БИН АН СССР (Нешагасва, 1986, 1988), в 1983-1985 гг. — дендрохронологи из Свердловска (Екатеринбурга) С. Г. Шиятов и В. С. Мазепа. Был собран значительный материал, большая часть которого ввиду крайней трудоемкости измерений все еще находится в обработке. В 1986 г. во время экспедиции БИН АН СССР на Камчатку с участием Л. Е. Родина (организация ее на месте также была взята нами на себя) большую методическую помощь в дендроиндикационных работах оказал Н. В. Ловелиус.

С организацией в 1986 г. Камчатского отдела природопользования ТИГ ДВНЦ АН СССР (ныне Камчатский институт экологии и природопользования ДВО РАН) и с созданием в нем лаборатории экологии растений изучение кедрового стланика как компонента тундролесья существенно расширилось: были начаты исследования почв кедровостланиковой формации, изучение его семеношения, фенологии, морфологии и анатомии, почвенной мезофауны его ценозов, различных аспектов аутоэкологии. Были продолжены типологические работы, начатые автором в 1983-1985 гг. в Камчатской ЛОС ДальНИИЛХ.

С 1988 г. в верхней части восточного макросклона Срединного хребта полуострова, в окрестностях с. Эссо, действует институтская полевая база "Болтит" с заложенными специально для изучения горного тундролесья и кедрового стланика высотными трансектами и постоянными пробными площадями, дополняемыми серией контрольных полигонов. В разные годы были пройдены маршруты с комплексными программами исследования горных, долинных и приморских ценозов в центральной части полуострова, на тихоокеанском побережье, на шлейфах и у подножий активных и потухших вулканов. Некоторые материалы и образцы, попутно собранные по предложенной нами методике в отдаленных районах полуострова, были любезно предоставлены коллегами из различных организаций.

Районы Камчатки, в той или иной мере затронутые полевыми работами, показаны на рис. 1. Кроме того, некоторый сравнительный материал был собран во время экспедиций в Иркутскую область (Южное Прибайкалье и Забайкалье) и в Магаданскую область (хр. Большой Анначат — верховья Кольмы) в 1987 г.

В рамках международного научного сотрудничества полевой материал по динамике радиального и линейного прироста кедрового стланика (искусственные насаждения) и его европейского варианта, сосны *Pinus mugo* Turta, был собран автором в Восточных Альпах и обработан в Федеральном институте леса, снега и ландшафтов (Швейцария).

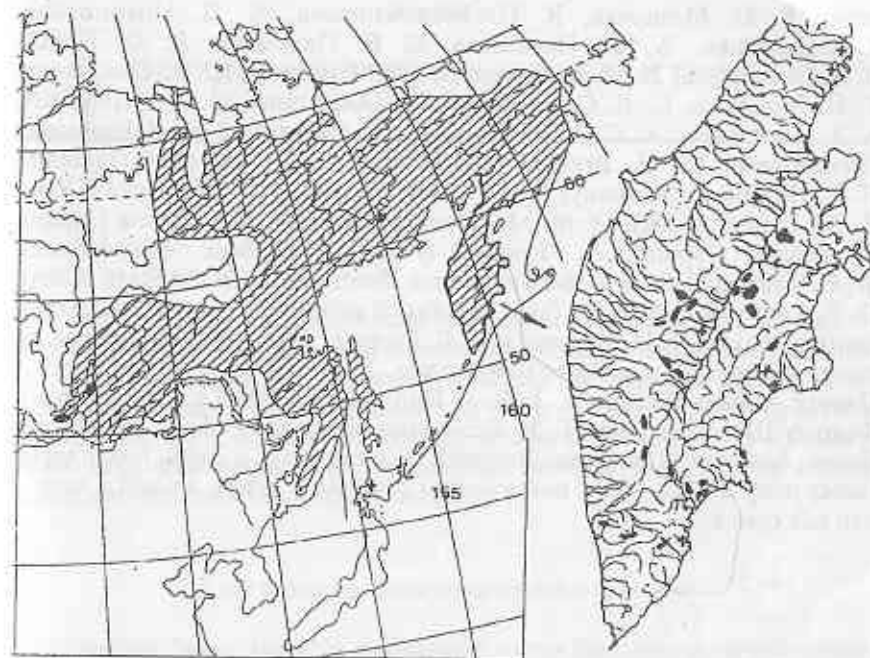


Рис. 1. Основные районы сбора материала (пояснения в тексте). Зачернены места полевых работ автора, + — данные предоставлены коллегами

Разумеется, далеко не все районы Камчатки и иных мест, представляющие интерес для изучения *P. sibirica*, пройдены, далеко не вся желаемая тематика затронута в этой книге. Однако еще остается надежда на то, что полноценные исследования кедрового стланика, удивительного и исключительно важного в "экономике природы" Северо-Восточной Азии растения, когда-нибудь будут развернуты.

Мне очень приятно выразить благодарность тем, кто так или иначе помогал в работе в эти годы и (или) продолжает делать это сейчас — материалом, делом, советом, литературой, консультацией, ободрением. Пусть не обидятся те, кто не увидит своей фамилии — список вышел бы непомерным. Но некоторые имена я назвать обязан (делаю это в алфавитном порядке). Я прошу принять мою благодарность В. А. Базанова, Л. И. Базанову, Д. И. Бермана, Н. Г. Васильева, М. П. Вяткину, Г. П. Девяткина, Р. И. Деколядо, Д. Ф. Ефремова, Л. С. Ефремову, Ю. И. Исайкина, Н. В. Казакова, Л. О. Карпачевского, Ю. Б. Королева, Г. О. Кривошукую, А. Г. Крылова, К. П. Кузнецова, Н. В. Ловелиуса, В. С. Мазепу, Е. М. Марычеву, Е. Г. Мозолев-

скую, Р. С. Моисеева, В. Н. Моложникова, А. П. Никанорова, Т. В. Павленко, А. Ф. Павельева, Е. В. Пименову, В. О. Пойса, В. А. Розенберга, Л. И. Рассохину, В. А. Чурикову, Ю. В. Савинову, Г. И. Худякова, С. Л. Слепцова, А. Н. Сметанина, О. А. Черныгина, А. З. Швиденко, А. С. Шейнгауза, С. Г. Шиятова, W. Baltensweiler (Switzerland), O. U. Braeker (Switzerland), L. Hamet-Ahti (Finland), F.-K. Holtmeier (Germany), G. C. Jacoby (USA), A. D. Laderman (USA), R. M. Lanner (USA), G. M. MacDonald (Canada), M. Numata (Japan), S. Okitsu (Japan), A. Roques (France), J. Sem (Switzerland), W. C. Schmidt (USA), W. Schonenberger (Switzerland), N. M Stark (USA), D. F. Tomback (USA), T. Tsuji (Japan). Я не могу не вспомнить с признательностью Л. Н. Тюлину и Л. Е. Родина, ныне ушедших от нас, за полезные советы и добрые напутствия. Моя особая благодарность — Джиму Лабью (Vernon J. LaBau, University of Alaska, Anchorage) и Фритцу Швайнгруберу (F. H. Schweingruber, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research). Кроме того, я очень благодарен моему отцу и моей семье, помогавшим советом и делом, дома и в поле — кто как сумел.

## ОБОСНОВАНИЕ ВЫБОРА ОБЪЕКТА И ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выбор объекта исследования определил комплексность последнего. Я перечислю некоторые названия направлений и тем, так или иначе затрагиваемых в работе или явившихся ее стимуляторами. Разумеется, ни о какой их исчерпанности не может идти речи: простота бореальных лесов иллюзорна, и тому, кто хочет разобраться в их экологических и эволюционных механизмах (что, по сути, одно и то же), предстоит долгий путь исследований.

### 1. Острота проблем природопользования

Экотон "лес-тундра" в Азиатской части Евразийского континента изучен крайне недостаточно. В той или иной форме (широтной, высотной, приморской) он господствует на огромных территориях (десятки миллионов гектаров) равнин Севера и гор Северо-Востока. Растительный покров экотона к востоку от линии "Байкал — Лена — Верхоянский хребет" формируют две стланиковые формации — кедровостланиковая (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) и ольховостланиковая (*Alnus fruticosa* Rupr. и близкая к ней *A. kamtschatica* (Regel) Kom.), а также, в меньшей степени, две формации прямоствольных деревьев — лиственничная (*Larix sibirica* Mayr) и каменноберезовая (*Betula stamini* Cham.). Исключительно велики, но практически еще не оценены даже качественно их средообразующие и средозащитные функции, имеющие, несомненно, превосходящую ценность по сравнению с любыми сырьевыми.

Антропогенное (промышленное и сельское) освоение этих земель, во многом еще пионерное по колониальной идеологии и приемам подсечного земледелия, прогрессирует вопреки логике, но в соответствии с общественным развитием страны несопоставимо быстрее изучения природных комплексов и слагающих их компонентов. Оно таит серьезную опасность необратимых разрушений и потерь. Это положение, разумеется, не может считаться удовлетворительным: угроза нарушения целостности биосферной оболочки на разных уровнях,

утрата генофонда, нарушение механизмов саморегуляции экосистем приведут к росту числа будущих проблем – не только природопользования, но и выживания человека на Севере, – которых можно было бы избежать.

Фактически проводимая в жизнь в последние годы вопреки здравому смыслу политика "обезпоживания" Севера с перспективой разработки его ресурсов вахтовыми методами содержит еще большую, в полной мере не оцененную угрозу необратимых разрушений природной среды и требует научно обоснованного сопротивления и коренной переработки.

## 2. Нерешенные общенаучные задачи

Абсолютно недостаточно исследованными являются многие фундаментальные вопросы начиная с разработки понятийного аппарата в приложении к структурам и функциям такого специфического, многослойного эколого-географического образования, как экотон "леса-тундра" в его триедином облике – широтно-зональном, высотно-поясном и приморско-поясном.

Не определены до конца общеприемлемые подходы к типологии стланиковой растительности и к принципам классификации биогеоценозов с ее участием. Очевидно, что схемы, разработанные применительно к прямоствольным лесам, не полностью приложимы к лесам стелющимся. Понимание развития последних подразумевает детальный анализ ландшафтных структур (уровни урочища, фации, ландшафта), принципиально важных для выживания древесных растений в неблагоприятной среде.

Очень слабо изучены собственно эдификаторы стелющихся лесов – кедровый и ольховый стланики (последний до сих пор практически остается "белым пятном") – исключительно своеобразные растения не только сами по себе (с позиций систематики, филогении, онтогенеза и аутоэкологии), но и как точки концентрации подчиненных или союзных видов растений и животных, формирующих консорции и сообщества более высокого ранга, часто обладающие высокой степенью экологической автономности при развитии в экстремальных и субэкстремальных абиотических условиях.

Особый интерес имеет перспектива параллельного эколого-эволюционного исследования трех экологических вариантов, не всегда близких таксономически, – трех стелющихся сосен Северного полушария (*P. pumila* в Азии, *P. mugo* в Европе, *P. albicaulis* в Северной Америке), из которых кедровый стланик выделяется наибольшим распространением, наибольшим разнообразием условий существова-

ния и, соответственно, наибольшим эволюционным потенциалом. Эти исследования должны неизбежно затронуть один из аспектов видообразования в бореальных лесах – тему фено- и генотипической "стланиковости" – применительно не только к эдификаторам (роды *Pinus*, *Picea*, *Larix*), но и к иным ценообразователям тундролесья (роды *Betula*, *Alnus*, *Salix*, *Juniperus*).

Недостаточно обобщен имеющийся (более обильный со стороны палинологического и палеогеографического, но не палеоэкологического изучения) и нуждающийся в дополнении материал по динамике растительного покрова регионов, в данном случае – по истории становления стланиковых формаций Северо-Востока Азии в плиоцене, плейстоцене и голоцене. Этот раздел исследований особенно интересен в таком геодинамически активном районе, как Камчатка. На полуострове, значительном по величине и разнообразию по рельефу, окруженном холодными морями и выделяющемся наличием прошлого и современного вулканизма, влияние абиотических факторов на организмы и экосистемы сильнее, история становления древесной, и в т.ч. стланиковой, растительности драматичнее, адаптогенез растений своеобразнее, чем в сходных зонально, но лишенных этих особенностей местах.

## 3. Исследования кедрового стланика

При существующем уровне изученности кедровый стланик можно рассматривать и как единую видовую популяцию, в пределах которой допустимо выделение географических вариаций, и (с некоторой натяжкой ввиду недостатка генетических данных) как три географические макропопуляции (забайкальско-верхиселенскую, верхнеколымско-северокурильско-камчатскую и сахалино-хоккайдско-южнокурильскую), естественные границы которых (рис. 2) изменились за время существования формации в соответствии с геологическими и геоморфологическими переменами. Неисследованными остаются проявления полиморфизма, подвидовые структуры, степень их дивергенции, определение возможных географических центров более интенсивного видообразования.

Обильность и особый, мозаичный характер семеношения стланика обуславливают его гарантированное семенное возобновление на месте (дополняемое соматической "вечностью" материнских особей, о которой будет сказано ниже) в условиях высокой сомкнутости родительского полога (в тех случаях, когда стланик формирует самостоятельный растительный пояс или сплошной покров на значительных площадях), которая является не только стимулятором внутривидового

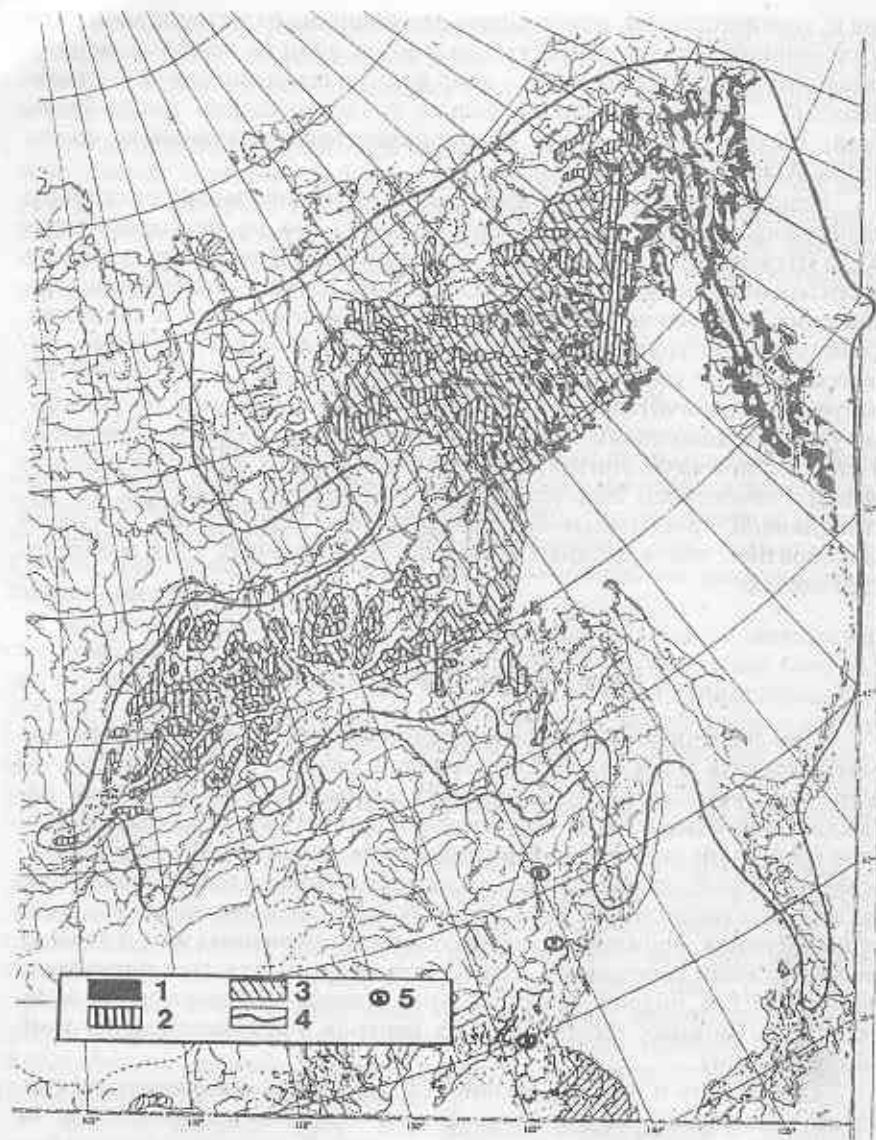


Рис. 2. Ареал кедрового стланика (по: Тихомирову, 1949; Сочава, 1986, с незначительными дополнениями): 1 – господство стланика; 2 – горные тундры с фрагментами стланика; 3 – горные редкостойные листолиственные леса с подростом из стланика; 4 – граница максимального распространения; 5 – изолированные местообитания

соревнования, но и средством межвидовой борьбы за пространство и пищу. В то же время зоохорность растения – неизбежное рассеивание семян на обширных пространствах птицами и млекопитающими в самых разных условиях среды – не только исключает абсолютизацию проявления стабилизирующего отбора и внутривидовой конкуренции на месте, но и постоянно активизирует эволюционный потенциал, формируя новые приспособительные свойства. Мы только прикоснулись к изучению этих процессов; понимание их механизмов и соотношения друг с другом, определение размеров и необходимых (критических) уровней целостности биоценологических и биогеоценотических структур – дело будущего.

Актуально детальное исследование многочисленных экологических адаптаций стланика как особого дерева, стратегия выживания которого состоит в выработке комплекса экологических страховок, системы структурно-функциональных гарантов поддержания эффективной жизнедеятельности в изначально суровых условиях среды. Такие адаптации (изученные лишь отчасти), существующие на уровне организма, ткани, клетки, реализуются в отсутствие жестко детерминированного фенотипа, в гибкости структурных морфологических перестроек растения, в широком структурно-функциональном полиморфизме при неизменности жизненно важных механизмов и свойств (можно упомянуть механизм предзимнего полегания или неизменность качества семян).

Известно, что устойчивость биологической системы в среде с непредсказуемыми изменениями тем выше, чем проще и эластичнее она устроена (May, 1977). Эврибионтность и эвритопность, неспециализированность кедрового стланика могут создать впечатление о его филогенетической молодости, пребывании в стадии арогенеза, за которым последует идиоадаптационная специализация (Северцов, 1939). Возможно, это и так, если считать стланик растением недавних, плиоцен-плейстоценовых холодных эпох. Однако, если принять положение о сохранении биологической информации во времени (Онопrienko, 1985), то применительно к стланику, унаследовавшему генетический материал прямостоящих кедровых сосен и дополнившему его приобретенным в ледниковые эпохи, речь идет скорее о постоянно обновляемом преформированном эпигенезе, по О.Гертвигу, или о своего рода "хроническом микроарогенезе".

Способность к широкому выбору способов выживания говорит о наполненности генетического банка вида, унаследовавшего ее от предшествующих форм, очевидно общих для кедровых сосен. Отмеченные свойства кедрового стланика (Хоментовский, 1991а) и его об-



ширное распространение позволяют рассматривать этот вид в качестве удобного объекта экологического и микроэволюционного мониторинга, особенно при сочетании высокого уровня природной динамики с высокой напряженностью антропогенного, преимущественно разрушительного воздействия.

Разумеется, изучение всего вышперечисленного превышает возможности не только одной монографии, но и одной научной жизни. Нам хотелось бы начиная с этой книги пригласить к обобщению того, что сделано в исследовании тундролесья Северо-Востока Азии (сначала на примере Камчатки) и кедрового стланика как его важнейшего компонента, и, если удастся, представить в будущем как можно полнее все известные на сегодняшний день знания о предмете, которые могут быть применены как в процессе научного осмысления мира, так и в практическом природопользовании в относительно нетронутых пока районах, освоение которых будет развиваться, видимо, со скоростью, какую сейчас трудно предположить.

Кроме того, использование этой книги в образовательных целях, возможно, позволит хотя бы отчасти изменить неуважительное отношение к кедровому стланику (как и ко всем степным деревьям, "из которых и доски не сделаешь") со стороны всех, кто работает в лесу, кто так или иначе связан с хозяйством в лесу и лесотундре.

И наконец, при восстановленном нормальном развитии науки в России, которое должно быть рано или поздно иметь место, сравнительное изучение разбросанных по трем континентам представителей фактически единого в глобальном смысле пояса стланиковых сосен Северного полушария силами международных групп исследователей также представляется не только чрезвычайно интересным с эколого-эволюционных позиций, но и жизненно необходимым (Хоменковский, 1991б). Глобальные климатические изменения, обращающие на себя все большее внимание, хорошо диагностируются состоянием бореальных лесов, особенно в предельных условиях выживания организмов. Эти пределы и заняты стланиковыми лесами как в широтно-зональном, так и в высотно-поясном измерениях. Известно, что состояние верхней границы леса – важный индикатор экологического благополучия ландшафта, предвестник возможных нежелательных изменений его динамического равновесия (Lucien et al., 1988). Это же касается и северной границы леса. Поэтому привлечение внимания к той точке зрения, что исследования на тему "Лес в естественно-экстремальной среде" будут эффективны только при проведении их в широком, субглобальном масштабе, на наш взгляд, также оправдано.

Возможно, название книги не вполне отражает содержание написанного, но если принимать экологию, эволюцию и географию как

границы одного процесса – познания жизни во времени и в пространстве, то противоречия нет. При рассмотрении узкоэкологических (адаптивных) аспектов мы старались соблюсти два правила, идущие от Г. Ф. Морозова, Л. С. Берга и др. и удачно сформулированные Б. А. Юриевым (1966): а) раскрытие географической природы явления; б) рассмотрение современного состояния растительного мира как момента его истории. Без этого смысл работы терялся.

# КЕДРОВЫЙ СТЛАНИК: ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, АРЕАЛ, РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ В БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ



## 1.1. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И АРЕАЛ

В настоящее время вид в отечественной таксономии именуется следующим образом: род *Pinus*, подрод *Haploxylo*, секция *Cembra* (бескрылые семена), ряд *Pumilae*, вид *Pinus pumila* (Pallas) Regel (Бобров, 1978; Крылов и др., 1983). Современное представление о систематическом положении кедровых сосен представлено в табл. 1.

Следует отметить, что в схеме Е.Г. Боброва внутри подрода *Haploxylo* наряду с секцией *Cembra* существует секция *Strobis*, которая включает два вида сосен с бескрылыми семенами (*P. armandii*, *P. flexilis*), а в работе Г.В. Крылова с соавторами секция *Strobis*, также находящаяся внутри подрода *Haploxylo*, включает два вида сосен, у которых семена имеют длинное крыло (*P. griffithii*, *P. lambertiana*).

В североамериканской таксономии (Critchfield, Little, 1966) подрод *Haploxylo* именуется подродом *Strobis*, для представителей которого общей (но не обязательной) чертой является бескрылость семян. В его состав также входит секция *Strobis*, в состав последней — подсекция *Strobi*, включающая в себя упомянутые выше четыре вида сосен из секции *Strobis* отечественных схем, и подсекция *Cembrae* (обязательно бескрылые семена), куда помещен кедровый стланик и виды сосен, в российских схемах находящиеся в секции *Cembra*, — кедровые, или каменные, сосны (stone pines).

Систематическое положение кедровых сосен (фрагмент схемы)

Литературный источник	Подрод	Секция	Ряд (подсекция)	Вид
	<i>Haploxylo</i>	<i>Cembra</i>	<i>Koraiensis</i>	<i>P. koraiensis</i> **
Бобров, 1978; Крылов, Таланцев, Козакова, 1983			<i>Pumilae</i>	<i>pumila</i> ** <i>albicaulis</i> **
			<i>Sibiricae</i>	<i>sibirica</i> ** <i>cembra</i> **
			<i>Flexilis</i>	<i>armandii</i> ** <i>flexilis</i> ** <i>parviflora</i> *
		<i>Strobis</i>		<i>griffithii</i> <i>lambertiana</i>
Lanner, 1990	<i>Strobis</i>	<i>Strobis</i>	<i>Cembrae</i>	<i>albicaulis</i> ** <i>cembra</i> ** <i>koraiensis</i> ** <i>pumila</i> ** <i>sibirica</i> **
			<i>Strobi</i>	<i>lambertiana</i> <i>flexilis</i> ** <i>armandii</i> ** <i>griffithii</i> <i>parviflora</i> *

\* - частично бескрылые семена, \*\* - бескрылые семена

Кедровый стланик в качестве самостоятельного вида описан Регелем в 1858 г.: "*P. pumila* Rgl., Index Semin. Hort. Peterop., 1858, p. 23, et Bull. Soc. Nat. Moscou, XXXII, 1859, 1, p. 211" (цит. по: Hulten, 1926; Комаров, 1927. С. 102; Бобров, 1978; Крылов и др., 1983; Miyabe, Kudo, 1984). Некоторые синонимы вида и его названия на разных языках, взятые из указанных выше и иных источников, приведены в табл. 2 и 3; более подробный список синонимов дан Б. А. Тихомировым (1949).

Ареал стланика обозначен В. Н. Моложниковым (1975), как типичный ангаро-пацифический. Несколько дополнив данное А. И. Толмачевым (1959) определение, ареал стланика можно было бы назвать сибирско-охотским, что, в принципе, то же самое.

Очевидно, до сих пор наиболее полной является карта ареала кедрового стланика, составленная по многим источникам Б. А. Тихомировым (1949) и затем дополненная В. Б. Сочавой (1986). Эдификационная часть ареала составляет около 25 млн га, общая занимаемая стлаником площадь, в пределах покрытой лесом, — около 35 млн га (Крылов и др., 1983).

Таблица 2

Синонимия кедрового стланика, основной список по Тихомирову (1949) с дополнениями

Синоним	Автор и год ссылки
<i>Pinus Cembra</i> var. <i>pumila</i>	Pallas, 1784
<i>Haploxyton pumila</i> (Pall.) comb. nov.	Steller
<i>Pinus cembra</i> var. <i>slanetz</i>	Chamisso, 1831
<i>Pinus cembra</i> var. <i>pygmaea</i>	Loudon, 1838
<i>Pinus koraiensis</i>	Siebold, Zuccarini, 1842
<i>Pinus parviflora</i> var. <i>auctor</i>	Siebold, Zuccarini, 1842
<i>Pinus pygmaea</i>	(Loudon) Fisch, ex Spach, 1842
<i>Pinus cembra</i> var. <i>pumila</i> Pall.	Engelm., 1836
<i>Pinus Cembra</i>	Дитмар
<i>Pinus cembra</i> ssp. <i>pumila</i>	(Pallas) Palla ex Rikli, 1909
<i>Pinus cembra pumila</i>	Гюшов, 1906
<i>Pinus cembra</i> auct. pp. non L.	Shaw, 1914
<i>Haploxyton pumila</i>	(Pall) Komarov, 1927
<i>Cembra pumila</i>	(Pall.) V. Petrov, 1930

Таблица 3

Названия кедрового стланика в языках народов, живущих в его ареале

Название	Язык (ссылка, если известна)
Кедровый стланник, стланец, кедровник, кедрач, кедровый стланец, кедровый стланец, кустарничкомидная кедровая сосна, карликовый кедр, кедровый стланник	Русский (Комаров, 1927; Савич, 1928; Каннер, 1954; Васильев, 1957, и др.)
Хай-матсу (Hai-matsu)	Японский (Miyabe, Kudo, 1984)
Тодонун, хепеккере, нумни, пон-ни	Айнский (Тихомиров, 1949; Miyabe, Kudo, 1984)
Болгит	Эвекский (Алдуканов, личное сообщение)
Ситгон	Ительменский (Гюшов, 1906)
Больбенккура	Нагайский (Будищев, 1898)
Шим, мусирис	Нивхский (Будищев, 1898)
Болгитга	Ороченский (Тихомиров, 1949)
Гырголь	Чукотский (Тихомиров, 1949)

Граница распространения вида проходит по Чукотскому полуострову, составляя северо-восточный предел лесотундры в Евразии, далее следует на юг, захватывая все континентальное и островное североазиатское побережье материка (до о-ва Хоккайдо включительно), выклинивается в высокогорьях о-ва Хонсю у 36° с.ш. Затем через горы севера Корейского полуострова и хр. Малый Хинган граница ареала выходит в южное Забайкалье и Прибайкалье, к своему западному пределу. Вновь повернув на северо-восток, она вдоль течения Витима и Лены достигает севера Верхоянского хребта (и крайней северной точки 70° 30' с.ш.) и замыкает круг на востоке, пересекая реки Омолон, Яну, Индигирку, Колыму (рис. 2).

На большей части ареала, особенно в тяготеющих к Пацифике районах, средообразующая, ландшафтная роль стланика исключительно высока, она несколько снижается к северу от Верхоянского хребта, в сторону более холодного и континентального климата и к западу, к условиям более сухого и континентального климата (Яровой, 1939; Моложников, 1975). В западной части ареала она существенно снова во влажном климате – на аazonально влажном Хамар-Дабане и на обращенных к Байкалу склонах Баргузинского хребта.

Охлаждающему действию Байкала на растительность посвящена обширная литература, начиная с исследований В.Н.Сукачева и Г.И.Поппавской (1914). Моноументальная работа написана Л.Н.Тюлиной (1976) при участии В.Н.Моложникова. Инверсии климата на берегу Байкала отразились в геоботаническом названии: "ложноподгольцовый подпояс лесного пояса" (Преображенский и др., 1959; шт. по: Тюлина, 1976). Если приравнять уровень Байкала (456 м) как точку отсчета к уровню мирового океана, то характер вертикальной поисности растительности с участием стланика на обращенных к озеру горных склонах оказывается разительно сходен с таковым на той же параллели, но в противоположной, крайне восточной, точке суши и ареала стланика – на камчатском берегу Тихого океана.

## 1.2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ВИДА

В секцию *Cembrae* кроме кедрового стланика входят четыре вида кедровых сосен. Это *P. albicaulis*, *P. sibirica*, *P. koraiensis*, *P. cembra*. Однако к ряду *Pumilae* в этой секции принадлежат лишь два вида: кедровый стланник *P. pumila* и североамериканская белоствольная сосна *P. albicaulis* Engelm., близкая к нему по строению хвои (Литвинцева, 1974); остальные же виды распределены по другим рядам.

В секцию *Cembra* отечественных схем и в подсекцию *Strobi* секции *Strobus* американской схемы входит также мелкоцветковая сосна *P. parviflora* Sieb. et Zucc. (syn. *P. pentaphylla* Mayr). Я упомянул о ней потому, что на Японских островах кедровый стланик был описан Зибольдом и Цуккарини раньше Регеля, в 1842 г., но под именем *P. parviflora* (Miyabe, Kudo, 1984). Забегая вперед, следует отметить, что Н. Миров (Mirov, 1967) считал кедровый стланик, имеющий общие черты как с *P. sibirica* Du Tour., так и с *P. parviflora*, чем-то вроде связующего звена между этими видами.

В течение долгого времени видовая самостоятельность кедрового стланика подвергалась сомнению. До сих пор нет полной согласованности взглядов на происхождение этого растения, его филогенез. Б.А. Тихомиров (1949) предполагал тесную филогенетическую связь *P. pumila* прежде всего с сибирским кедром *P. sibirica*, в своем распространении значительно перекрывающим ареал стланика в его западной части (рис. 3) и имеющим сходство с последним в строении пыльцы (Куприянова, Литвишцева, 1974; Бобров, 1978) и хвой (Нестерович и др., 1986). Однако, насколько известно, описаний таких гибридов, способных к дальнейшему воспроизводству, не существует. Подробное описание кедровников с ярусом кедрового стланика приводит Л.Н. Тюлина (1976); там же она упоминает работы В.А. Повариницына, Л.И. Мальничева, Н.В. Дышца, А.И. Бузькина, указывавших на существование таких сообществ, что само по себе говорит против предположения о гибридизации двух видов. На восточном берегу Байкала (район Святого Носа) мне приходилось видеть растущие на прибрежных дюнах вплотную друг к другу и не скрещивающиеся (по крайней мере, визуально этого не удалось обнаружить) особи обоих видов. То же я наблюдал совсем в иной, горной группе местообитаний обоих видов — на хр. Хамар-Дабан. Возможно, причиной нескрещивания является несовпадение фенофаз, и в частности времени пыления, — так, как это было отмечено во взаимоотношениях другой пары близких видов, сосен *P. mugo* и *P. sylvestris* (Christensen, 1987).

Иного мнения придерживались В. Л. Комаров (1927), Л. И. Мальшев (1960; цит. по: Моложников, 1975), Де Ферре (De Ferre, 1966), М. Нумата (Flora and vegetation..., 1974; личное сообщение), С. С. Харкевич (1984), У. Кричфилд (Critchfield, 1986), предполагавшие более вероятным происхождение кедрового стланика от уже упоминавшейся более теплолюбивой мелкоцветковой сосны *P. parviflora*, растущей только на Японском архипелаге. Проф. Х. Тагава (H. Tagawa, личное сообщение) указывал на существование локального гибрида *P. pumila* и *P. parviflora*, известного как *P. hakkodensis* Makino, однако сведений о надежном статусе и успешном воспроизводстве последнего встретить в литературе не удалось.

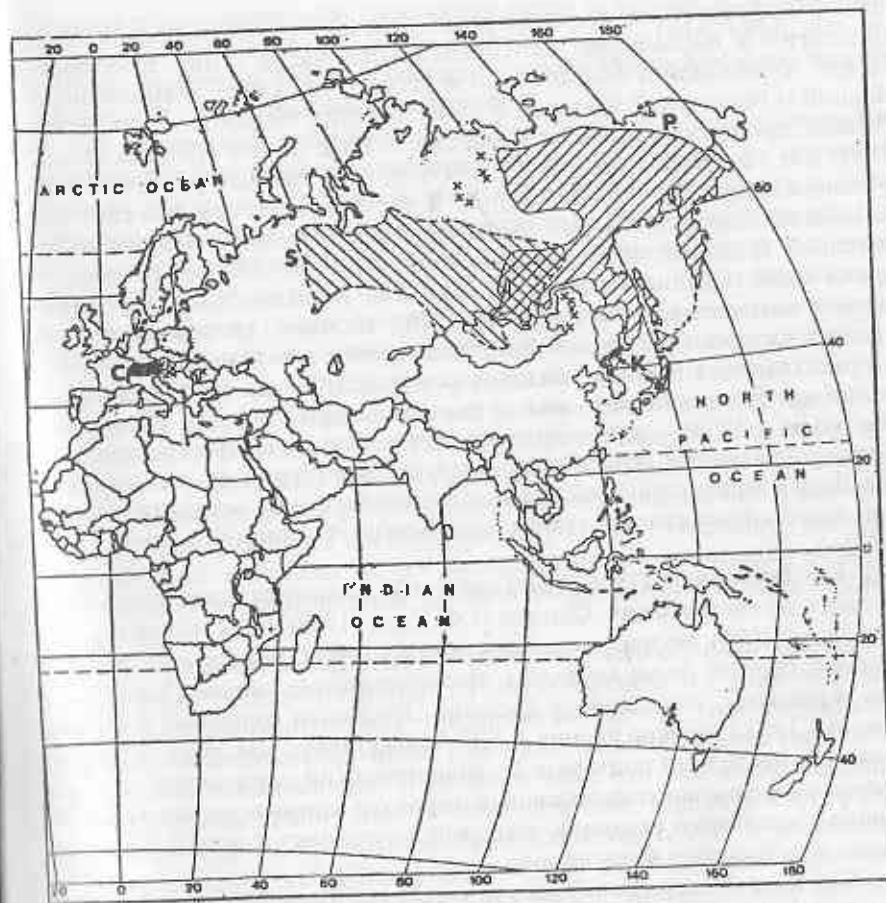


Рис. 3. Ареалы кедровых сосен в Евразии (по: Critchfield, Little, 1966; Praydin, Iroshnikov, 1982): P — *Pinus pumila*, S — *P. sibirica*, C — *P. cembra*, K — *P. koraiensis*

Сомнение в гипотезе о японском происхождении кедрового стланика высказал Р. Лэнгер (Langer, 1990), указав на отмеченную японскими же исследователями видовую неопределенность самой мелкоцветковой сосны, а Н. Миров (Mirov, 1967), как отмечалось выше, основываясь на близком содержании терпенов (в частности, дельта-3-карена) в сибирском кедре и кедровом стланике, дипломатично поставил последний между двумя вероятными предками.

Не в пользу гипотезы о японском происхождении стланика говорит сопоставление ряда положений. Во-первых, большая часть ареала *P. pumila* с несравнимо более богатым спектром условий, определяю-

ных изменчивость и, соответственно, успешность становления вида, находится в бореальной, континентальной части Азии. Во-вторых, между Курильскими о-вами Уруп и Итуруп проходит граница Бореальной и Восточно-Азиатской флористических областей – т. н. линия Миябе, продолжающаяся на Сахалине в виде линии Шмидта (Hara, 1959; цит. по: Баркалов, 1985; Ио, 1980), отражающая различия флоры-фауны сопредельных территорий. В-третьих, известно, что само образование Японского моря – явление в геологическом масштабе относительно недавнее, плиоцен-плейстоценовое. Во всяком случае, во время плейстоценовых регрессий Сахалин, Курилы, Хоккайдо имели связи с континентом (Велижанин, 1970). К этому времени кедровый стланик уже рос на будущем Японском архипелаге (Тихомиров, 1949), а существующая и сейчас видовая неопределенность межконтинентальной сосны на Японских островах – выделены три подвида (Flora and vegetation..., 1974) – лишь подтверждает ее филогенетическую юность. Сосну *P. parviflora* скорее всего следует рассматривать как продукт новейшего эндемизма, свойственного флоре и фауне островов и большей части тихоокеанского побережья Северной Азии (Куренцов, 1967, 1968).

Б.А.Тихомиров (1946, 1949) считал кедровый стланик видом ангарского происхождения. Однако И.Ф.Удра (1978) и Г.В. Крылов с соавторами (1983), подразумевая происхождение *P. pumila* от *P. sibirica*, считают первый более молодым, плейстоценовым видом, "гляциальным дериватом" ледникового времени. Это почти совпадает с высказанной в 1953 г. точкой зрения В.Б.Сочавы (1986) с тем лишь дополнением, что последний подчеркивал тихоокеанский, муссонный, а в оптимально умеренно континентальный характер климатических условий развития кедрового стланика, который он относил к видам подольцового и голыцового комплексов.

Как показывает анализ ареала и спектра занимаемых стлаником местообитаний, как подтверждают данные, касающиеся особенностей его воспроизводства (Khomentovskiy, 1994), истории распространения по Камчатке в период от плиоцена до настоящего времени (Хоментовский, Егорова, 1990; Khomentovskiy, Egorova, 1991), все высказанные выше мнения не противоречат, а дополняют друг друга. Материалы исследований последних лет уточняют картину развития кедровостланиковой формации в неогене и антропогене (см. гл. III). Забегая вперед, можно отметить, что стланик как вид сформировался не позже середины плиоцена.

Кажется уже общепринятым напрашивающийся при простом сравнении ареалов и условий существования видов вывод, что *P. sibirica* является производным от *P. sibirica* (рис. 3). Е.Г. Бобров (1978)

говорит о проникновении сибирского кедра в Европу во время плейстоценовых похолоданий. Л. Ф. Правдин (1960, 1964, 1969; цит. по: Pravdin, Troshnikov, 1982) – о разрыве единого праареала этих двух видов в эпохи плейстоценовых оледенений.

В течение всего кайнозоя преобладали разнообразные миграции животных и растений на запад, в небольшую Европу, из огромной Сибири, где с мелового времени существовали территории с более древними горными системами и умеренным климатом, где неоднократно возникали связи с Северной Америкой, раньше началось похолодание (Толмачев, 1943; Флоров, 1955; Городков, 1977). Фаунистические миграции из охлаждающейся Сибири также были интенсивными в южном направлении – в Китай, Корю, Японию (Кальке, 1976).

Таким образом, Сибирь, а не Европа, не Япония и не Северная Америка в силу глобальных причин являлась источником распространения многих видов, в т. ч. и кедровых сосен. Кедровый стланик, возникнув на территории Ангариды в третичное время или раньше, при активной зональной дифференциации климата постепенно в холодные эпохи распространился по современному ареалу. Очевидно, он попал на Японский архипелаг до его разъединения с континентом и не может считаться производным от явно более молодого вида – сосны *P. parviflora*.

В отношении механизма его распространения можно согласиться с гипотезой Р. Лэннера (Lanner, 1990) о переносе его туда кедровкой *Nucifraga caryocatactes* (как предполагает автор, "последовательно, через ряд нешироких проливов"). Однако опубликованное здесь же категоричное высказывание Лэннера о том, что все виды подсемейства *Cembrae* произошли от одного общего предка, семена которого были занесены кедровкой, "архитектором и прародителем" – "progenitor as the ultimate architect" (Lanner, 1990. P. 20) – по просторам двух континентов, представляется недостаточно обоснованным. Автор безусловно прав лишь в одном: эволюция сосен, семена которых распространяются птицами-мигрантами (прежде всего врановыми), надо исследовать параллельно с изучением эволюции последних (рис. 4).

Очевидно, прав был Б. А. Тихомиров, полагая, что кедровый стланик и сибирский кедр могли иметь общего предка или первый произошел от второго, но их филогенетические судьбы разошлись так давно (поздний миоцен – ранний плиоцен?) и в силу существенных изменений климата зональная дивергенция районов произрастания продвинулась так далеко (подтверждается палеоботаническими данными), что видовая самостоятельность каждого из видов (не допускающая возможности продуктивного скрещивания) на сегодняшний день подвергнута сомнению быть не может.

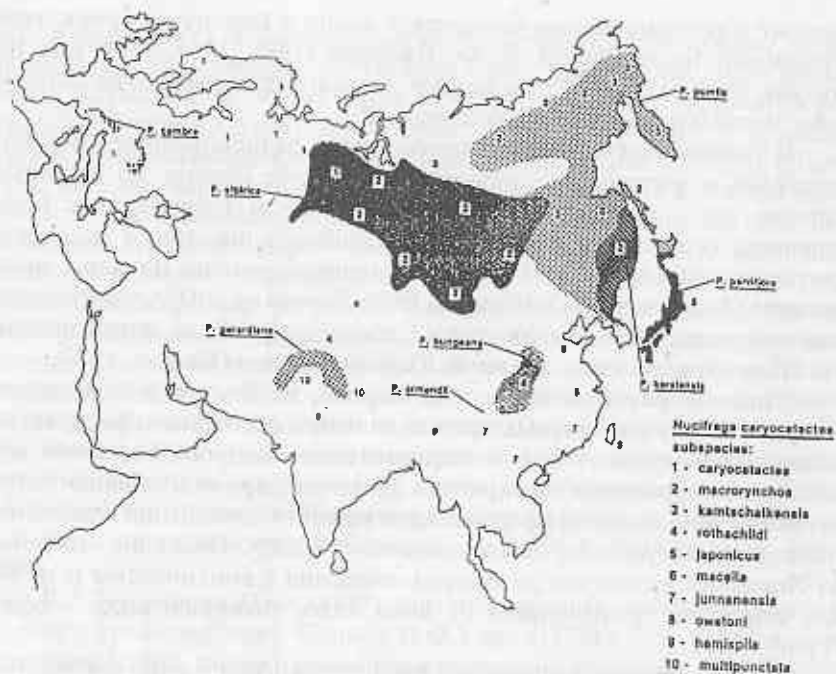


Рис. 4. Ареалы подвидов кедровок, распространяющих кедровые сосны, по Т. П. Деметьеву с соавторами (Lanner, 1990). *Nucifraga caryocatactes* subspecies: 1 - caryocatactes, 2 - macrorhynchos, 3 - kamtschatskensis, 4 - rothschildi, 5 - japonicus, 6 - macella, 7 - junnanensis, 8 - owstoni, 9 - hemispila, 10 - multipunctata.

На наш взгляд, заслуживает доверия и точка зрения В. Б. Сочавы, что кедровый стланик есть восточносибирско-притихоокеанский вид по региону происхождения так же, как целый комплекс видов Северо-Западной Пацифики: каменная береза (*Betula ermanii* Cham.) – второй крупнейший эдификатор климаксовых лесов умеренно-бореальных широт тихоокеанского побережья Азии, сопутствующие им *Rhododendron aureum*, *Betula middendorffii*, что заметно по совпадению их ареалов, по зональной специфике (Васильев, 1942; Тихомиров, 1949; Колесников, 1961; Кабанов, 1972, 1973).

По климату происхождения и предпочтения кедровый стланик, судя по всем известным материалам, принадлежит к бореальным среднегорным влаголюбивым видам, вытесненным в те широтные, высотные и прибрежные местообитания, где он сейчас растет, более теплолюбивыми конкурентами в благоприятные для них геологические эпохи. Зональность его произрастания заметно коррелирует с гео- и климатической динамикой регионов и Земли в целом (Егорова, Хоментовский, 1988).

Сейчас, в конце голоцена, находясь в фазе активного распространения, он успешно сосуществует, деля местообитания по мезо- и микроклиматическим приоритетам с видами холодного континентального климата (лиственницы Восточной Сибири). В условиях пионерного освоения вулканогенных (а теперь и антропогенных) геотопов Камчатки он традиционно конкурирует с близкой по требованиям к качеству абиотической среды каменной березой и не может ужиться со своим эколого-эволюционным аналогом елью аянской, также типично притихоокеанским видом.

### 1.3. ВИКАРИАНТЫ

Не имея собственного материала, достаточного для сколько-нибудь полного сопоставления, но считая необходимым привлечь внимание к этому аспекту, я кратко остановлюсь здесь и в дальнейшем буду возвращаться в сравнениях к двум другим стелющимся соснам Северного полушария, упомянутым во введении.

Во-первых, это близкородственная кедровому стланику растущая в Скалистых горах Северной Америки белоствольная сосна (рис.5) *P. albicaulis* Engelm. (1863, Trans. Acad. Sci. St. Luis; цит. по: Бобров,



Рис. 5. Ареал викарианта кедрового стланика белоствольной сосны *P. albicaulis* Engelm. в Северной Америке (по: Arno, Hoff, 1990) в качестве основного (1) и подчиненного (2) компонента субальпийского пояса

1978), степень генетической близости которой с *P. pumila*, нетипичность или ложность ее викариизма (Contandriopoulos, 1981) еще предстоит выяснить. Судя по вариабельности структур ДНК и состава изоферментов кедровых сосен (Krutovskii et al., 1994), рассмотренные выше филогенетические построения, основанные на морфолого-анатомических критериях, требуют ревизии, учитывающей максимально точные геологические сроки возможных дивергенций.

Не вдаваясь в споры кладистов и фенетиков о принципах викариантной биогеографии (Platnick, Gareth, 1984), приходится признать, что в систематике кедровых, или каменных, сосен далеко не все ясно. Достаточно привести недвусмысленное высказывание У. Кричфилда (Critchfield, 1986): "...противоречия и особенности воспроизводства, в морфологии органов, в скрещивании и биохимических вариациях представляются непреодолимыми, способными разрушить большую часть классификаций внутри секции *Strobus*" (цит. по: Lappet, 1990, P.20). Поэтому я не стану делать акцент на таксономии, ограничившись изложенным выше, а зафиксирую то, что важно для дальнейшего изложения материала о кедровом стланнике в сравнительно-сопоставительном аспекте: оба вида сосен чрезвычайно близки не только фенотипически (рис. 6), но и экологически — настолько, насколько это может быть с учетом различий регионов и местобитаний при формировании одного субальпийского пояса растительности.

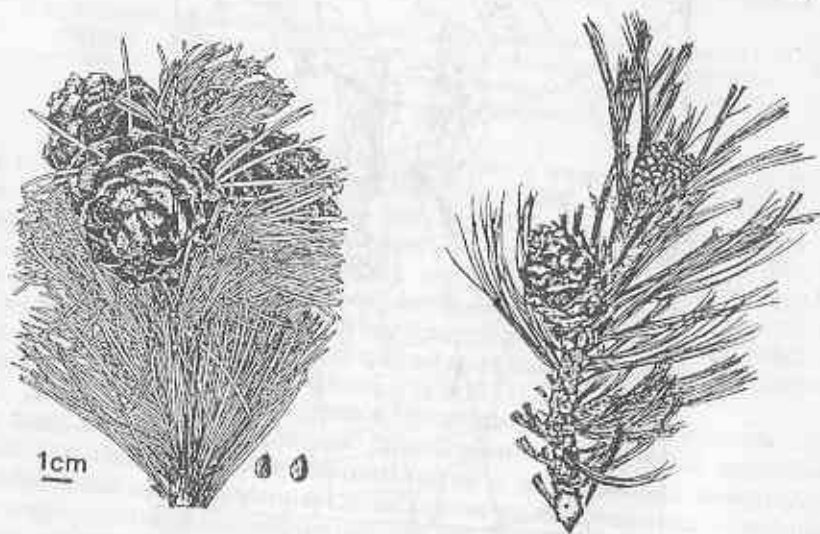


Рис. 6. Побеги и шишки слева направо: *P. albicaulis* (по: Sudworth, 1908) и *P. pumila* (по: Miyabe, Kudo, 1984)

Ниже приводятся составленные на основании собственных наблюдений и сведений, почерпнутых из литературы (Sudworth, 1908; Овсянников, 1930; Тихомиров, 1949; Щепотьев, 1949; Каппер, 1954; Sepsen, 1951; Ворошилова, 1974; Elias, 1980; Hasic, 1990; Arno, Hoff, 1990; Familiar trees..., 1991) краткие сравнительные характеристики обоих видов (табл. 4).

Таблица 4

Некоторые сравнительные характеристики двух викарирующих стланиковых сосен Северной Пацифики

Параметр	<i>P. pumila</i>	<i>P. albicaulis</i>
Облик	Кустообразное дерево с ветвящимися почти от основания стволом, в результате чего несколько (3-5-8) физиологически равноценных ветвей придает ему облик многоствольности. Ветви сначала стелются по поверхности почвы и в подстилке, затем изогнуто поднимаются (форма кроны зависит от рельефа экотона). В подветренных или слабо освещенных местообитаниях стланник может иметь, как исключение, короткий (1-1,5 м) ствол. На открытом ветру плакоре может формироваться ствол, распадающийся по земле и наклоняющийся ветвиться на расстоянии 1-3 м от основания	Дерево альпийской зоны с коротким и скелетным, часто кривым стволом (иногда многоствольное) и широкой, неправильной формы кроной (у молодых деревьев она может иметь более правильные очертания). Иногда, в соседстве с узокроными двойными, приобретает такую же, как они, форму. К старости крона может расширяться, но только в верхней части. В открытых ветрам высокогорьях имеет вид стелющейся оси куста, длинные изогнутые ветви почти прижаты к земле. По облику можно спутать с <i>P. flexilis</i> , однако виды легко различаются по шишкам
Корневая система	Поверхностная; более 90% корней находится в подстилке и в органогенном горизонте, не глубже 15-20 см, отдельные корни идут вертикально вниз	На примитивных и бедных почвах поверхностная, на богатых мощно развивается вниз
Высота ствола	Сезонная высота (перпендикуляр от вершин стволов-ветвей к поверхности почвы в разгар вегетации) в разных экотонах может варьировать от 0,4 до 6 м, в среднем спелое дерево имеет высоту 2,5-3,5 м. При этом длина стволов-ветвей может достигать 15-20 м	Обычно от 4 до 12 м, в благоприятных условиях — до 24 м
Диаметр ствола	Обычно до 10-15 см (редко до 25-30) в базальной части; измерения на высоте 1,3 м невозможны	Обычно от 25 до 60 см, в благоприятных условиях — до 90 см (на высоте 1,3 м)

Параметр	<i>P. pumila</i>	<i>P. albicaulis</i>
Хвоя	По пять штук в пучке, длина 4-10 см, держится от 2 до 7-8 лет, чаще 4-6. В сечении может измениться от треугольника (на юге ареала) до трилэпидия (на севере). Ширина до 1,9 мм, толщина 0,6-1,3 мм. Покрыта по краю мелкими зазубринками либо гладкая. Поверхность темно-зеленая сверху, светло-зеленая снизу, по 2-3 (5-6) длинный уступ в желобках. Влажность опадает в первый год. Гиннодерма не одревесневает до конца жизни. Мезофилл складчатый (больше на севере ареала). Смесных ходов два, вдоль эндермиса сшивной стороны	По пять штук в пучке, длина 4-9 см (варианты: 3-8 см, 2,5-6,2 см). У растений в открытых экотопах хвоя короче, чем в защищенных. Крепкая, жесткая, нежного строения. Цвет голубовато-зеленый (варианты: темно-желто-зеленая, темно-зеленая с белыми полосами). Край не зазубренный. Держится до 7-8 лет (варианты: 4-5 лет)
Шишки	При созревании темно-зеленые, с синеватыми пятнами, затем буро-коричневые. Созревают в середине-конце августа, при недостатке тепла могут уйти в зиму недозревшими. Не раскрываются при созревании. Растут по 1-5 штук, почти под прямым углом к оси побега. Слабо выражена двухлетняя цикличность семеношения. Средние параметры см. в табл. 10. Семена темно-коричневые, бескрылые, средняя длина 8 мм, диаметр 6 мм, ядро составляет 45-48% массы	Темно-пурпурно-коричневые, созревают в конце августа - начале сентября каждого второго года. Форма от яйцевидной до почти круглой, длина 35-90 мм (варианты: 35-75), растут под прямым углом к оси побега; 30-50 чешуй; крепкие, с короткими и острыми, торчащими пятками. Иногда не роняют семян до октября (варианты: не открываются вовсе). Семена имеют длину 12 мм и диаметр 8 мм, бескрылые (очень узкое крыло остается в шишке при их высклевывании)
Побеги	Густо опушены желто-бурыми (или красно-коричневыми) волосками. Почки острые, цилиндрические, длиной 5-6 (до 10) мм и диаметром до 4 мм, красно-коричневые, густо опушенные. Почечные чешуйки выгнуты в тонкое острие, плотно налегают друг на друга	Крепкие, плотные, обычно опушены. Цвет от красно-коричневого до желтого-белого. Почки овальные, заостренные, с перекрывающимися и неплотно прилегающими чешуйками
Кора	У молодых ветвей гладкая, зеленая, по мере старения растрескивается, становится красно-коричневой, затем темно-серой. Плотно прилегает к древесине при высыхании. Кора крайне незначительна. В первичной коре и губчатой феллеме отсутствуют кристаллические отложения, годичная слоистость выражена слабо, слой менее 0,1 мм толщиной. Длина ситовидных клеток минимальна среди видов секции <i>Сembra</i> , в ряду их 4-7 штук	У молодых деревьев тонкая, гладкая, желто-белая; у старых деревьев редко толще 12 мм, в виде узких коричневых чешуйчатых пластинок (похожа на кору <i>P. flexilis</i> ).

Параметр	<i>P. pumila</i>	<i>P. albicaulis</i>
Древесина	Слоистая, ядровая, ядро красно-коричневого цвета, заболонь белая. Плотность при 12% влажности = 0,63 г/см <sup>3</sup>	Легкая, плотнотерная, умеренно мягкая, ядро светло-коричневое, заболонь узкая и почти белая
Гинночные экотопы	Практически любые, чаще субальпийские и их аналоги, где нет затенения и конкурентного вытеснения преимущественными деревьями, отсутствует застой влаги в почве и где достаточно велика аэрация ее верхних горизонтов. Обычна микориза	Открытые склоны и скалы в субальпийской зоне, обычно около верхней границы распространения древесной растительности. Может расти (очень медленно) на бедных почвах. Формирует чистые и смешанные древостой, но затенение переносит плохо
Широтные пределы распространения	35° - 71° с. ш.	36° - 55° с. ш.
Высотные пределы распространения	От 2-3 до 3200 м над ур. моря	От 900 до 3750 м над ур. моря
Предел возраста	более 350 лет (максимально возможное измерение)	До 250 - 350 лет.

Вторым экологическим аналогом кедрового стланика, близким "физиономически похожим" видом (Wardle, 1977) можно назвать растущую в Альпах и Карпатах двухвойную сосну-жереп *P. mugo* Turta (рид Montanae, секция *Pinus*, подрод *Pinus* (*Diploxylon*), поскольку именно она, а не пятивойный *P. cembra* конвергентно замещает кедровый стланик в сходных экологических нишах гор западной окраины континента (рис. 5, 7). Она является третьим равноправным компонентом субглобального высотного пояса стланиковых сосен Северного полушария.

К сожалению, литературные данные по этому виду пока не слишком доступны и имеют несколько иную специфику, определяемую различиями лесоведческих школ и практики лесного хозяйства Европы и Америки.

Климатические условия одноширотных западного и восточного побережий Северной Пацифики существенно различаются в сторону большей мягкости последнего, что определяется разнонаправленной циркуляцией океанических течений. Климатические условия жизни растений одноширотных гор Северо-Востока Азии и находящихся на другом краю континента Альп также различаются в сторону большей благоприятности последних из-за воздействия теплых воздушных масс, образующихся над Гольфстримом.



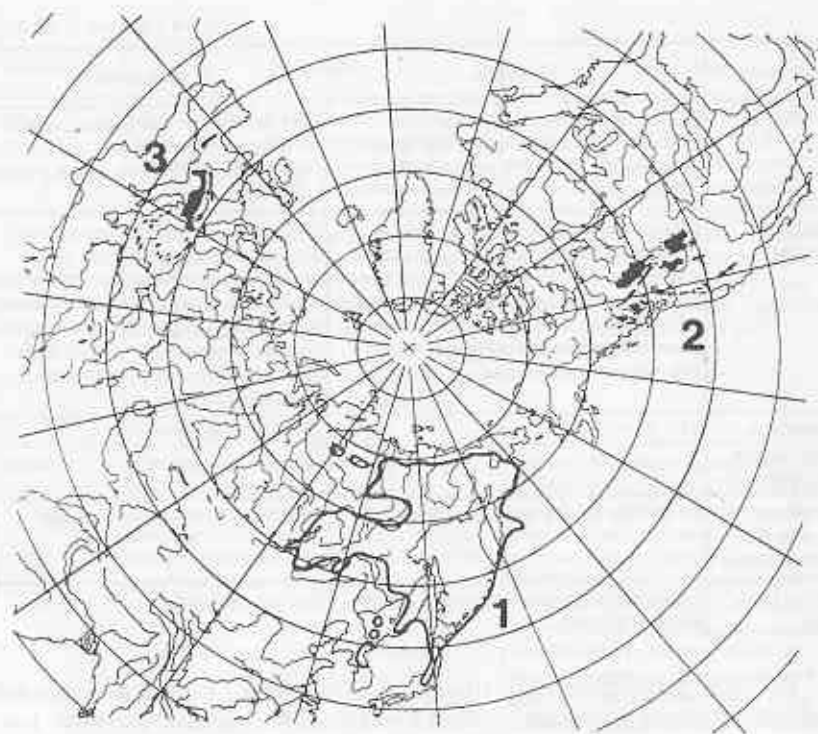


Рис. 7. Викарные стелющиеся горные сосны Северного полушария: 1 - *P. ramiflora*, 2 - *P. albicaulis*, 3 - *P. mugo* (ареалы даны по разным источникам)

В конце кайнозоя субглобальный климатический фон развития растительного покрова был, очевидно, более однородным (и менее благоприятным). Это привело к формированию удивительно сходных, "инвариантных" фенотипов не только самих эдификаторов — трех видов стелющихся сосен, — но и их спутников (*Alnus fruticosa* в Азии, *A. crispa* в Америке, *A. viridis* в Европе; представителей родов *Betula*, *Rhododendron*, *Juniperus* и др.). То же касается сходства типов образуемых ими сообществ, их взаимоотношений с другими формациями, места и роли в жизни ландшафтно-биогеоценологических структур. В субэкстремальном климате гор и побережий бореального пояса Северного полушария сформировались конвергентные климаксовые сообщества особого рода — мы называем их тундролесьем, субальпийскими стелющимися лесами и др.

Это говорит о многом. Об относительной (в геологических масштабах) молодости циркумбореального становления этого наиболее

жизнестойкого компонента таежной растительности. О глобальных причинах этого процесса, прерываемого катастрофами неоднократных оледенений. О силе сходнонаправленного стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1968), распространенного в масштабе формаций и приведшего к наблюдаемому сейчас среди всех бореальных родов *Pinus* формирование "стланиковости" в субэкстремальных и экстремальных условиях жизни на фенотипическом и генотипическом уровнях. О неизбежности существования стланиковых лесов как промежуточного звена между лесом и безлесьем в условиях субарктического климата Севера и гор. О необходимости сохранения этого звена как одного из основных гарантов глобальной экологической стабилизации Северного полушария.

## КЕДРОВЫЙ СТЛАНИК В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ И КАМЧАТКИ



### II.1. ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ. УТОЧНЕНИЕ ПОНЯТИЙ

#### II.1.1. Терминология

Тундролесье, лесотундра, лесостепь – понятия географические, скорее "состояние", чем "объект" – состояние полосы контакта миров, полосы "борьбы за существование" (Вальтер, 1975) леса и безлесья, экотон в смысле более функциональном, чем структурном (структурно это можно определить как "высокодинамичный конгломерат").

При зонировании растительного покрова обычно выделяются конвергентные широтно-зональные, высотно-поясные группировки растительности, определяемые как "тундровые леса" (Городков, 1935), "пригундровые леса", "предтундровые леса", "тундролесье", "лесотундра". Каждое из этих определений имеет свою специфику, но есть и общее: они характеризуют прежде всего квазистационарное состояние совокупности природных объектов.

Названия "пригундровые леса" и "предтундровые леса" существуют традиционно. В.Г.Чертовой с соавторами (1987), основываясь на взглядах Б. Н. Городкова, Б. А. Тихомирова, Б. Н. Норина и собственных, пишут: "...на границе лесной зоны и тундр в пределах субарктического климатического пояса СССР выделяется полоса взаимодействия лесной и тундровой растительности. Ботаники называют ее ле-

сотундрой... и включают в нее территорию, в пределах которой леса чередуются с участками тундр и болот. Лесные ассоциации здесь представлены в основном редколесьями и криволесьями. Ю. П. Пармузин (1979) вводит понятие "тундролесье" (как отмечает он сам, заимствованное им у А. П. Васильковского (1958) – примечание мое – П. Х.), считая его более широким, чем лесотундра" (Чертовой и др., 1987. С. 5).

Если следовать правилу построения сложного слова в русском языке, при котором акцент делается на вторую его половину, то, очевидно, при рассмотрении этого двуединого пространства термин "тундролесье" применим для выделения лесного компонента, тогда как термин "лесотундра" акцентирует тундровый компонент. Критерии разграничения этих понятий надо разрабатывать отдельно, одним из простых может быть сомкнутость основного полога, как это было намечено В.Б.Сочавой (1956).

Вероятно, следует уточнить состав всей группы обозначений, разграничив и отчасти формализовав ее компоненты, поскольку здесь смешаны разные понятия и группы объектов.

Названия "предтундровые леса" и "пригундровые леса" не отражают экотонного характера группировок, а имеют смысл "примыкания" их к чему-либо или расположения их "перед" чем-то. Их возникновение объяснимо и правомерно, если иметь в виду прежде всего широтно-зональные формирования субарктических районов Евразии (рис.8). В этом смысле, без учета высотно-поясного и приморского аналогов, они и рассматриваются (Растительный покров СССР, 1956; Курнаев, 1973; Пармузин, 1979; Чертовой и др., 1987).

Это название в той или другой форме, видимо, следует применять только в отношении клинально исчезающих при продвижении к северу или вверх в горы прямоствольных древостоев, исходно таежных формаций – лиственничников, сосняков, ельников, – часто содержащих стланики в подлеске.

Для прямоствольных деревьев, растущих в тундре куртинами или одиночно, типичным механизмом выживания по мере удаления от сомкнутой стены леса является неоднократно описанное образование не закрепленных в генотипе изогнутых и стелющихся форм на болотах, на мерзлоте, в высокогорьях. Это криволесье. Считать горным криволесьем только фенотипическую форму искривлений прямоствольных деревьев предлагал Н. И. Косец (1962), отделяя ее (в Карпатах) от собственно стлаников (*Pinus mugo*, *Alnus viridis*), которые, находясь в том же субальпийском поясе, криволесьем не являются.

Здесь одним и тем же словом обозначаются как географическое понятие ("пространство, занятое лесом искривленных деревьев"), так и собственно внешний облик деревьев. Следовательно, традиционно мы вынуждены применять термин "криволесье" в двух смыслах, помня,



Термин	Толкование
Тундролесье (синонимы: "стланиковый лес", "стелопишней лес")	Зональный, поясной и функциональный аналог притундровых лесов, но с абсолютным преобладанием стлаников (генотип) в основном ярусе. Величина проективного покрытия стлаников более 50%. Типичное субальпийское (подгольцовое) образование со специфичной лесной средой.
Криволесье	1. Прямостоящие деревья, искривленные ветром и снегом, холодом и сыростью, растущие в более суровых по сравнению с зональными климатическими условиях; изменения формы стволов и кроны преимущественно фенотипические, низкорослость часто генотипична. 2. Горный или приморский пояс субальпийских лесов (формации прямостоящих деревьев), растущих во влажном климате - более суровых по сравнению с подгольцовыми лесами районов сурового континентального климата; последние следует относить к притундровым (см. выше).

Подтверждением правомерности сказанного служит и сам факт введения термина "тундролесье" А. П. Васильевским и позднейшего использования его Ю. П. Пармузиным. В. Б. Сочава (1946) вообще допускал, что лесотундру на Дальнем Востоке можно именовать подзоной кедрового стланика, а И. А. Соколов прямо рекомендовал придать "зоне стлаников", "аналогичной лесотундре", статус "самостоятельной географической зоны, свойственной субполярным областям Восточной Сибири и Дальнего Востока", а не выделять ее "на правах переходной полосы" (Соколов, 1973, С.120). Показательно, что этот вывод сделан обоими авторами на камчатском и пенжинском материале.

### III.1.2. Положение стлаников в растительном покрове

Распространенные в бореальной зоне Азии формации стлаников - кедрового (*P. pumila*) и ольхового (*Alnus fruticosa*, *A. kamtschatica*, *A. maximowiczii* Rupr.), - а также европейская формация альпийского соснового стланика *P. tugo* являются самостоятельными ценоотическими структурами, сложившимися в верхнем кайнозое и замещившими прямостоящую растительность в тех условиях, где она не могла существовать.

Тяготееущими во флористическом отношении к лесному поясу зарослями назвали субальпийские кедровостланики Б. А. Тихомиров (1946) и А. И. Толмачев (1950), стелопишнейми лесами - В. Б. Сочава (1956) и Б. П. Колесников (1961, 1969). Последний обозначил их как "типичный зональный элемент лесной части ландшафта" (Колесников, 1961, С. 204), находящийся на ее границе и за пределами таковой.

Говоря иначе, в типичных субальпийских (подгольцовых) или типичных субарктических условиях мы имеем дело с лесными по происхождению эколого-систематическими структурами (формации стлаников), развивающимися в квазистационарной географической среде (тундролесье-лесотундра), по основным абиотическим параметрам сходной с той межледниковой средой, в которой эти структуры когда-то возникли. Предметно это выражается в существовании самостоятельных поясов стланиковой растительности - северного, горного, прибрежного тундролесья, в ряде случаев составляющего активную конкуренцию граничащим с ней тундровым и лесным формациям прямостоящих деревьев (Пономаренко, 1960).

Большинство схем ботанико-географического зонирования основывается на горизонтальном восприятии зон и, следовательно, не может учитывать наличие конвергентных зон другого классификационного измерения - высотного или прибрежного. Примерами могут служить карта Тихомирова-Сочавы (рис. 2) или схема зонирования растительного покрова Дальнего Востока, предложенная Б.П. Колесниковым (1961): в них кедровый стланик правомерно занимает тундролесные горные пространства, которые зачастую находятся в широтных пределах иной, собственно таежной зоны и необоснованно фигурируют в качестве ее компонентов. Компромиссным и удачным для определенных задач решением является схема С. Ф. Курнаева (1973), на которой лесотундра (не разделенная с тундролесьем) выделена фактически как функциональная зона соответствующей широтной, высотной и приморской растительности и не смешивается с предтундровым редколесьем таежной зоны.

Возможно, предлагаемое выше разграничение определений и приложение пары терминов "тундролесье-лесотундра" только к стланиковым формациям наряду с конкретизирующей их зональной или поясной привязкой (горное тундролесье, приморская лесотундра и т.д.) поможет разрешению некоторых классификационных проблем.

Совершенно иным во многих отношениях является второй блок тем, касающихся кедрового стланика и затрагивающих, образно говоря, жизнь "осколков" формации этих стелопишней деревьев в качестве компонента прямостоящих лесов, т. е. в качестве подлеска.

Я не ставлю здесь задачи определить ценоотическую роль *P. pumila*, как это сделал В. Н. Васильев (1941) в отношении другого тихоокеанского дерева - каменной березы (*B. stapanii*), хотя, в сущности, изложенное им в отношении этого формирующего климаксовое общества вида вполне приложимо к столь же климаксовым сообществам кедрового стланика. Цитирую автора: "...вид ...входит в состав различных ценозов, и, в зависимости от своих биологических свойств, в одних он может играть роль эдификатора, в других доминанта, в третьих просто компонента" (Васильев, 1941, С. 204).

Я намеренно не употребляю в отношении стланика определение "подчиненный" компонент, когда говорю о нем как о подлеске, скажем в лиственничниках (наиболее частый вариант). В среде, приоритетной для деревьев, растущих вертикально, стланик не подчинен, а сосуществует с ними в качестве представителя иного типа растительности, волею судеб лишенного возможности проявить свою самостоятельность. И в подлеске, занимая все доступные ему ниши, стланик активно борется за жизненное пространство (Пономаренко, 1960, 1961), столетиями сохраняет высокий экологический потенциал и мгновенно проявляет себя как самостоятельный лесообразователь при исчезновении или деградации прямостоящего эдификатора-конкурента. По нашим наблюдениям, в багульниково-зеленомошном лиственничнике, на высоте около 650 м над ур. моря после выпадения лиственницы в результате случившегося лет десять-пятнадцать назад пожара и случайного сохранения при этом нескольких куртин стланика последний резко, в среднем в 4 раза, увеличил темпы накопления массы, насколько об этом можно судить по линейному приросту побегов.

Иными словами, речь идет о сосуществовании фрагмента одной формации внутри другой, в случае же существенных изменений условий среды в пользу "подчиненного" в настоящее время вида он быстро станет доминирующим. При этом стланик как климаксовый вид, обладающий повышенной жизнестойкостью, в силу своего происхождения, будет удерживать позиции доминирования дольше прямостоящего эдификатора — до нарушения или разрушения древостоя каким-то экзогенным воздействием.

Сказанное подтверждает правомерность предложения К. В. Сташюковича (Пивник, 1958а) о выделении особого типа горной растительности — "хвойных стлаников".

## II.2. КЕДРОВЫЙ СТЛАНИК КАК САМОСТОЯТЕЛЬНЫЙ КОМПОНЕНТ ТУНДРОЛЕСЬЯ

### II.2.1. Широтно-долготное и высотное-поясное распространение стланика в ареале

Границы восточносибирско-дальневосточного тундролесья, в соответствии со сказанным выше, понимаются нами равными пространству, занятому кедровым стлаником как самостоятельной формацией (рис. 2). Они оконтуривают распространение прямостоящей древесной растительности на ее северных, высотных и приморских пределах, не являясь аналогами только широтных границ притундровых лесов (рис. 8).

Современное широтно-долготное распространение кедрового стланика определяется в основном относительно недавними (плиоцен и плейстоцен) глобальными геодинамическими процессами и, видимо, во многом сохраняет внешние контуры ареала четвертичного времени, подчиняясь известным закономерностям: с ростом континентальности климата усиливается проникновение лесной растительности в горы и на север (Мальшев, 1957; Куваев, 1982).

Вместе с тем распространение стланика в вертикальной плоскости за время его существования как вида изменялось многократно, идет оно и сейчас: в северных и северо-восточных частях ареала он поднимается, вторгаясь в тундровую зону (Васильев, 1984), а на юге подвергается вытеснению из многих исходных районов более приспособленными к улучшающимся климатическим условиям видами деревьев. В горах Северного Сихотэ-Алиня его реликтовые фрагменты сохраняются в виде узких лент вдоль гольцового пояса (Савич, 1928) либо разбросаны среди опередивших его в вертикальном распространении каменноберезняков, лиственничников и ельников (Васильев и др., 1976); в горах Южного Сихотэ-Алиня, у южного предела ареала стланика на континенте, то же происходит среди каменноберезняков и ельников (Кабанов, 1937; Пономаренко, 1961).

По климатическим приоритетам кедровый стланик считается подзоленным как субальпийским, так и подгольцовым видом, если разделять эти понятия (Тихомиров, 1949; Колесников, 1961; Кojima, 1979; Куваев, 1985). Общая картина расположения высотного пояса субальпийской растительности (горного тундролесья) с участием кедрового стланика может быть прослежена в результате сопоставления разномасштабных схем и цифровых данных.

Попытаемся кратко синтезировать ее по материалам из разных географических районов, мысленно проведя несколько субмеридиональных трансект и двигаясь по ним с юга на север:

Первый, наиболее восточный, "островной" трансект — вдоль Японских и Курильских островов, от гор Хонсю до гор Камчатки и далее на север. Проследившая высотное распределение растительности, В.Н.Васильев (1944а) отмечал не однонаправленное выклинивание области распространения более теплолюбивых растений от юга к северу, а чередующиеся сужение и расширение границ поясов. Более корректно говорить не о смещении поясов, а о расширении одних за счет других, как было предложено А.И.Толмачевым (1956).

На Хонсю (южный предел ареала) пояс субальпийской стланиковой растительности, или горное тундролесье, вытеснен теплолюбивыми прямостоящими на высоты 1700-3300 м над ур. моря, при том, что в основном кедровый стланик распространен на высотах от 2300 до 3000 м (Numata, 1971; Yanagimachi, Ohmori, 1991).

На Хоккайдо горное стланиковое тундролесье распространено в пределах 1100-2230 м в центре острова, на "крыше Хоккайдо" (Tatewaki, Samejima, 1959), и от 700-750 до 2050 м в горах восточной и северной частей (Kojima, 1979; Okitsu, Ito, 1989).

На Южных Курилах горный пояс стланика располагается между 700 и 800 м, по другим данным (Васильев, Розенберг, 1977), – выше 800-950 м; но уже в средней части гряды его верхняя граница опускается до 400-500 м (Васильев, 1944а, 1946).

В южной части Северных Курил (о-ва Матуа и Алаид) на фоне крайней бедности видового состава растительности отсутствуют и стланики – в основном по палеогеографическим причинам (Толмачев, 1959; Велижанин, 1970). Они вновь появляются на островах северной части гряды (Парамушир и Шумшу), спускаясь к морю до высот 100-150 м (Воробьев, 1963).

В южной половине Камчатки (горное распространение в виде самостоятельной формации) стланик образует широкий подгольцовый пояс с нижним пределом 300-400 и верхним пределом 600-700 м над ур. моря.

В центральной части полуострова он формирует более или менее выраженный горный пояс на высотах 600-1200 м (отдельные особи встречались нам на высоте 1430 м) в тех горах, где угнетающее воздействие вулканизма невелико, и снижает верхнюю границу до 800-900 м там, где оно ощутимо (Хоментовский, 1983, 1985; Khomentovskiy, 1994).

Примерно в тех же пределах (от 600 до 1100-1300 м) простирается субальпийский пояс кедрового стланика в горах Сахалина (Толмачев, 1950, 1956, 1959).

Севернее, в горах Корякского нагорья, сразу за перешейком, отделяющим п-ов Камчатка от континента, и еще севернее, на Колымском хребте и Юкагирском плоскогорье, подгольцовый пояс стланика занимает высоты 750-1100 м (Стариков, Дьяконов, 1955), по другим данным (Харкевич, Буч, 1977), он распространяется выше 700 м. Очевидно, во втором случае имелись в виду обращенные к морю хребты.

Мысленно двигаясь с юга на север по второму, более западному трансекту, видим, что уже в континентальной части ареала, от гор Южного Сихотэ-Алиня, кедровый стланик как субальпийский вид конкурирует с ельниками и камениберезняками на верхнем пределе леса (1500-1700 м), понижающемся на обращенных к морю склонах до 1000 м (Пономаренко, 1961). В Среднем Сихотэ-Алине пояс субальпийских стлаников имеет высотные границы от 1000-1500 до 1800-1900 м (Васильев, Куренцова, 1960; Колесников, 1969), в Северном Сихотэ-Алине – от 850 до 1250 м (Васильев и др., 1976). В горах к северу от среднего Амура (хребты Дуссэ-Алинь, Ям-Алинь, Буринский, южная

часть Джуджура), находящихся под воздействием влажных морских ветров приблизительно в той же степени, что и Сихотэ-Алинь, субальпийский пояс с активным участием кедрового стланика занимает пределы (двигаясь от моря на запад) 800-1000, 1200-1650 м над ур. моря (Доронина, 1966; Шлотгауэр, 1990).

Севернее, в Верхоянско-Колымской горной стране, субальпийский пояс стлаников простирается от 600 до 1200 м над ур. моря (Сочава, 1953; цит. по: Тюлина, 1959; Расвских, Тихменев, 1986), в верхнем течении Яны (Якутия), в Адьячанском нагорье стланик образует пояс в пределах 500-650 м, на северном склоне Верхоянского хребта встречается до высоты 1200 м (Поздняков, 1961). В среднегорьях приленских отрогов Верхоянского хребта, у впадения Вилюя в Лену, собственно подгольцовый пояс с господством стланика занимает высоты 500-750 м, спускаясь в качестве подлеска в лиственничниках и сосняках (Пивник, 19586).

Аналогичная и не слишком типичная, по мнению Л.Н.Тюлиной, для климатически континентальной Сибири (и обычная для Центральной Камчатки) ситуация с высотной поясностью отмечена ею (Тюлина, 1959, 1962) в районе стыка Приленской ботанико-географической страны с Охотско-Камчатской и Забайкальской (карта Л.В. Шумиловой, 1949; цит. по: Тюлина, 1962), в бассейнах рек Учур, Юдома и Мая. Там отчетливо выраженный (выше 800-900 м над ур. моря) субальпийский пояс кедрового стланика смыкался внизу с поясами редколесной, по сути также субальпийской светлохвойной тайги – лиственничниками, березняками, сосняками, – где стланик успешно существовал в качестве мощного подлеска. Автор объясняет эту высотную аazonальность, или "гипертрофию полосы подгольцовых редколесий" (Тюлина, 1959. С. 215), температурными инверсиями, свойственными горам Северо-Восточной Сибири, а также расположением горных хребтов, не препятствующих проникновению северных ветров в глубь материка.

В том, что это явление в Сибири аazonально, можно сомневаться, если принять во внимание мнение В. Л. Серошевского, считавшего, что в горах Якутии наблюдаются всего три пояса: хвойного леса, нагорных кустарниковых стлаников, горной тундры (Серошевский, 1896; цит. по: Павлов, 1948). Практически то же поясное деление отмечено в Приамурье (хр. Тукурингра), представляющем собой один из последних восточных форпостов типичной сибирской растительности (Васильев и др., 1967; Горовой и др., 1974).

Как уже говорилось, особым является высотное распределение растительности вокруг Байкала – крайней западной точки ареала кедрового стланика. Л. С. Берг писал: "Так же, как океан, действуют и озера, особенно большие и глубокие. Классическим примером может

считаться Байкал" (Берг, 1938. С. 94). Во время экспедиции 1987 г. для меня было неожиданным увидеть там, в глубине континентальной Сибири, аналог крайне восточного, притихоокеанского по облику расселения стланика по профилю гор. Как оказалось, в некотором удалении от берега озера (зеркало которого находится на высоте 456 м над ур. моря), в его северо-восточной части подгольцовый пояс, насыщенный кедровым стлаником, располагается на уровне 1500-1700-2200 м (Сипливинский, 1967; Галазий, Моложников, 1982). Если, как отмечено в предыдущей главе, принять уровень Байкала за уровень океана, то высотный пояс субальпийской растительности окажется в пределах высот 1100-1700 м над зеркалом воды, что соответствует его высотным границам на Хоккайдо или Сихотэ-Алине.

На берегу озера, в пределах первых 30 м по высоте склона, как в северо-восточной части, так и на юге, у подножия Хамар-Дабана, стланик и другие типично субальпийские виды (в т. ч. золотистый рододендрон, фидлодонце) в сочетании с прибрежными видами (колосняк, шиповник), таежными космополитами (багульник, голубика) и др. образуют, по данным Л. И. Мальшева, Л. Н. Тюлиной, Н. А. Эповой, В. Н. Моложникова, ложно-подгольцовый подпояс леса, описанный еще в начале века В. Н. Сукачевым (Тюлина, 1967).

Другим примером проявления зональной конвергенции служит отмеченное Л. И. Мальшевым (1957) и Л. Н. Тюлиной (1967) наличие камнеберезняков (западная граница ареала которых тоже проходит у Байкала) на верхней границе леса в прибрежной части Баргузинского хребта — явление типично притихоокеанское.

Суммируя приведенные данные о высотных границах субальпийского кедровостланикового тундролесья, можно сказать следующее: границы эти довольно неоднородны, что естественно для гор вообще и для лежащих вблизи океана в частности.

Если верхнюю границу пояса стлаников определяет непереносимость ими слишком суровых условий абийотической среды, то нижняя изменяется соответственно остроте межвидовой конкуренции со стороны прямостоящих деревьев, продвижение которых вверх по профилю рельефа зависит от климатических условий региона в целом.

Верхняя граница распространения кедровостланикового тундролесья в пределах бореальной зоны —  $45^{\circ}-65^{\circ}$  с. ш. и  $105^{\circ}-175^{\circ}$  в. д. — существенно не меняется (если учесть сказанное выше в отношении Байкала). Если считать приведенные данные 18-20 литературных источников случайной выборкой (ее можно было бы расширить, но принципиально картина осталась бы прежней), то при доверительной вероятности 95% средний уровень верхней границы кедровостланикового пояса составляет  $1260 \pm 360$  м над ур. моря. Корреляция ее с широтой места произрастания (также по ориентировочной оценке для

всего ареала) составляет  $-0,48$ , с долготой —  $-0,38$ . Верхняя граница стлаников, закономерно снижаясь к северу, во многом определяется мощностью снежного покрова, от которой зависит реализация одной из основных приспособительных черт стланика как хионофила — способности к предзимнему полеганию и безопасной зимовке в распластанном на земле виде под защитной толщей снега.

Нижняя граница горного субальпийского стланикового пояса также принципиально не меняется (здесь я не учитываю узкую полосу стланика на приокеанических днах: о ней речь пойдет ниже), не спускаясь в основном ниже 600-800 м. Это распространяется и на два крупных острова — Хоккайдо и Сахалин.

Однообразие положения границ субальпийского пояса свидетельствует о главенствующей для распределения растительности роли климата зонального масштаба — субальпийского, субарктического. Косвенным подтверждением этого может служить тот факт, что даже на Среднем Урале стланиковая форма сибирского кедра — фенотипический вариант кедрового стланика — отмечена лишь в горах на высоте 955 м в ассоциации со степоцефя березой и можжевельником (Игошина, 1931).

Не слишком большая изменчивость верхней и нижней границ распространения кедрового стланика за все время существования формации должна была привести — и привела, как свидетельствуют многие экологические свойства этого растения, о которых речь пойдет ниже, — к формированию одновременно как однотипных, так и универсальных механизмов его стратегической и тактической адаптации.

Вместе с тем мы должны помнить, что ареал стланика лежит в пределах тихоокеанского климатического влияния. Как писал В. И. Васильев, рассматривая особенности растительности северной части Притихоокеанья, от Хоккайдо до Алеут, "...многие из поименованных территорий, при всем их разнообразии и отдаленности друг от друга, имеют немало общего в характере растительного покрова, что несомненно отражает историю развития их флоры, а также говорит о сходстве климатических условий в настоящее время (Васильев, 1944б. С. 223).

Межрегиональная конвергенция проявляется и на другом краю континента, в находящихся под влиянием атлантических ветров Татрах, где вариант кедрового стланика степоцефя сосна-жереп (*Pinus mugo*) формирует в пределах 1100-1850 м сходный пояс субальпийских сообществ, расположенный над ельниками (Юревич, 1968; Писенько, 1977).

Если при сибирском типе пояса ниже стлаников растут в основном хвойные леса, а выше расположены тундры и голыцы, то ближе к тихоокеанскому побережью с обеих сторон увеличивается до-

ля травяных сообществ (в парковых каменноберезняках, в альпийских лугах), местами (хребты Сихотэ-Алинь, Тукурингра, Гьдан) в виде элементов реликтового остепнения. Кедровый стланик как формация степоцега леса сохраняется в виде реликтовых (хотя еще местами широко распространенных) группировок, вытесненных вверх или угнетаемых более теплолюбивыми прямоствольными лесами в южной части ареала — на о-ве Хонсю и в Южном Сихотэ-Алине; на остальной же территории современные климатические условия позволяют ему так или иначе сосуществовать с другими лесообразователями. На Сахалине, по мнению А. И. Толмачева (1959), в течение плейстоцена не происходило обусловленных климатическими причинами смещений границ растительности вниз и, соответственно, смещения высокогорных флор с находящимися ниже, что, кроме прочего, также говорит не в пользу гипотезы происхождения *P. pumila* от *P. parviflora* (см. гл. I).

До сих пор речь шла о самостоятельном кедровостланиковом субальпийском поясе, но необходимо сказать несколько слов и о тех случаях, когда стланик утрачивает доминирующее положение и начинает существовать в качестве подлеска прямоствольного эдификатора.

Высотное распространение лесообразователя определяет и распространение стланика, однако зоны перехода, или контакта (выше определены как притундровые леса), отличаются разнообразием. Переход растительности от лесной зоны к субальпийской плавен при соседстве "разногенезисных" формаций (например, лиственничники и кедровостланики) и резок при контакте "одногенезисных" (каменноберезняки или ельники и кедровостланики). На Камчатке это выражается в том, что лиственничники с подлеском из стланика — более чем обычное явление, ельники с подлеском из стланика практически отсутствуют, а в каменноберезняках, где из-за их низкой сомкнутости стланик более расселен, он чаще формирует не подлесок, а самостоятельные куртины — по вершинам холмов, на бровках и уступах склонов.

Подобное противостояние видов-эдификаторов со сходной требовательностью к качеству среды отмечалось и на Среднем Сихотэ-Алине (Прялухина, 1958).

### II.2.1.1. О схеме приморской поясности растительности

Сказанное выше касалось горного субальпийского (подгольцового) пояса стланика. Однако известно, что кедровый стланик (как, впрочем, и ольховый) "спускается" вплотную к морю на Хоккайдо, на Средних Курилах, на Сахалине, Камчатке и севернее. В северо-восточной части Хоккайдо, напротив Кунашира, стланик растет близко к побережью (Hayashi, 1960; Yoshino, 1973). Обширные прост-

ранства прибрежных равнин Сахалина также покрыты им (Кабанов, 1940), причем этот пояс отделен от субальпийского прямоствольной растительностью — ельниками и каменноберезняками. На побережье Охотского моря в Тутуро-Чумиканском районе Хабаровского края, на широте Южного Джуджура, оптимальные местообитания стланика были отмечены на высотах 500-600 м над ур. моря (Шеметова, 1975).

Эти примеры, которые можно было бы дополнить описанными выше особенностями высотной поясности на Байкале, говорят о возможности и целесообразности выделения третьего, прибрежного, или приморского, типа поясности растительности, намеки на существование которого мы находим у многих авторов в течение последних десятилетий начиная с 1910-20-х гг. (Brockmann-Jerosch, 1919; Kudo, 1925; цит. по: Васильев, 1956); обычно это сводилось к заключению, что близость океана понижает верхнюю границу леса, что некоторые растительные пояса выклиниваются по мере приближения к побережью и т.д. П. М. Медведев писал: "... в северо-восточной части Охотского побережья мы имеем интереснейшее явление: тундра располагается южнее лесной зоны (!). Проходя побережьями, тундра охватывает с севера, востока и юго-востока, а отчасти и юга весь северо-восток Азии" (Медведев, 1943, С. 58). Е. Г. Бобров вслед за Б. А. Тихомировым и Б. П. Колесниковым отмечал, что кедровый стланик "... в верхних горизонтах гор образует своеобразную монодоминантную формацию — кустарничкообразные высокогорные леса. Формация такого облика встречается и на холодных морских побережьях Северо-Востока Азии" (Бобров, 1978, С. 120). Существование приморского пояса кедрового стланика, включающего все шесть типичных для него групп ассоциаций, отмечено и на южном побережье Охотского моря (Васильев, Чумиш, 1986). Приморские типы поясности были выделены К. В. Станковичем (1955), Н. Г. Васильевым и В. А. Розенбергом (1985), однако в этих случаях за исходную принималась все же схема горной поясности. Действительно, высотные пояса (стланики) часто сливаются с прибрежными, но существует много примеров, когда они разделены принципиально иной растительностью, что наблюдается на Хоккайдо, Сахалине, Курилах и Камчатке. Очевидно, объективно должна существовать инвариантная схема приморской поясности Тихоокеанского побережья Северо-Восточной Евразии как форма реализации принципа экологической эквивалентности различных факторов среды, выражающейся в сходном растительном эффекте (Кулагин, 1975).

Предпосылкой к этому, по крайней мере, три.

Во-первых, высокоширотность региона и сочетание с наличием по соседству огромных по объему ненагрываемых водных масс: это определяет критические или близкие к ним условия развития древесной растительности, конвергентные с высокогорными или северными.



Во-вторых, строение рельефа: расположенные субмеридионально или параллельно берегу горные хребты создают барьеры для расселения растений и перемещения влажных воздушных масс, определяющих климат. Особое значение имеет экспозиция склонов. Это наглядно подтверждается примером Камчатки (см. разд. II.2.1).

В-третьих, неоднородность и геологическая недавность чередовавшихся трансгрессий и регрессий в высоких широтах. Неизбежно должны были возникнуть или найтись древесные виды пионерного заселения геотопов, создающие среды для последующих сукцессий на месте либо условия для развития сообществ, соседствующих с ними по экологическому ряду (например, образование ветрозащитной стены леса на донах). На северо-востоке Евразии таким видом стал кедровый стланик — горное растение, дитя верхнекайнозойских эпох похолодания, затем распространившееся на равнины и вдоль морских побережий (там, где этому не мешали высокоствольные конкуренты).

Целесообразность дополнительного вычленения еще одной структурной схемы (которая, разумеется, не может не быть формализованной, как формализованы существующие схемы широтной зональности и высотной поясности) вряд ли так велика в иных регионах, как велика она на севере Пацифики. Этой третьей инвариантной схемы недостает для анализа закономерностей распределения растительного покрова в тех районах, где одновременно жестко сказываются все три природных фактора: и северные условия, и морское влияние, и положение в рельефе. Очевидно и то, что такие сочетания могут существовать только в высоких широтах Северного и Южного полушарий.

Выделение приморской (прибрежной) поясности растительности как климатогенного градиента не следует путать с индикацией по растительным группировкам комплексного, биогеоценотического влияния моря (геоморфология береговой линии, абразия, соленость воды, приливно-отливные процессы и др.), представляющей иной подход (Зайцев и др., 1986; Какорина, 1986). Я отдаю себе отчет в некоторой авантюристности постулирования еще одного типа поясности, поскольку даже в типологии высотных поясов еще далеко не все ясно, несмотря на трехсотлетние дискуссии, не прекращающиеся со времен Ж. Турнефора и А. Гумбольдта (Станюкович, 1973), однако считал возможным высказаться по проблеме классификации, которая не может быть разрешена с использованием лишь существующих критериев азональности и интразональности. Б. Н. Городков (1935) между тем, возможно и не обосновательно, считал, что интразональности как таковой вообще не существует.

В то же время принципиальная правомерность выделения третьего вектора классификации подтверждается уже сделанным: А. П. Вась-

ковский (1950) на северном побережье Охотского моря предлагал выделить "уремогундру". Чуть южнее на том же побережье фактически приморскую поясность описал Д. П. Воробьев (1937). Описание особой растительности морских побережий дал на Камчатке В. Л. Комаров (1937). А. Г. Крылов (1988) предлагал внести новое ботанико-географическое содержание в зонирование растительности Дальнего Востока, выделив на его территории три спектра зон: континентальный, прибрежный (материковый) и приоксанический (островной и полуостровной).

### II.3. КЕДРОВЫЙ СТЛАНИК В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ КАМЧАТКИ

В этом разделе кедровый стланик рассматривается как в виде самостоятельных субальпийского и приморского поясов растительности, так и в виде "осколков" формации, сосуществующих с другими эдификаторами. Ограничившись анализом общей картины его горизонтального и вертикального распространения по полуострову, я лишь отчасти коснусь особенностей развития *P. pumila* в конкретных ландшафтах, предварив все краткой эколого-географической характеристикой Камчатки.

#### II.3.1. Краткий очерк географии полуострова

Полуостров лежит в пределах  $51^{\circ}$ - $60^{\circ}$  с.ш. и  $156^{\circ}$ - $163^{\circ}$  в.д. Его длина — около 1100 км (от м. Лопатка на юге до широты пос. Анапка на севере), максимальная ширина — около 450 км.

##### II.3.1.1. Геология, рельеф

Камчатка — страна горная (рис. 9-12) и в геологическом отношении молодая, со сложным рельефом преимущественно тектонического происхождения, своей восточной частью входящая в границы крупной современной геосинклинали. Будучи окружен со всех сторон водой, соединенный с материком нешироким заболоченным перешейком, полуостров автономен подобно острову — географически и биологически. Формирование его рельефа, обусловленное преимущественно эндогенными процессами, прошло в основном в период от верхнего мела до неогена, достаточно интенсивно оно продолжается и сейчас. Камчатка является самой молодой складчатой областью Северо-За-

падной Пашфики (Ресурсы..., 1973; Мелекеснев и др., 1974). В ее строении наибольшую долю составляют эффузивы (базальты, андезиты и др.), а также вулканогенно-осадочные породы (сланцы, алевролиты, песчаники и др.) от протерозойского до кайнозойского возраста, чрезвычайно переслоенные и на значительных площадях покрытые чехлом перетолженных ледниками и ледниковыми водами четвертичных эффузивов и пирокластики (рис. 9).

По одной из общих схем физико-географического районирования (Хоментовский, 1971) п-ов Камчатка имеет ранг самостоятельной *Области Камчатских складчато-вулканических тундрово-лесистых гор*.

По другой схеме (Сочава, 1962) он вместе с Коряжским нагорьем, бассейном Анадыря и Чукотским полуостровом составляет *Североприхоокеевскую физико-географическую подобласть*, в пределах которой собственно п-ов Камчатка делится на две горные провинции —

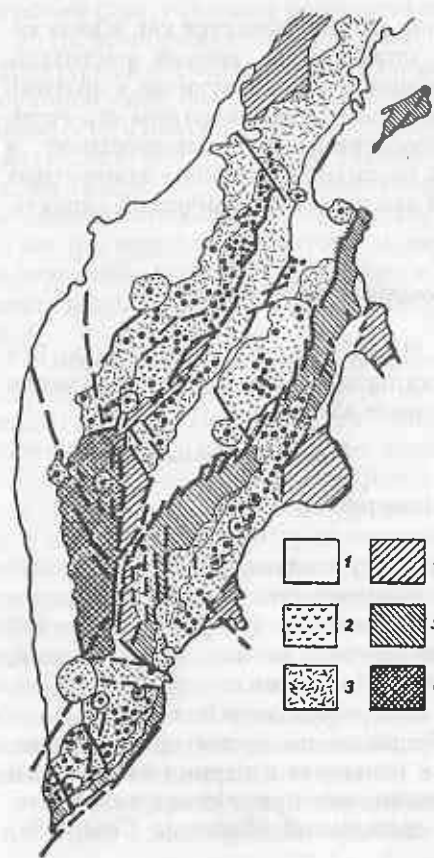


Рис. 9. Структурно-геологическая схема Камчатки (по: Флоренский, Трифионов, 1985). 1 — четвертичные рыхлые осадки, 2 — четвертичные вулканические образования, 3 — неогеновые вулканические образования, 4 — мелпалеогеновые диаспорованные осадочные, вулканогенно-осадочные и вулканогенные толщи, 5 — вулканогенные и вулканогенно-осадочные толщи преимущественно мелового возраста, 6 — до меловые метаморфические толщи, 7 — главные кальдеры, 8 — вулканы, 9 — разрывные нарушения

*Срединные Камчатские горы* и *Восточнокамчатские горы* (около 60% территории), а также на *Западнокамчатскую равнинную провинцию* (30% территории) и *провинцию Центральной Камчатской депрессии* (10%). По схеме Г. Н. Витвицкого с соавторами (1961) Камчатка вместе с Коряжией определены в ранге района как *Горно-вулканический тундрово-лесистый полуостров Камчатка* и *Коряжская горная группа*, с выделением также четырех подрайонов, принципиально совпадающих с провинциями предыдущей схемы.

Все три схемы природного районирования, дополняя друг друга, не только подтверждают преобладание горного рельефа и суровость климата на Камчатке, но и своей семантикой позволяют представить морфоструктуру ее поверхности, значащую чрезвычайно много в жизни населяющей полуостров биоты.

Общую картину рельефа (рис. 10, 11), в основном соответствующего тектоническим структурам, определяют два хребта (две сложные горные системы) — Срединный и Восточный, имеющие субмеридиональное простирание. Срединный хребет полого нисходит к Охотскому морю, переходит в обширную Западно-Камчатскую низменность, Восточный круто обрывается к Тихому океану. Между хребтами лежит грабен — Центрально-Камчатская депрессия. На севере Камчатки Срединный хребет, постепенно понижаясь, занимает почти весь перешийек. Далее тянется огромное, в сотни километров, заболоченное пространство — Паропольский Дол, за которым на северо-восток простирается Коряжское нагорье, на северо-запад — Кошымское нагорье, а между ними — продолжающиеся Дол низменности. К северо-востоку от них лежит Чукотский полуостров.

Срединный хребет — фактический стержень п-ова Камчатка. Это сложно переплетенные глыбово-складчатые низкогорья и среднегорья со средними высотами от 1600-1800 м в южной части до 600-800 м в северной (Ресурсы..., 1973). Центральная часть хребта, в основном рассматриваемая нами, представляет собой зону четвертичного вулканизма с множеством потухших вулканов центрального типа, испытавшую воздействие четвертичного же оледенения. Результаты последнего повсеместно демонстрируются в виде каров, троговых долин, едва покрытых древесной растительностью морен (рис. 12).

Восточный хребет объединяет довольно разрозненную систему коротких хребтов (Ганальские Востряки, Валагинский, Тумрок, Кумроч), заходящих, по точному выражению Ю. П. Пармузина (1967), "кулисообразно" друг за друга. По своему строению это молодые горстово-глыбовые поднятия, интенсивно расчленяемые речной сетью, со средними высотами 1200-1400 м и максимальными — до 2100-2400 м (Ресурсы..., 1973). Вулканизм здесь заметен слабее, чем в Срединном хребте, зато очень ярко выражен альпийский ледниковый рельеф (по сравнению с Восточным хребтом Срединный выглядит разрушенным и почти дряхлым).

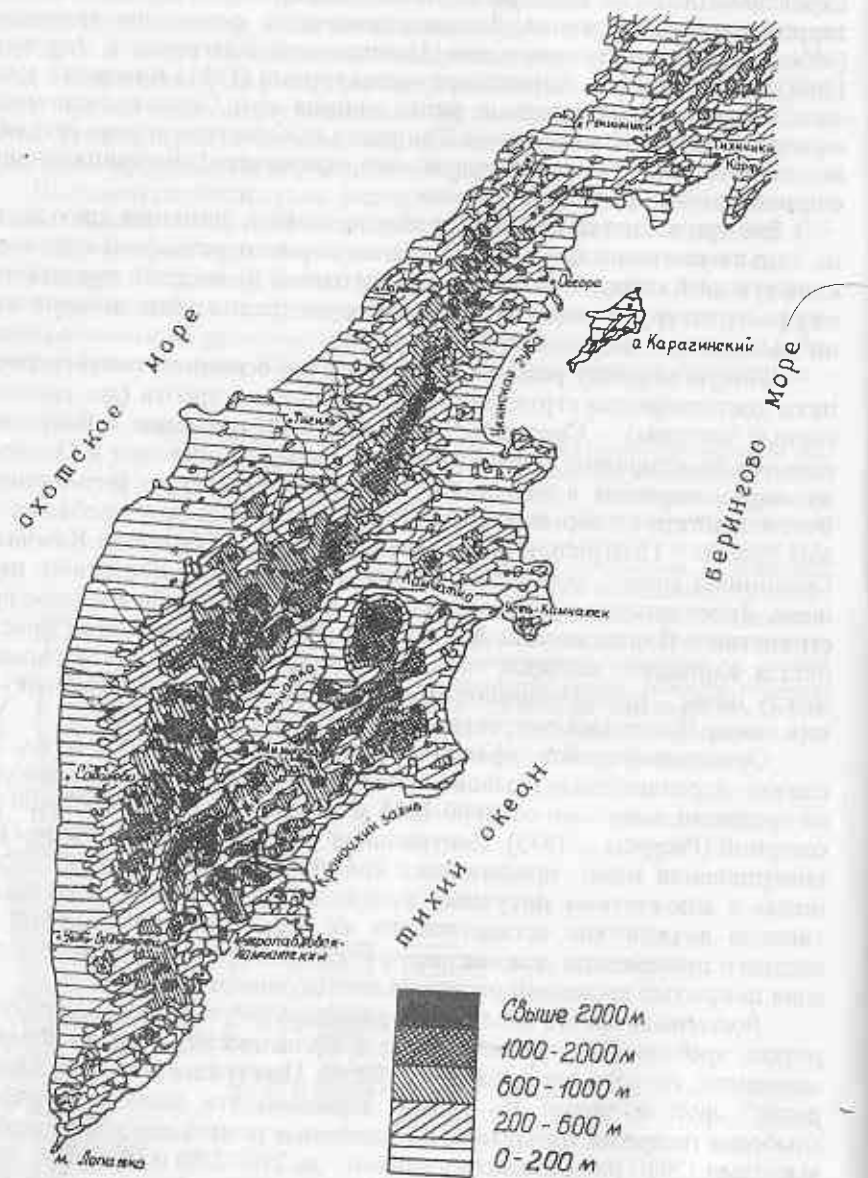


Рис. 10. Гипсометрическая схема Камчатки (составлена по обобщенной топооснове). Указаны высоты над уровнем моря



Рис. 11. Орографическая схема Камчатки (по: Ресурсы..., 1973). Орографические районы: 1 - Средний хребет, 2 - Восточный хребет, 3 - Центральная Камчатская равнина, 4 - Восточный вулканический район, 5 - Восточный приморский район, 6 - Западная Камчатская равнина, 7 - Паранозский Доз, 8 - Корикское нагорье, 9 - Пенжинский хребет, 10 - Пенжинская низменность, 11 - Пичгейская горная страна



Рис. 12. Типичный ледниковый ландшафт средне- и высокогорий Среднего хребта (1200–1500 м над ур. моря). Черным цветом показано расположение верхних пределов кедрового, и топякит – ольхового стлаников

Между Средним и Восточным хребтами расположен вытянутый почти на 450 км и расширяющийся до 50 км в центральной части грабен – Центрально-Камчатская депрессия, в центре заполненная озерными отложениями, а по периферии – спускающимися с обоих хребтов “континентальными дельтами” (Олонин, 1963) – отложениями пролювиально-флювиогляциальных потоков прошлого и современности (т.н. “сухих речек”). В их толще лежит аллювий двух основных, текущих в противоположных направлениях рек полуострова – Камчатки и Быстрой (Большой), водораздел которых находится на севере южной трети полуострова (Ливеровский, 1974).

К востоку от Восточного хребта лежит так же вытянутый с юга на север Восточный вулканический район (часто объединяемый с хребтом в обобщенных орографических схемах), насыщенный тектоническими разломами – самая активная в сейсмическом отношении часть Камчатки, где расположено большинство активных вулканов полуострова (с юга на север – Мутновский, Горелый, Авачинская группа, Жупановский, Карымский, Кизимен, Кроноцкий, Ключевская группа, Шивелуч и др.).

Как уже говорилось, на востоке полуостров чаще всего резко обрывается в Тихий океан горами, на юго-востоке обычны фиорды. Приморские низменности и равнины, часто обширные и заболоченные, расположены в устьях рек; узкими прерывистыми лентами вдоль прибойной полосы тянутся приморские доны.

Напротив, Западно-Камчатская низменность представляет собой монотонный, полого спускающийся к Охотскому морю широкий шлейф западного макросклона Среднего хребта – “...область бесконечных тундр, залегающих от уровня моря до высот 600-750 м” (Берг, 1913. С. 33). Значительная часть территории заболочена и заторфована, покрыта многочисленными озерами, прорезана сетью почти параллельно текущих к морскому побережью рек.

### II.3.1.2. Климат

Климат Камчатки своеобразен, не соответствует географической широте места, суров и вряд ли имеет аналоги на территории России (Любимова, 1961), причиной чему является положение полуострова между материком и океаном. По схеме Кеппена, в целом климату п-ва Камчатка может быть присвоен индекс  $D_{fe}$  – “снежно-лесной, с влажной зимой и коротким, прохладным летом” (Strahler, Strahler, 1978). В соответствии с классификацией В. К. Чукрсева (1970), климат Камчатки (за исключением восточного побережья) по характеру среднесуточных температур воздуха относится к умеренно холодному типу

термического режима, характеризующемуся наличием пяти сезонов: предзимья, зимы, весны света, весны тепла, осени.

Если расположить некоторые географические точки Камчатки на схеме Хаммонда (Webber, 1974), как это показано на рис. 13, то окажется (при всей приблизительности схемы), что лишь юго-восточное побережье полуострова (выделяемое из общего ряда и в схеме Чукреева) имеет нижний предел количества тепла и менее среднего количества осадков, свойственного таежной зоне. Влияние влажных воздушных масс океана приводит к тому, что в южной части Камчатки (51-55° с.ш.) количество часов солнечного сияния составляет 880-1250, что по верхнему пределу почти соответствует таковому в Москве (Жуков, 1963), западное побережье южной части полуострова и северная, материковая часть области соответствуют арктической или альпийской тундре, а внутренние районы полуострова, как горные, так и равнинные, безусловно, холоднее и суше, чем типично таежные.

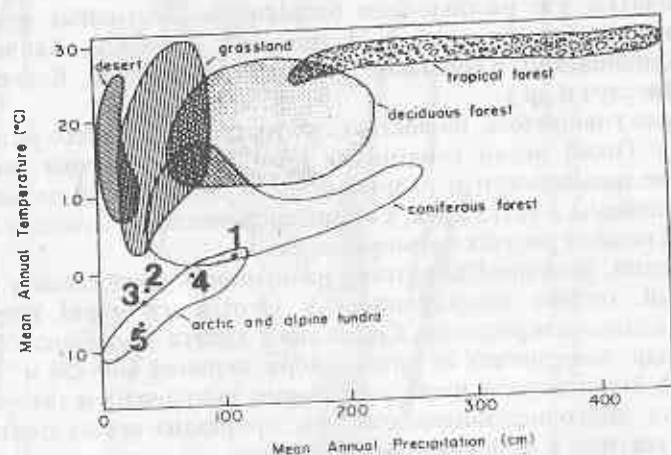


Рис. 13. Места некоторых маркирующих точек (населенных пунктов) Камчатка в климатической схеме основных биомов Земли (Webber, 1974). По горизонтальной оси — среднегодовое количество осадков, см; по вертикальной — среднегодовая температура воздуха (°C). Географические точки: 1 — Петропавловск-Камчатский, 2 — Корявовск, 3 — Зеро, 4 — Виты-Большеречик, 5 — Камениское.

Почти меридиональное расположение горных хребтов позволило выделить в пределах полуострова две климатические провинции: Центральную (в Центрально-Камчатской депрессии) — с континентальным климатом, и Прибрежную — с морским (Красюк, 1928; илл. по: Ефремов, 1969), хотя в действительности циркуляция климата намного сложнее. Общее представление о климате, теплообеспеченности (сумме эффективных температур) внутри полуострова, на его побережьях, в континентальной части области дают рис. 14 и 15.



Рис. 14. Распределение среднегодовой суммы осадков по Камчатке (по учебной карте). Количество осадков, мм: I — до 400, II — до 500, III — до 600, IV — до 800, V — до 1000, VI — до 1200, VII — до 1400, VIII — до 2000.



Рис. 15. Теплообеспеченность Камчатки (по: Свердлов, 1971). Суммы среднесуточных температур воздуха (°С) за летний период (выше 5 °С): 1 - менее 600, 2 - 600-800, 3 - 800-1200, 4 - 1200-1400, 5 - 1400-1600



На юго-восточном побережье полуострова (Петропавловск) среднесуточные даты перехода среднесуточной температуры воздуха через отметку + 10° С весной и осенью - соответственно 26 июня и 16 сентября (длительность вегетации по этим меркам составляет 85 дней). В горах Центральной Камчатки (с. Эссо, 460 м над ур. моря) эти пределы еще короче и смещены на более ранние сроки на 1-2 недели: 19 июня - 28 августа (вегетация длится всего 71 день). Поэтому естественно, что основными типами ландшафтов Камчатки (рис. 16) при

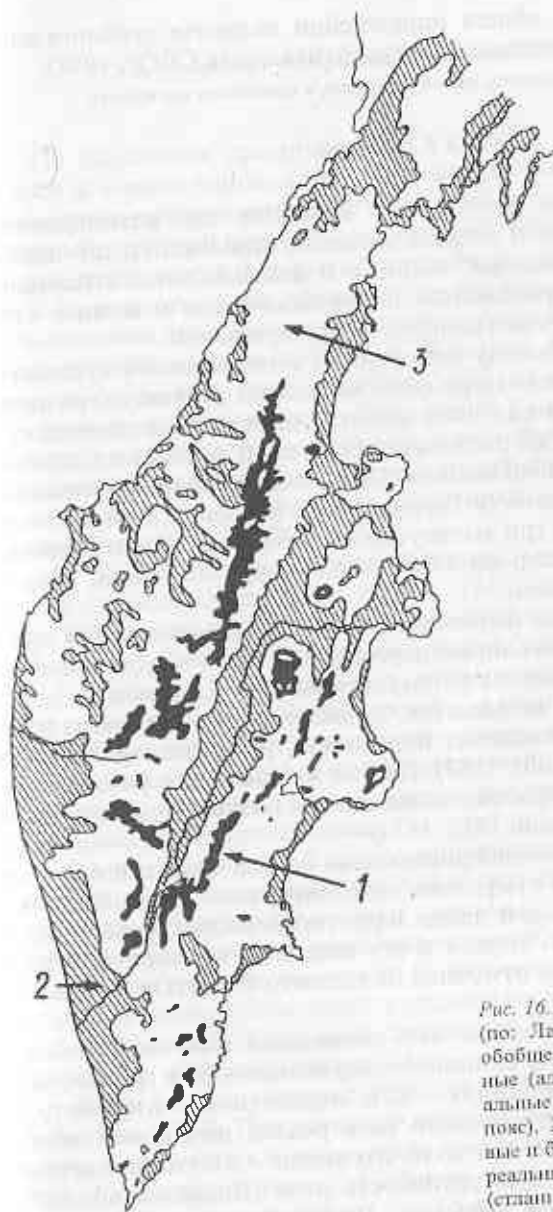


Рис. 16. Основные ландшафты Камчатки (по: Ландшафтная карта СССР, 1988, обобщено). 1 - суббореальные лиственные (альпийский луговой пояс) и бореальные дальневосточные (гольцовый пояс), 2 - дальневосточные лесотундры и бореальные северотундрные, 3 - бореальные среднегорные лесостепные (степанки и каменистые берега)

таком климате самом общем определении являются суббореальные, бореальные и субарктические (Ландшафтная карта СССР, 1988).

### И.3.1.3. Почвы

Почвообразующие породы на Камчатке по классификации Ю. А. Ливеровского (1959) делятся на шесть основных групп: наносы гляциального происхождения, озерные и аллювиальные отложения, морские отложения, переслоенные пирокластические и водные отложения, собственно пирокластическая, деловой и проловий.

Почвы Камчатки, в силу длительного и постоянного вулканического влияния, действующего на фоне зональных процессов, разнообразны и очень специфичны. Они могут существенно отличаться от почв, на которых способен развиваться кедровый стланик в континентальной части ареала. И.А.Соколов (1973), дифференцируя вулканическое воздействие по мощности "нормальной" пепловой колонки, с востока на запад выделяет три вытянутые с севера на юг вдоль основных структур рельефа полуострова зоны пеплопадов — сильной, умеренной и слабой интенсивности.

В зоне интенсивных пеплопадов почвы большей частью представляют собой преобразованные переслоения песчано-супесчаных по составу вулканических пеплов и погребенных гумусированных слоев (то, что в вулканологии называется "почвенно-пирокластический чехол"). Наличие пеплов повышает порозность, рыхлость, эрозийную нестойкость почв (Малинин, 1981). По той же причине хорошие водопроницаемость и водоудержание сочетаются с низкой водоупорной способностью (Ливеровский, 1959, 1974).

На Камчатке широко распространены почвы, относимые к типу горфанисто-иллювиально-гумусовых вулканических. Признаки подзолообразования на большей части территории полуострова морфологически не выявлены, и только в его западной и северо-западной частях на уровне подтипов отмечены подзолисто-охристые и охристо-подзолистые почвы.

По типу теплового режима весь почвенный покров Камчатки можно отнести к длительно сезоннопромерзающему, а в средне-, высокогорных и северных районах — и к мерзлотному. Мерзлота — важнейший фактор, определяющий весь режим почвенной влаги (от ее избытка холодной весной до почти полного отсутствия летом), сдерживающий биологическую активность почв (Ливеровский, 1959; Зонн и др., 1963; Абатуров, Ефремов, 1965), обуславливающий поверхностный характер строения корневых систем деревьев, типичный для Севера.

### И.3.2. Краткий очерк растительности Камчатки, место кедрового стланика в растительном покрове полуострова

По широтным границам п-ов Камчатка находится в пределах средней и южной тайги, однако в действительность имеет отчетливо выраженный северный (северотихоокеанский) облик (рис. 16). Зональные тундры: тундролесья и криволесяя северной части полуострова, равно как и их аналоги, расположенные по хребтам до самого юга, могут быть отнесены к субарктической либо субальпийской растительности. То же касается морских побережий (Комаров, 1937, 1950). И лишь растительность долин, защищенных хребтами от морских ветров, и в первую очередь растительность Центрально-Камчатской депрессии, может считаться либо северотасжпой, как район "хвойного острова", в терминологии Эрмана (рис. 17), либо специфической притихоокеанско-бореальной: лугово-лесной или лесолуговой (Колесников, 1957, 1961; Ландшафтная карта СССР, 1988).

Л. Хамет-Ахти несколько "снижает бореальность" камчатской растительности (Hamet-Ahti et al., 1974; Хамет-Ахти, 1976; Hamet-Ahti, 1981), относит преимущественно субальпийскую растительность не только к "северной бореальной", но и к "средней бореальной".

Г. Вальтер (1975), наоборот, относит всю Камчатку (за исключением упомянутого "хвойного острова" в центре) вместе с лежащими к северу Корякским и Колымским нагорьями, с Верхоянским хребтом к арктической зоне, с двумя подразделениями: "тундрой" и "кустарничковой тундрой и лесотундрой". Это явное, но показательное своей направленностью преувеличение.

Флора Камчатки "...мало оригинальна и состоит частью из растений циркумполярных, частью из растений, общих с растениями западного побережья Охотского моря, частью ...из растений, общих с растениями Сахалина и Курильских островов" (Комаров, 1951, С. 13). Эти же особенности были указаны В. В. Якубовым (1985) для высокогорной флоры восточного побережья: в средней по широте части полуострова доля циркумполярных видов составляла 36%, а доля северопритихоокеанских и дальневосточных — 34% от общего числа (425 видов).

Всего на полуострове известен 931 вид сосудистых растений (Харкевич, 1984). При этом его дендрофлора насчитывает не менее 97 видов, тогда как на Чукотке их 66, на Охотском побережье материка — 76, на Северных Курилах — 37. Число эндемичных видов деревянистых растений Камчатки невелико — не более шести (Воробьев, 1971).

Растительность Камчатки, как писал В.Л.Комаров, работавший здесь в 1908-1909 гг., "...мало разнообразна по составляющим ее видам... Растительные же ассоциации, как и во всякой горной стране,

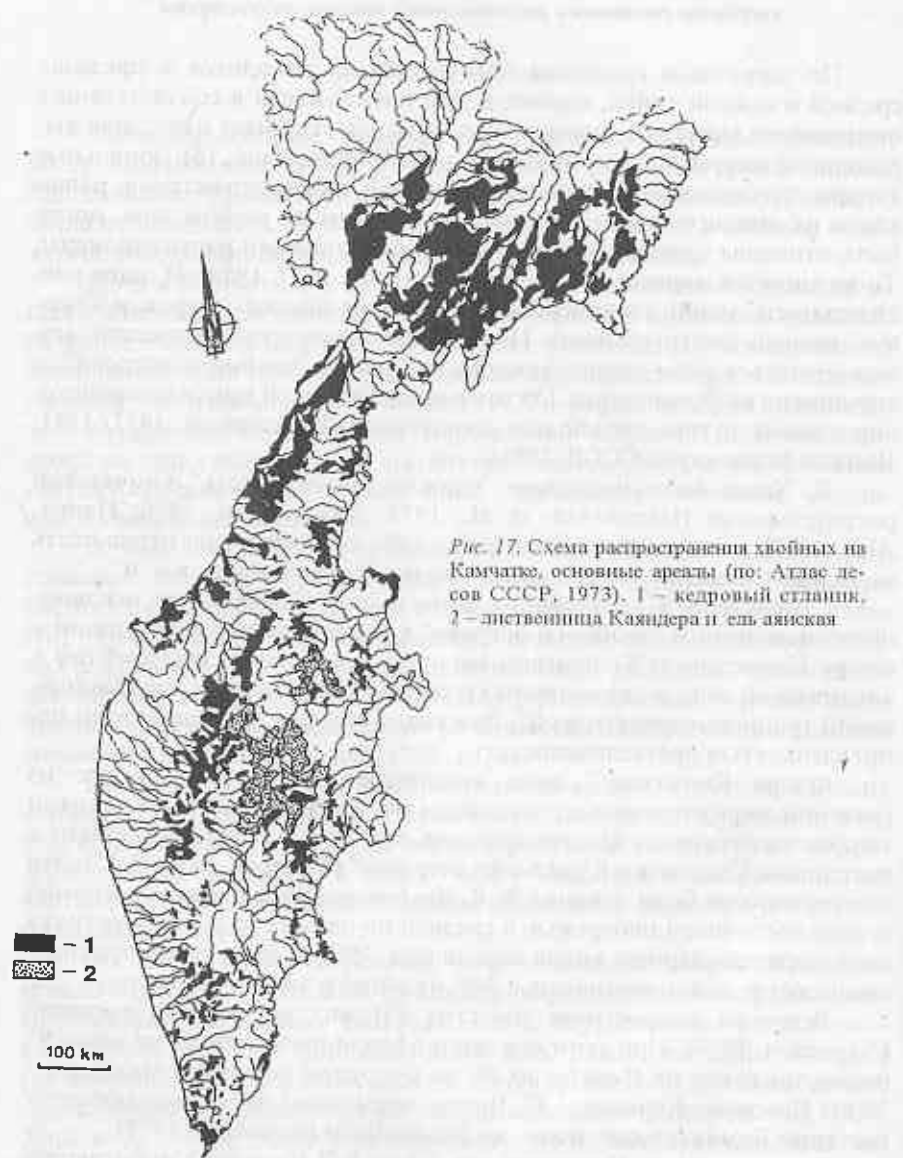


Рис. 17. Схема распространения хвойных на Камчатке, основные ареалы (по: Атлас лесов СССР, 1973). 1 – кедровый стланик, 2 – лиственница Каяндера и ель аянская

распределены довольно пестро" (Комаров, 1950. С. 461). И далее: "... мы имеем на Камчатке как бы три различных растительных мира: центральный с его хвойными деревьями, елью и лиственницей; восточный – область господства каменной березы; наконец, западный берег с его преобладанием болотистых пространств" (Комаров, 1950. С. 462). Обозначенная схема, дополненная данными о строении поверхности полуострова, легла в основу всех последующих схем ботанико-географического (геоботанического) районирования (Колесников, 1957, 1961; и др.). Одна из них приведена на рис. 18:

Леса п-ва Камчатка, составляющие *Камчатскую лесохозяйственную область*, по районированию А. С. Шейнгауза и соавторов (1980), занимают общую площадь в 21,4 млн га, в т.ч. покрытую лесом – 11,6 млн (уточнено автором, личное сообщение). Последнюю занимают каменная береза (47%), кедровый стланик (25%), ольховый стланик и кустарники (14%), береза камчатская белая (6%), лиственница Каяндера (4%), ель аянская (2%) и др.

Из этого перечня видно, что растительность Камчатки едва ли можно назвать северотаяжной в общепринятом смысле – это ее своеобразный притихоокеанский вариант, криволесный и тундролесный по преимуществу. Здесь уместно привести мнение Л. Хамет-Ахти о том, что бореальными должны считаться не только хвойные, но и такие лиственные климаксовые леса, как тихоокеанские каменноберезняки. Кроме того, Л. Хамет-Ахти, возможно, была первой, утверждавшей, что климаксовыми являются и кедровостланиковые леса, и что это их свойство есть результат океанического воздействия.

На Геоботанической карте СССР, составленной под общей редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы (Растительный покров..., 1956; рис. 18), очерчены субальпийский пояс и пояс каменноберезняков, исключаются кедровый стланик. Именно на их контуры следует ориентироваться при оценке распространения последнего, поскольку лесоустроительные материалы дают, безусловно, зашиженную картину (рис. 17), учитывая лишь чистые насаждения.

### II.3.2.1. Кедровый стланик в ландшафтном профиле Камчатки

Кедровый стланик на Камчатке фактически вездесущ (парадоксально, но именно вследствие исключительной эврибионтности он не может служить индикатором благоприятности косной среды). Существенно ограничить его распространение могут прежде всего сильное затенение кроны и недостаточная аэрация корней. Кедровый стланик принадлежит к активным эдификаторам, пионерно завоевывающим обширные пространства. Вулканогеенный характер почв и обилие снега на Камчатке способствуют этому.



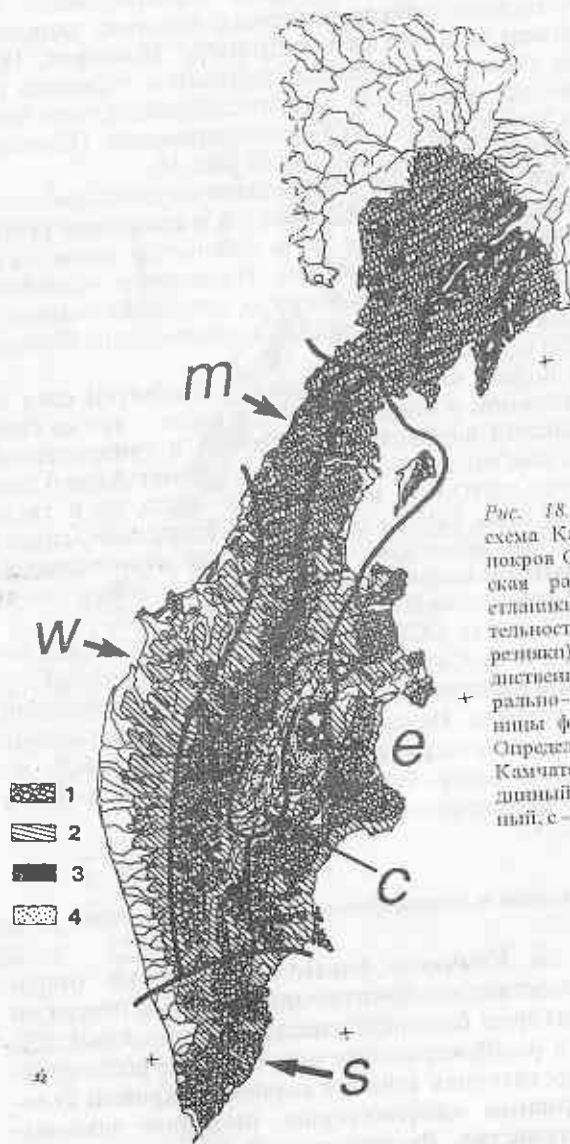


Рис. 18. Ботанико-географическая схема Камчатки (по: Растительный покров СССР, 1956). 1 — субальпийская растительность (в основном етланики), 2 — среднегорная растительность (в основном камнелобовики), 3 — горные тундры, 4 — лиственные и смешанные леса Центрально-Камчатской депрессии. Границы флористических районов (по: Определитель сосудистых растений Камчатской области, 1981): m — Средний, w — Западный, e — Восточный, c — Центральный, s — Южный

Наряду с отмеченным в предыдущем разделе "глобальным однообразием" положения границ субальпийского кедровостланикового пояса существует их региональная и локальная изменчивость. Мысленно проведя секущую плоскость поперек Камчатки, в ее средней по широте части (около 56° с. ш.), мы получим типичную картину расселения етланика по горизонтали и вертикали (рис. 19, табл. 6). Из сопоставления содержания рисунка и таблицы с изложенными выше общими характеристиками природы полуострова видно, что одной из основных особенностей распределения растительности по горному профилю

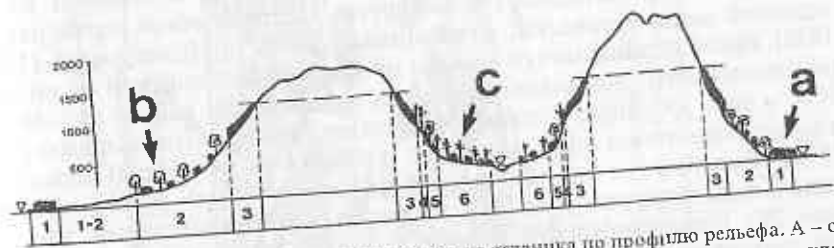


Рис. 19. Схема распределения формаций кедрового етланика по профилю рельефа. А — обращенный к Тихому океану макросклон, В — обращенный к Охотскому морю макросклон, С — Центрально-Камчатская депрессия. Зоны (пояса) растительности показаны в табл. 6

Таблица 6

Основные типы ландшафтов с местообитаниями кедрового етланика и характер его произрастания

	Ландшафт	Положение етланика
1	Дюны морских побережий, перемежающиеся с выходящей к морю тундрой	Чистые полосы и (или) куртины в местах с хорошим дренажем
2	Шлейфы и средние части обращенных к морю макросклонов	В подлеске камнелобовиков либо в виде чистых "полей"
3	Плоские части водоразделов, уступы выше границы прямоствольного леса	Одиночные стелющиеся деревья, куртины и полосы в местах накопления снега
4	Верхние части склонов ниже верхней границы прямоствольного леса	В сочетании с редкостойными лиственничниками в подлеске или в виде самостоятельного пояса
5	Средние части макросклонов, обращенных внутрь Центрально-Камчатской депрессии	В подлеске камнелобовиков и лиственничников
6	Нижние части макросклонов и шлейфы гор ("наземные дельты сухих речек")	В подлеске лиственничников и в виде чистых "полей"

Камчатки является климатогенная спрессованность (узость) высотных поясов. Набор их типичен для одноширотных гор континента в центральной, защищенной от моря горами части и редуцирован морским климатом на обращенных к побережьям макросклонах. Это выражается, как уже говорилось, в низком положении верхней границы древесной растительности (1000-1400 м над ур. моря), в большей "сквозистости" местообитаний для насекомых (Куренцов, 1967; Хоментовский, 1983а) и для млекопитающих, сезонные миграции которых по высотному профилю способствуют распространению семян кедрового стланика.

Влиянием низких температур, сочетающихся с высокой влажностью воздуха, объясняются две другие специфические черты растительного мира Камчатки, отмеченные еще В. Л. Комаровым (1927, 1950): преобладание почти во всем профиле субальпийской по облику растительности, занимающей полосу в пределах высот от 300 до 1000 м над ур. моря, а также отсутствие повсеместно выраженного альпийского пояса при типичном альпийском рельефе (Степанова, 1971). Вместо него мы наблюдаем мозаичную смесь субальпийских, нивальных, тундровых сообществ даже на ограниченном пространстве (рис. 20). Гипертрофия субальпийского пояса на Камчатке, аналогичная, например, отмеченной Л. Н. Тюлиной (1959) на юге Джугджура (см. раздел II.2), вообще типична для самой восточной части Восточной Сибири, для районов с холодным климатом.

Проследим, двигаясь по обозначенному на рис. 19 и 21 профилю через весь полуостров с востока на запад, каковы особенности размещения сообществ кедрового стланика в крупных элементах рельефа. Частично я уже касался этого в предыдущем разделе.

На побережье Тихого океана и восточном макросклоне Восточного хребта три вида деревьев определяют облик лесного покрова: каменная береза, кедровый и ольховый стланики (рис. 22). Из-за близости океана границы растительных поясов смещены вниз на 150-200 м, на обращенных к океану склонах видовое разнообразие ассоциаций стланика снижается, а их типологический состав, высотное и экотопическое положение зависят преимущественно от преобладающего воздействия влажных и холодных масс морского воздуха (Нешатаев, Нешатаева, 1985).

Снижение высотных границ распространения стланика, выход его на побережье здесь обычны. Остановимся на этом подробнее (рис. 23,А), взяв в качестве примера участок побережья приблизительно на широте 52°, вспомним сказанное выше в отношении приморского типа поясности, а также отмечавшуюся не раз "экотопическую конвергенцию" растительности тихоокеанского побережья с таковой побережья Байкала.

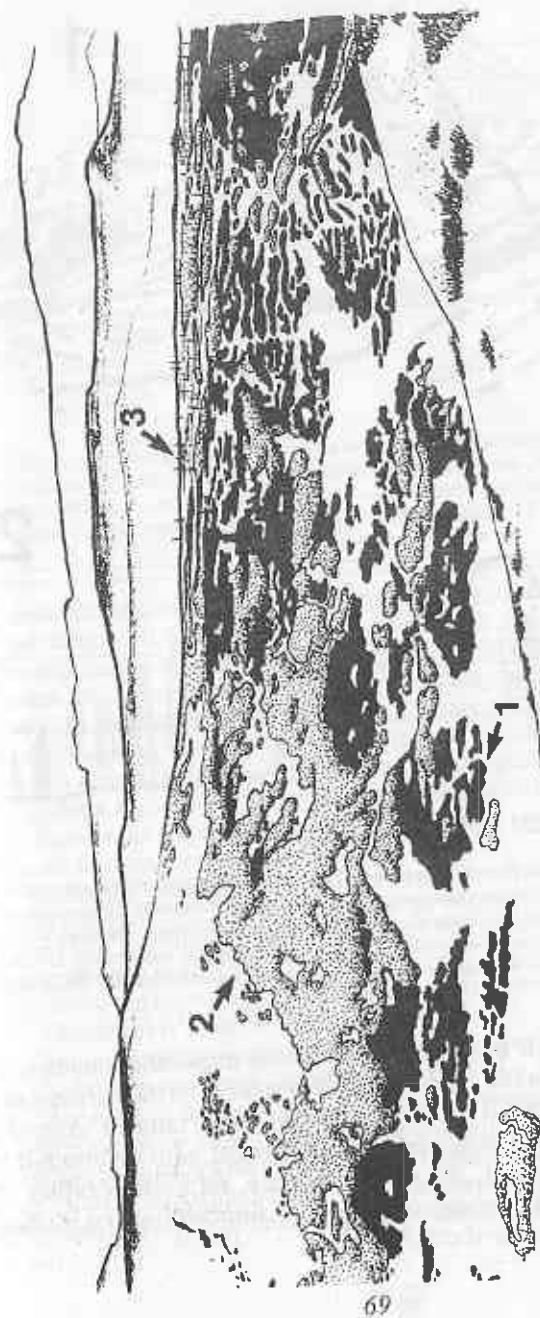
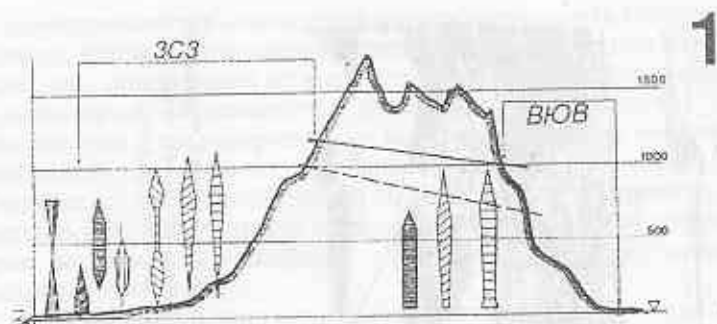
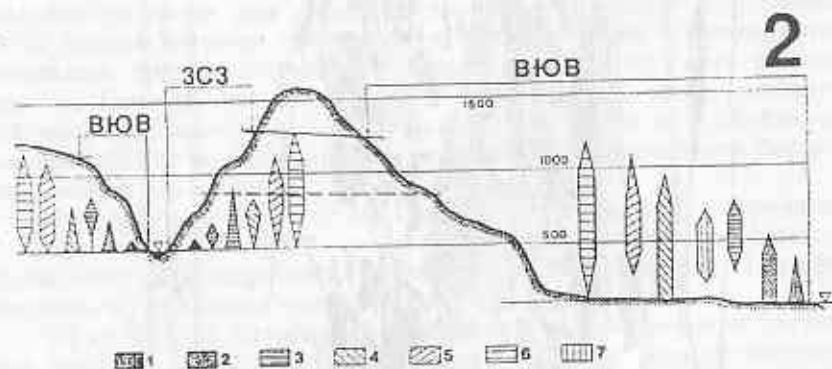


Рис. 20. Верхняя часть субальпийского пояса в среднеширотном районе Среднего хребта (900-1100 м над ур. моря) на сглаженных ледниками верхних частях долин и водоразделах. Куршицы кедрового (1) и ольхового (2) стлаников среди фрагментов тундры и нивальных лужиц; верхняя граница прямостоящей лиственничной тундры (3), в том же окружении. Склон ВСВ экспозиции (рисунок по фотографии)



1



2

Рис. 21. Высотная поясность п-ова Камчатка. 1 – Восточный хребет и Центральнo-Камчатская депрессия, 2 – Средний хребет (с внутренней долиной) и Центральнo-Камчатская депрессия; буквами обозначены экспозиции макросклонов, числами – высоты над ур. моря, м. Растительность (основные формации): 1 – *Populus suaveolens*, 2 – *Betula kamtschatica*, 3 – *Betula ermanii*, 4 – *Larix sibirica*, 5 – *Alnus kamtschatica*, 6 – *Pinus pumila*, 7 – *Picea ajanensis*

Сразу за прибойной полосой начинаются поросшие сначала колючником (*Elymus*), а затем злаково-шикшевым (лугово-тундровым) покровом донные пояса. В разной степени они заняты кедровым стлаником, образующим или форпостные куртины, или сплошной пояс, тянущийся на километры. Дальше от берега, на более старых дюнах, отчасти защищенных передним рядом от морской влаги, стланик выглядит несравнимо крепче и старше.

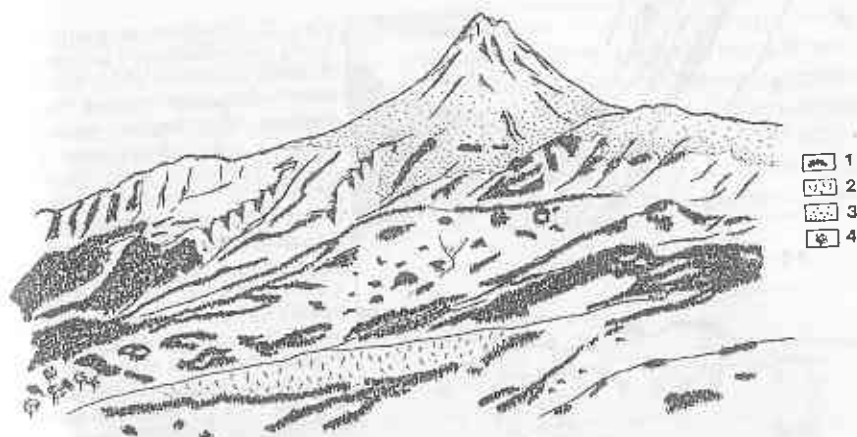


Рис. 22. Верхние пояса растительности на юго-восточном подножье Восточного вулкана (2173 м, ок. 52° с.ш.), тихоокеанское побережье Камчатки. 1 – заросли кедрового и ольхового стлаников, 2 – стланики, погибшие в результате непродукта, 3 – каменистые осины, 4 – верхний предел распространения камнеберезняков. Рисунок по фотографии, точка съемки на высоте 900 м

Еще дальше от берега, в следующем за донами понижении (часто в устье широкой заболоченной и поросшей ольшатником долины реки, подпругенной прибрежным валом), стланик почти исчезает, сохраняясь по релкам. Затем при пологом подъеме по предгорному шлейфу он формирует обширные и густые кустарничково-зеленомошно-злаковые или почти мертвопокровные "поля", чередуясь с каменной березой в пионерном заселении молодых вулканогенных равнин.

Такова в общем картина растительного покрова от кромки морского берега до середины пологого шлейфа Авачинской группы вулканов на востоке полуострова.

Очевидна определенная аналогия с прибрежной растительностью на Байкале (рис. 23, В) – в основном на форпостах деревьев у озера, далее картина видоизменяется присутствием сосны и сибирского кедра, формирующих стену леса. Иные, более разнообразные варианты т. н. "ложноподольцового пояса" приведены в упомянутых выше работах Л. Н. Тюдиной и В. Н. Моложникова.

Средние части восточных склонов четвертичных вулканов и горных хребтов, открытые океанской влаги (и в т. ч. обильным снегопадам) заселяются кедровым и ольховым стланиками почти сплошь, до верхнего предела задернованности субстрата (рис. 21, 1). И снова напрашивается аналогия с восточным берегом Байкала: от трети до четверти склона Баргузинского хребта, обращенного к озеру, было, по наблюдениям с вертолета в 1987 г., сплошь покрыто кедровым стлаником.

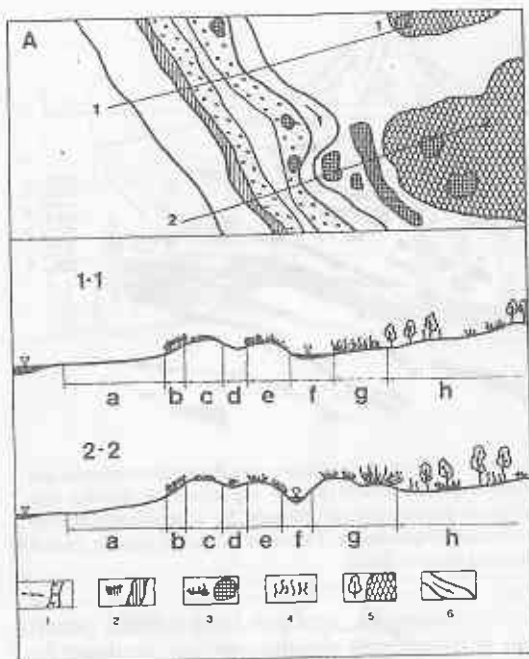


Рис. 23. Прибрежная растительность тихоокеанского побережья Южной Камчатки (А) и восточного побережья средней части Байкала (В). Формы микрорельефа: а - прибойная часть; б - уступ берегового вала (первой дюны); с, е - дюны; д, г - понижение (часто с подпруженным водотоком); г - остатки прежних дюн, начало террасы; h - терраса. Обозначения: (А) 1 - разнотравье на дренированной поверхности дюны, 2 - колосник, 3 - кедровый стланик, 4 - ольховый стланик, 5 - камнетверезник, 6 - водоток. (В) 1 - кедр сибирский (начиная со второй дюны - с сосной), 2 - услаждающая береза белая, 3 - сосна по болоту, 4 - вешиково-колосняковый покров и шиповниково-пшеничный подлесок, 5 - береза белая, 6 - сосняк кустарничково-лишайниковый, 7 - кедровый стланик, 8 - осоковый кочкарник

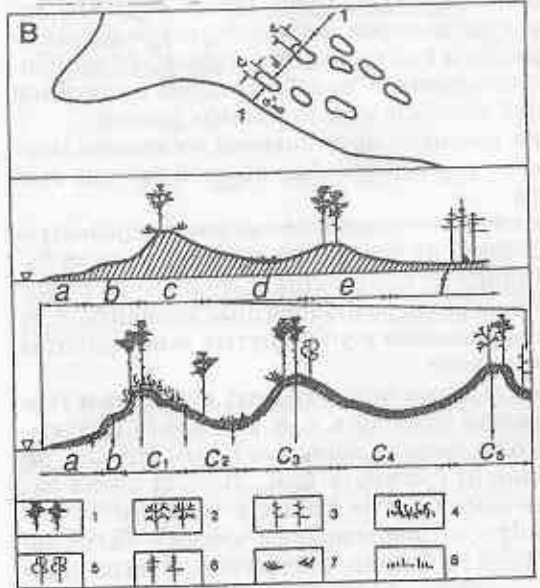


Рис. 24. Верхняя часть (отдельные куртины среди тундры) кедровостланикового пояса в районе умеренного воздействия вулканических пеллоидов (западный макросклон вулк. Сопка Плоская-Дальняя), около 1100 м над ур. моря (рисунок по фотографии)

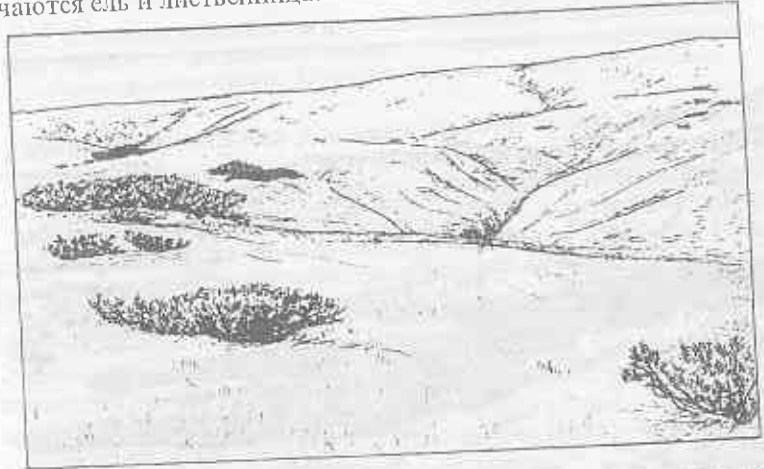


Рис. 24. Верхняя часть (отдельные куртины среди тундры) кедровостланикового пояса в районе умеренного воздействия вулканических пеллоидов (западный макросклон вулк. Сопка Плоская-Дальняя), около 1100 м над ур. моря (рисунок по фотографии)

Верхний пояс древесной растительности в целом и по микроводоразделам образован кедровым стлаником, по долинам водотоков - в сочетании с ольховым. На высотах около 1000 м над ур. моря они делят пространство с тундровыми сообществами и между собой в соответствии с элементами рельефа, определяющими мощность и гидро-термический режим почв. Часто экологические требования двух стлаников почти совпадают (рис. 25-27), хотя кедровый - явный мезофил, а ольховый - столь же явный мезогигрофил. Оба вида очень пластичны, и поэтому оккупация пространства одной из этих формаций часто зависит от случая: урожайности конкретного года, благоприятностилетней погоды, наличия кедровки как разносчика семян и др.

Все же в самом общем виде (за наименьшим инструментальных данных) можно очертить экологические приоритеты двух стлаников в сравнении друг с другом на верхнем пределе распространения. На плоских водоразделах оба растения могут выжить лишь при аккумуля-

линии минимального слоя снега, следовательно, наличие либо неровностей нанорельефа, либо глыбисто-щебнистого характера поверхности благоприятствует этому. В этих условиях преимущество, безусловно, принадлежит кедровому стланику, способному расплываться по земле при раннезимнем похолодании. Его куртины, имеющие здесь летом высоту до 40-50 см (рис. 25), зимой не видны под слоем снега в 10-15 см, за исключением отдельных частей стволов, подвергающихся снежной корразии.

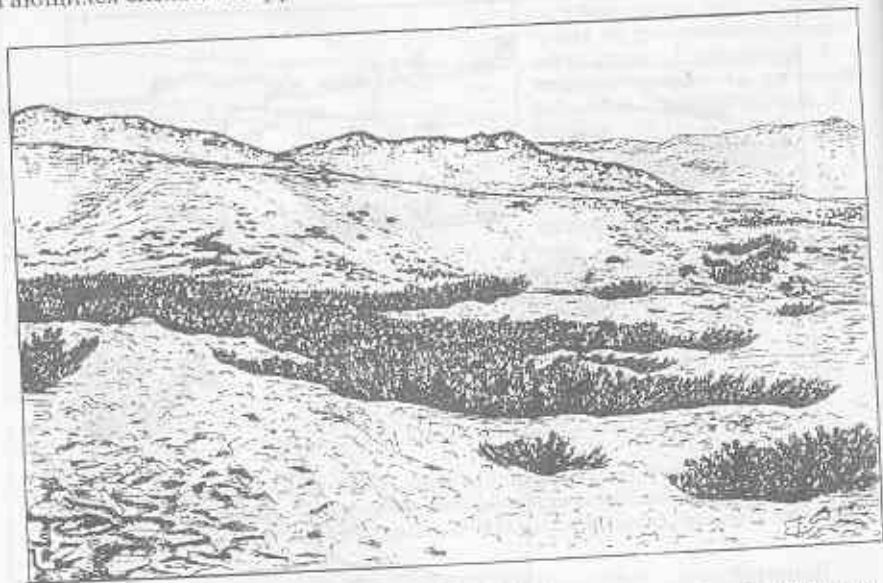


Рис. 25. Типичная форма кедрового стланика на водораздельном щебнисто-глыбистом плато у верхнего предела распространения (около 1000 м над ур. моря, Срединный хребет). Высота растений до 0,5 м (рисунок по фотографии)

Ольховый стланик не способен к такому полеганию и поэтому селится там, где угроза механического повреждения меньше (морозостойкость его достаточно высока) — ниже на несколько метров или десятков метров. Оба стланика предпочитают располагаться на склонах и в долинах ручьев, в местах снегонакопления и более выраженного грунтового стока. Здесь кедровый стланик, не терпящий застоя влаги, выберет хорошо дренируемые участки — бровки, уступы и гребни (рис. 26, 27), тогда как ольховый, требующий большего и длительного увлажнения и не боящийся застоя воды, предпочитает тальвеговые части долин и все неровности, где задерживается влага.

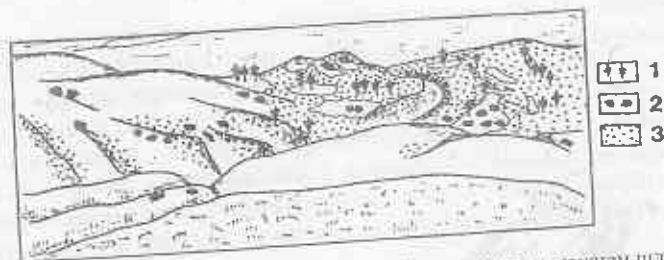


Рис. 26. Верхняя часть (600-700 м) субальпийского пояса на южном склоне вулкан. Шивелуч: 1 — лиственница Камчатера, 2 — кедровый стланик, 3 — ольховый стланик (рисунок сделан с 1200 м над ур. моря, в южном направлении)

Сказанное относилось к верхней границе субальпийского пояса, где стланики рассеяны в тундре или находятся на пределе распространения и, хотя косяная среда диктует жесткие условия выживания, у растений есть пространственный выбор. Ниже, в более благоприятных местообитаниях, виды явно конкурируют друг с другом и победа в заселении территории, так и условиями жизни: запасом и балансом атмосферной влаги, инсоляцией, дренированностью грунта, частотой экзотических потрясений (в т. ч. пожаров и сильных вулканических пеплопадов), возрастном конкретном экотопе или ландшафте в целом. Не всегда кедровый стланик в сопоставлении с ольховым является доминантом, как об этом писал Б. А. Тихомиров (1949), хотя спектр доступных ему местообитаний, безусловно, шире.

Любопытно отметить своего рода "смену стадий" (аналогичную известной в экомологии), определяемую степенью их прогрева, характерную для эврибионтных насекомых, но замеченную и у кедрового стланика. При визуальном сравнении экотопов, заселяемых им, было замечено, что в южной половине Камчатки он часто более продуктивен на склонах северной экспозиции, а в верховьях Колымы — на южных. Вокруг Байкала он распространен преимущественно на обращенных к озеру склонах, на противоположных менее обильно и приурочен к верхнему, субальпийскому поясу.

Если эти наблюдения будут подтверждены достаточными материалами, то причинами отсутствия или меньшей продуктивности стланика на противоположных склонах могут быть: избыток влаги на Камчатке, недостаток тепла на Колыме и недостаток влаги в Прибайкалье. Здесь вновь следует вспомнить, что Камчатка, вследствие значительности размеров и выраженности горных систем, выступает в роли миниатюрки с областями морского и субконтинентального (во внутренней части полуострова) климата. На соседствующей Курильской гряде воздействие влажных воздушных масс всепоглощающе превосходит микроклиматическое разнообразие ландшафтов (Грабков и др., 1985).

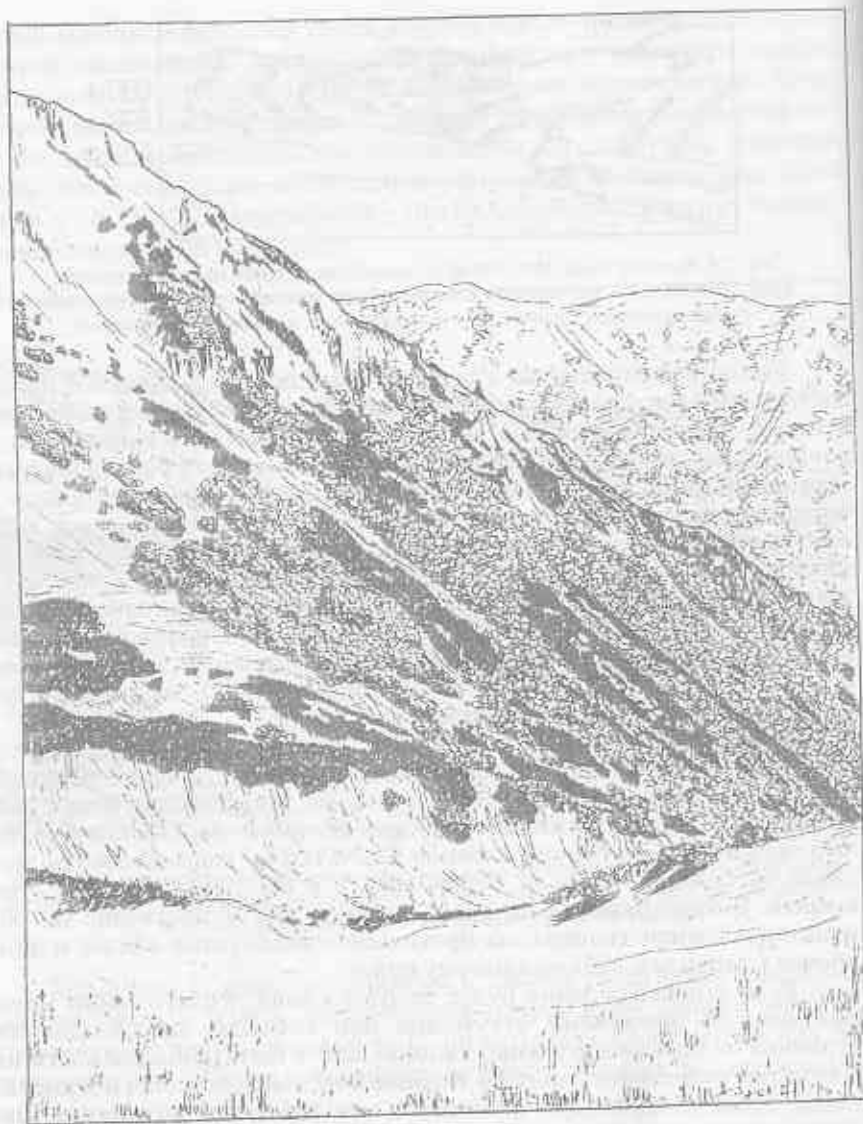


Рис. 27. Типичное сочетание кедрового (закрашено темным цветом) и ольхового стлаников на верхнем пределе распространения. Южная часть Среднего хребта, внутренняя долина, склон южной экспозиции, высота 1200-1300 м над ур. моря (рисунок по фотографии)

Вернемся к профилю растительности (рис. 19, 21). Распространение кедрового стланика сверху вниз по западному макросклону Восточного хребта неравномерно: ниже только что рассмотренного самостоятельного пояса он сосуществует в качестве основного подлеска с субальпийскими лиственничниками (кустарничковыми, мшистыми, липайниковыми). Переменяясь с альпийскими лужайками и камениоберезьями, где стланик растет в виде редких куртин, они формируют верхний предел произрастания прямостоячей растительности.

В камениоберезьях стланик встречается отдельными особями у оснований старых берез в особенно светлых, разреженных местообитаниях. Чаще же он формирует пятнообразные группы (куртины) на бровках склонов или же обусловленные микроклиматическими инверсиями поясы в средних и нижних частях склонов, кольцует или венчает шапками вехоледения в предгорьях. Везде заметна его конкуренция с березой за незатененное жизненное пространство.

В ельнике темных для него ельзиках стланик встречается единично, в основном соседствуя с ними в виде самостоятельных куртин.

В среднегорных, низкогорных и долинных лиственничниках стланик обычен практически во всех группах типов — от кустарничково-разнотравных в центральной части депрессии, у р. Камчатка, до повсеместно расположенных выше лиственничников бугорчатиковой группы; выделяются горные и дольные группы типов "лиственничников с кедровым стлаником" (Ефремов, 1973а).

Пологое дно Центрально-Камчатской депрессии, сложенное аллювиальными и пролювиально-ледниковыми отложениями, с широкой, часто заболоченной поймой занято смешанными лиственничниками, ельниками, белоберезьями, тополевыми, ивьями, с относительно небольшим участком кедрового стланика в подлеске первых из них.

Своеобразными вулканогенными интразональными стациями ему, как и другим светолюбивым видам (лиственница, тополь), служат спускающиеся с Восточного хребта к р. Камчатка долины современных флювиогляциально-пролювиальных потоков, или "сухих речек", текущих часто по руслам бывших ледников (Былинкина, 1954; Краева, 1964; Мелекесцев, 1967). Растущий вдоль них кедровый стланик пронизывает весь растительный профиль.

"Сухие речки", начавшись в горных тундрах и питаясь снеговыми шапками вулканов, прорезают склоны, увлекая за собой крупноглыбовый материал и размывая лавовые базальтовые ложа. В нижнем течении они формируют расширяющиеся долины (конусы выноса, "наземные дельты"), в пределах которых, меняя направление от года к году, перемещают не только вниз, но и от борта к борту огромные

массы щебня, галечника и песка. Часть этих отложений, соединяясь с реликтовыми песками золово-криогенного происхождения (Мелекесцев и др., 1974), переносится ветрами, образуя своеобразный дюнный пейзаж среди леса.

Заселяя эти геотопы одновременно с другими пионерными видами — лиственницей, тополем, ивами (рис. 28), кедровый стланик снова демонстрирует сходство с уже не раз упомянутым европейским сосновым стлаником (*P. mugo*), так же пионерно и так же одновременно с лиственницей заселяющим лавинные прочесы в Альпах.

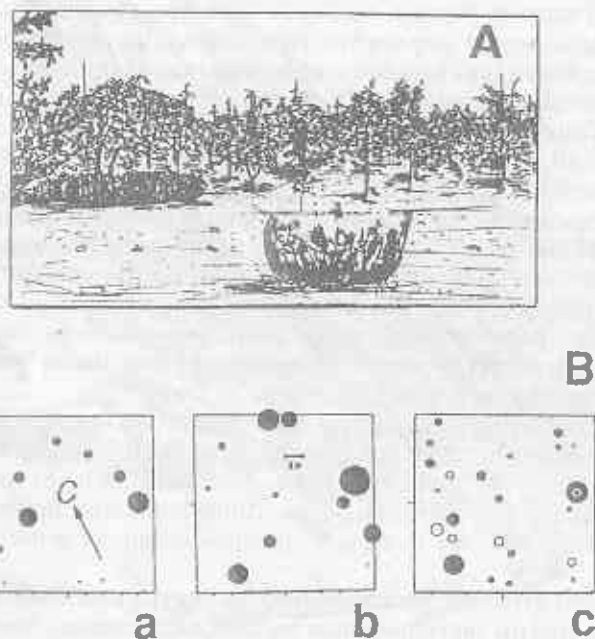


Рис. 28. Фрагмент древесной растительности на переувлажненных песках водно-ледниковых отложений ("сухих речек") — Нахичинские пещи и долине р. Камчатка, высота до 100 м над ур. моря. А — общий вид группы кедрового стланика и тополево-лиственничного древостоя по бортам долины, В — стадии (а, б, в) зарастания песчано-галечных отложений стлаником (темные кружки). Белыми кружками обозначены лиственница и тополь.

Обычна картина своеобразного окаймления клонами стланика (семена которого кедровка очень часто прячет в какие-либо неровности земли, куда скатываются и семена прямоствольных деревьев) разбросанных по обширному зарастающему пространству тополей и лиственниц, как это показано на рисунке. Различия в скорости роста приводят к тому, что через 100-150 лет с момента прекращения круп-

ных перемещений грунта в этом месте и начала его заселения растениями тополя существенно деградируют, лиственницы обгоняют стланик в росте и начинают затенять его кроны. Еще несколько десятилетий спустя на обширных песчано-галечных пространствах, характеризующихся почти автоморфным увлажнением, происходит формирование своеобразного бороподобного лишайниково-мертвопокровного разреженного лиственничника, где стланик и лиственница развиваются на равных. Если же увлажнение имеет черты полугидроморфного (ближе к бортам долины по всхолмлениям), то прямоствольные деревья постепенно разрастаются, число видов растет и спустя десятилетия или первые столетия на этом месте может возникнуть типичный лиственничник кустарничково-разнотравной группы.

Восточный макросклон Среднего хребта, обращенный внутрь Центрально-Камчатской депрессии, имеет в общем сходное с зеркально смотрящим на него западным макросклоном Восточного хребта (рис. 21, 2) чередование растительных поясов, с коррективами на разные геологический возраст, экзогенную разрушенность, атмосферное увлажнение. В силу этих обстоятельств кедрового стланика здесь тоже больше — он формирует более или менее выраженный подлесок и лиственничниках шлейфа и выше, увеличивая долю своего участия в растительном покрове по мере подъема в горы.

Начиная с высот 400-500 м это участие становится весьма заметным; чаще встречаются куртины-группы молодых растений стланика на осевых и пройденных пожарами плоских водоразделах, формируется горный стланиковый пояс.

Внутри Среднего хребта, представляющего собой широкую и сложно переплетенную горную систему, стланик встречается повсеместно по долинам рек и ручей, текущих во все стороны, покрывает ковром низколежащие плоские водоразделы и составляет, как и на востоке, верхний предел распространения древесной растительности (рис. 12, 20, 25, 27). Здесь более, чем на Восточном хребте, выражен тот тип растительности, который называется "притундровые леса" (правда, в горном варианте). Эти типичные субальпийские формирования по мере движения вверх постепенно превращаются сначала в кедровостланиковое тундролесье с отдельными лиственницами и без них, затем — в горную лесотундру и тундру.

В субконтинентальном климате Среднего хребта при отсутствии чрезмерного притока морской влаги побережий, роль кедрового стланика как лесообразователя существенно возрастает, это особенно заметно в сравнении с ольховым. Важно подчеркнуть, что реализация стлаником заложенного в нем потенциала вегетативной и семенной продуктивности отличается большим разнообразием соответственно пестроте и ландшафтным особенностям, от которых она зависит более всего (Khomentovskiy, 1994).

Двигаясь далее на запад и выйдя из-под защиты системы Среднего хребта, где поясность растительности напоминает восточно-сибирскую, мы попадаем на обращенный к Охотскому морю пологий макросклон и далее на заторфованно-озерное пространство Западно-Камчатской низменности, в район с наименее благоприятными для развития древесной растительности климатическими условиями. Снова, как и на восточном побережье полуострова, самыми распространенными среди древесных становятся три формации — камениберезовая, ольховостланниковая и кедровостланниковая, однако распределяются они в иной пропорции. Камениберезняки кончаются в основном в последних низкотерьях, отчасти продвигаясь на запад по долинам рек. Кедровый стланик распространен так же и выходит к морю только там, где возвышенные места достигают побережья — южнее и севернее низменности. На берегу он формирует еще более фрагментарный, чем на востоке, донный пояс.

### 11.3.2.2. Верхняя граница леса и кедровый стланик на Камчатке

Как известно, существует значительное разнообразие мнений о том, что понимать под верхней границей леса, как отличать ее от границы распространения древесной растительности. Общей точки зрения здесь нет и, видимо, в принципе быть не может. Прекрасный обзор существующих трактовок дан в работе П. Л. Горчаковского и С. Г. Шиятова (1985). Из него и из других работ (Сапожников, 1916; Гудсашивили, 1958; Колинчук, 1960; Пономаренко, 1961, 1966; Розенберг, 1964; Глуздаков, 1966; Ярошенко, 1966; Шиятов, 1970; Wardle, 1977; Тыртыков, 1983; и др.) видно, что традиционно значительная часть авторов-лесоведов понимает под верхней границей леса предел распространения видов прямоствольных деревьев, формирующих сообщества лесного типа или хотя бы отдельные лесные синузиды среди нелесного покрова. Условно граница обозначается определенной величиной сомнутости лесного полога.

Ботанико-географы склонны подчеркивать наличие экотона "лес-безлесье", включающего сложную систему пространственно переплетенных пелозов и их фрагментов (хотя принципиального противоречия с предыдущим определением нет: совокупность лесных синузид в тундре есть тот же экотон). Границы не могут быть линиями уже по причине своей динамичности даже в короткие отрезки времени (Leak, Graber, 1974; Matz, 1977; Kullman, 1979, 1989) и тесной материально-энергетической связанности поясов растительности друг с другом (Rautou, Vigny, 1989). С этим вполне согласуется наша изложенная в начале главы позиция в терминологическом определении тундролесья, предтундровых лесов и т. д.

Если справедливо высказывание, что границы растительных поясов — это реперы климатических условий (Щукина, 1960), то существует какой-то конкретный количественный гидротермический порог, за которым прекращается развитие прямоствольной растительности и начинается развитие стланиковой. И еще один порог, за которым начинается жизнь даже стелющихся деревьев и полностью господствует тундра. Эти пределы, очевидно, могут быть охарактеризованы наряду с другими параметрами определенными суммами эффективных температур (рис. 15), что также предопределяет экотонность границ растительности.

Принципы типологии верхней границы леса изложены в работах П. Л. Горчаковского и С. Г. Шиятова (1977, 1985), С. Г. Шиятова (1985). Очевидно, приемлемы почти все подходы, поскольку их выбор определяется целью исследования, и универсальность здесь не только невозможна, но и не нужна. Всякое решение неизбежно будет в большой мере субъективным, несмотря на стремление найти объективные критерии.

Видимо, в тех случаях, когда нам нужно показать пределы пространства какой-то формации, т. е. дать ее характеристику вовне, имеет смысл обращать внимание на любые ее форпосты (куртины и отдельные деревья). Если же определять "степень полноценности" формации, т. е. обратить взоры вовнутрь, на строение ее сообществ, то интегральными, обычно используемыми критериями оценки могут быть полнота или сомкнутость древостоя.

Нерешенными остаются проблемы вычленения и расчленения собственно субальпийского пояса растительности, определения его статуса, аналогий с подольцовым, географической изменчивости его физиономии и др. Они усугубляются неоднозначностью мнений о том, считать ли формацию кедрового стланика лесной, а его самого лесоводом. От ее решения во многом зависит место проведения границы леса. Мнения некоторых авторов (В. Л. Комарова, В. Б. Сошавы, Б. А. Тихомирова, А. И. Толмачева и др.) на этот счет упомянуты выше, в этой же главе.

Я полностью согласен с тем мнением, что по сути и облику практически весь лесной покров Камчатки, представленный 2-3 формирующими климаксовыми лесами видами, камени березой и стланиками, более чем на 80% может быть отнесен к субальпийскому в его притихоокеанском варианте (частный, но характерный признак последнего — высокотравье в камениберезняках). Даже немногочисленные листовенничники демонстрируют аналогичную восточно-сибирской "гипертрофию субальпийского пояса" (пользуясь выражением Л. Н. Тюдиной). Говоря иначе, лесная растительность Камчатки может быть названа притихоокеанским (климаксовым) аналогом северной тайги.



Для Камчатки характерна двуликость собственно субальпийского пояса: на большей части территории он представлен кедровостланиковой и ольховостланиковой формациями, в центральной части полуострова значительное место занимают лиственничники. Кроме того, небольшие массивы субальпийских лиственничников находятся в Восточном горно-вулканическом районе, отделенные от центральных горной цепью (Рассохина, Науменко, 1985).

Отдельные прямоствольные деревья на Камчатке вряд ли где-либо растут на высотах более 950-1000 м (лиственница), граница же лиственничного субальпийского леса лежит примерно на 200-250 м ниже.

Еще ниже лежат пояса каменистых березняков и в центральной части полуострова - ельников, клинально деградирующих к верхнему пределу своего распространения (700-800 м). В отсутствие лиственницы верхняя граница прямоствольного леса (хотя фактически это криволестье) представлена каменистыми березняками (Турков, Шамшин, 1963).

Верхняя граница древесных растений, как уже говорилось, образована кедровым стлаником на высотах около 1400 м, чаще на 50-100 м ниже. Однако, рассматривая кедровостланики субальпийского пояса в качестве стелющихся темнохвойных лесов (Тихомиров 1949; Толмачев, 1950) и считая экогенетически сходной лесной формацией ольховостланики, я бы предпочел проводить верхнюю границу леса не по пределу произрастания прямоствольных лесов (тем более что они носят неполющеный, пригундровый облик), а по совокупному пределу распространения обеих стланиковых формаций там, где они еще существуют как эдификаторы, — на высотах 1100-1200 м на обращенных внутрь полуострова макросклонах хребтов и на высотах 900-1000 м на макросклонах, обращенных к морским побережьям (рис. 21). Эти пределы соответствуют верхней горнобореальной подзоне, выделенной Л. Хамет-Айти (Hamet-Ahti, 1979) для гор Японии.

Но как определять эдификаторную роль стланика, как таксировать его насаждения? Для оценки их строения общепринятых критериев нет; методы таксации, приложимые к прямо- и одноствольным деревьям, здесь почти не работают. Показатели сомкнутости крон стланика, в частности, не имеют определяющего значения для характеристики насаждений, поскольку, как правило, в древостоях возраста 70-100 лет и более сомкнутость чешуеобразно перекрывающихся крон стланика всегда больше единицы (рис. 29). Какой-либо пересчет "на одно дерево" возможен лишь для очень разреженных насаждений или отдельных куртин. В сомкнутых же, чтобы посчитать только число особей на единицу площади, неизбежно придется разрушить древостой.

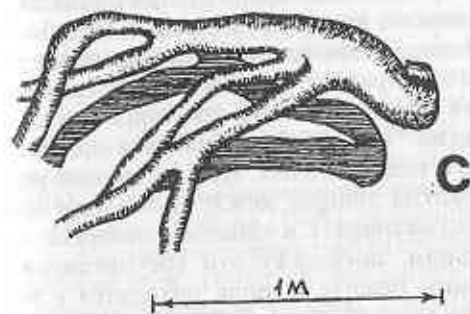
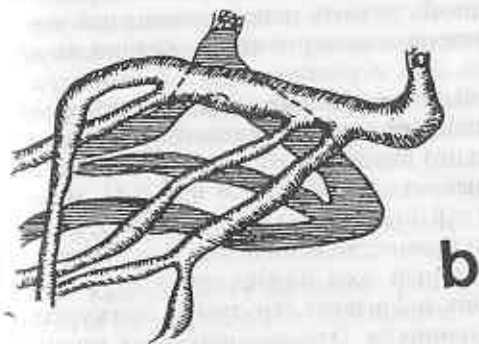
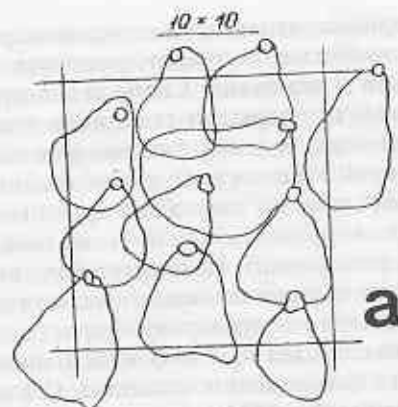


Рис. 29. Типичный чешуйчатый характер взаиморасположения крон стланика при произрастании в виде пояса на пологом склоне, в пределах 400-600 м над ур. моря: а — общий вид, б — фрагмент наложения двух деревьев, профиль, в — то же, план

Как показал опыт, для кедрового стланика в качестве меры пространственных характеристик наиболее подходит величина проективного покрытия, определяемая в два этапа. Сначала – в пределах интересующей куртины или какой-то покрытой стлаником площади. Если это сплошной стланиковый пояс, то измерения завершены. Если же это куртины (группы), то второй этап состоит в определении того же показателя проективного покрытия, но уже самих куртин на всей интересующей площади (обычно в пределах какой-то мелкой ландшафтной структуры – урочища или фации). Истинное значение того или иного параметра вычисляется с применением соответствующего коэффициента. Этот метод, несмотря на предельную простоту, оказался единственным реально применимым при массовых полевых замерах – в частности, при оценке семеношения стланика (Хоментовский, Хоментовская, 1990; Khomentovskiy, 1994).

Вместе с тем очевидно, что показатели как проективного покрытия стланика в экотоне "лес-безлесье", так и сомкнутости кроны для прямоствольных деревьев вряд ли могут быть использованы для жесткой диагностики, здесь более приемлем метод измерения серии их интервалов.

Можно считать стланиковый пояс сомкнутым, когда проективное покрытие (PP) им площади, превышающей 10 средних (условных, определяемых визуально) площадей отдельного дерева, составляет не менее 0,80-0,61. Он несомкнут, если  $PP = 0,60-0,51$ , и разрежен при  $PP = 0,5-0,31$ . При  $PP = 0,3-0,11$  пояса не существует, а есть куртины (группы) стланика среди прямоствольного леса или тундры.

Таким образом, верхней границей леса можно считать ту часть экотона "лес-безлесье", где стланик покрывает (внутри- и межкуртинная сомкнутость) не менее 50% площади. Это соответствует верхней границе тундролесья согласно приведенному выше определению (табл. 5).

Однако есть один принципиальный вопрос, на который придется отвечать в недалеком будущем. Традиционно формализуя подходы и разделяя типы растительности лишь на лесной и тундровый (это было необходимо в свое время), мы лишаем себя возможности понять глобальную структуру растительного покрова и уклоняемся от стратегически правильного пути решения многих практических проблем природопользования. Введение понятия "экотон" было шагом в правильном направлении, однако и этого недостаточно. Притундровые редколесья, стелющиеся леса, фрагменты тундры между ними (или они вкраплены в тундру?) следует рассматривать в едином комплексе, но не структурном, а функциональном, поскольку эти сосуществующие компоненты не составляют единого целого, а лишь находятся в подвижном равновесии. Эта идея не нова (Сочава, 1929; Самбук, 1937; Крылов, Осипов, 1985; Куваев, 1986), она нашла отражение в форму-

лировке экотона, но завела исследователей в тупик, представляя экотон лишь расширенной границей, "полем сражения" формаций.

Очевидно, речь должна идти о другом – о создании концепции динамического растительного покрова (динамической фитогеосферы), подобно концепции структуры литосферы. Если растительный покров находится в подвижном равновесии, то должны существовать центры стабилизации и области повышенной изменчивости. Принимая, в принципе, такой подход, все "промежуточные" на сегодняшний день полосы – лесотундровую, лесостепную, пустынно-степную и т. п. – мы должны рассматривать как аналоги геосинклинальных зон в геоморфологии, а районы распространения "зональной" растительности – как аналоги платформ. Тогда всем им найдется место в геодинамических и фитогеодинамических процессах, тогда при решении практических задач по освоению новых территорий бывшие "промежуточные", "пограничные" образования будут восприниматься не как эфемерные, а как постоянные и неизбежные, с существованием которых необходимо считаться в полной мере. Такой подход представляется вполне перспективным, ибо большинство типологических схем являются статическими по заложенному в них доминирующему принципу структурности, а не функциональности. Разработка схем на основе последнего – неизбежное дело скорого будущего.

### *11.3.2.3. Вулканогенный тип верхней границы леса и кедровый стланик*

Рассматривая верхнюю границу кедровостлаников на Камчатке, нельзя не затронуть, в данном случае кратко, ее специфику в районе активного вулканизма.

Понятие "вулканогенный тип верхней границы леса" предложено П. Л. Горчаковым и С. Г. Шиятовым (1985). Однако исследования влияния вулканизма на растительность в отечественном лесоведении и ботанике известны давно, на Камчатке этими вопросами интересовались со времени экспедиции В. Л. Комарова в 1908-1909 гг. Обзор проведенных исследований не входит в нашу задачу, однако нельзя не отметить работы Э. Хультена (Hulten, 1924) по материалам шведской экспедиции, В. А. Шамшина (1965), Д. Ф. Ефремова (1973 б), серию работ, проведенных сотрудниками Биолого-почвенного института ДВО РАН и обобщенных впоследствии в монографии Ю. И. Манько и А. Н. Сидельникова (1989), написанной при участии С. Ю. Гришина.

Касаясь состояния растительности вокруг активных вулканов (на примере вулк. Толбачик, входящего в Ключевскую группу), последние авторы совершенно справедливо отмечают ее постоянное пребывание в стадии восстановления, субклимакса.

Поскольку вулканы на Камчатке расположены в границах лесной и тундровой растительности лишь своими подножиями и наиболее повреждения прямостоящих деревьев лавами и пеплами во время извержений приходится как раз на верхние пределы распространения деревьев и стлаников, восстановление растительного покрова проходит очень неравномерно.

Как показывают наблюдения, сделанные у вулк. Толбачик в 1974-1992 гг. (Хоментовский, 1979, 1983, 1985), верхние пределы распространения древесной растительности весьма динамичны. В районе площадью 40-50 км<sup>2</sup>, расположенном на юго-юго-запад от вулк. Острый Толбачик, где только в течение голоцена произошло не менее 60 трещинных извержений (Брайцева и др., 1985), за 30-40 лет, прошедшие между извержениями 1941 г. и 1975 г., лиственница поднялась вверх по склону на 100-150 м, каменная береза – на 70-100 м, кедровый стланик – на 250-300 м. Катастрофическое извержение 1975-1976 гг. вновь отбросило их вниз (рис. 30).

Через 17 лет после извержения Толбачика (1975 г.) кедровый стланик практически не начал восстанавливаться в радиусе 3-5 км вокруг новообразованных конусов на высотах 800-900 м над ур. моря – в условиях, климатически вполне приемлемых. В радиусе следующих 2-3 км, т. е. на краю зоны разрушительного воздействия пеплопада 1975 г., густота его возобновления также невелика – при том, что "посев" стланика кедровкой, равно как рассеивание семян каменной березы и лиственниц на свежих пепловых полях начинается практически сразу, в течение первых 2-5 лет после извержения.

В целом верхние пределы распространения основных древесных видов под Толбачиком снижены на 200-500 м по сравнению с отмеченными в вулканически неактивном районе (табл. 7). Такое соотношение может считаться типичным для условий Центральной Камчатки.

Таблица 7

Примерные пределы высотного распространения древесной растительности (м над ур. моря)

Вид	Район или название вулкана			
	Толбачик	Плоская сопка	Николка	Срединный хребет
Кедровый стланик	700 (1200)	1300	1300	1400
Каменная береза	500 (1100)	1100	900	1000
Лиственница Каяндера	700 (1000)	1000	отсутствует	1000
Ольховый стланик	1000 (1100)	1250	1000	1200

Примечания. Толбачик – в радиусе 5 км от очага извержения 1975 г., Плоская сопка – в 30 км к северу от Толбачика, Николка – в 60 км к югу от Толбачика, Срединный хребет – в 120 км к западу от Толбачика (все районы, кроме первого, вне зоны разрушительных пеплопадов). Данные 1978-1984 гг. В скобках – границы до извержения Толбачика в 1975 г.

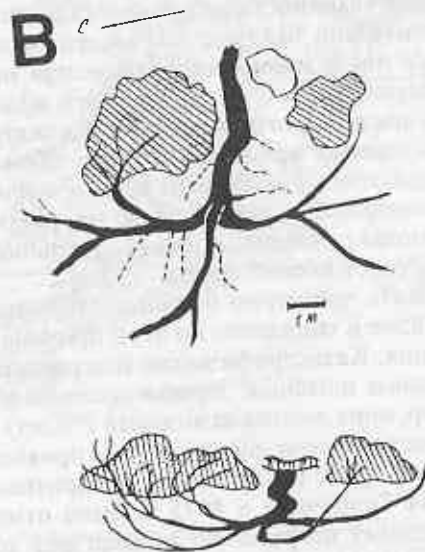
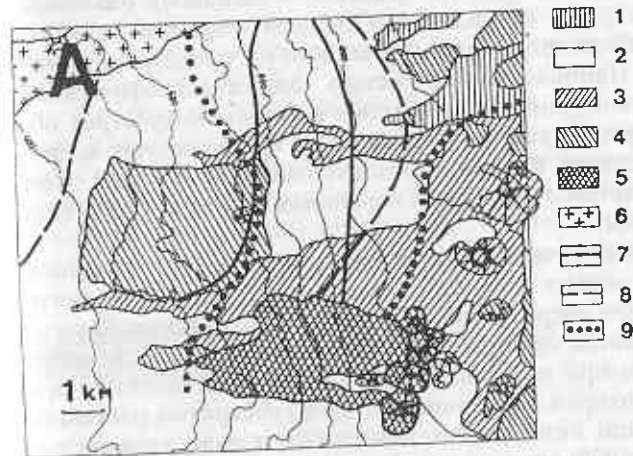


Рис. 30. Растительность на верхнем пределе распространения в районе активного вулканизма (к северу от конусов Северного прорыва Толбачинского извержения 1975 г., Ключевская группа вулканов). А – общая схема (натурные наблюдения и дешифровка АФС), В – типичная форма закрепления стланика (погиб в результате пеплопада 1975 г.) между глыбами лавы. Пеплы подстилаются: 1 – лавой моложе 1000 лет, 2 – лавой 1500-2000 лет, 3 – лавой 1000-1500 лет, 4 – лавой 7.5-12 тыс. лет; 5 – лавовым потоком 1975 г., 6 – пролонгальными отложениями ("сухая речка"). Границы растительности (правая из каждой пары – до извержения 1975 г., левая – после него); 7 – лиственница Каяндера, 8 – каменная береза, 9 – кедровый стланик. Горизонталь – в метрах.

По чувствительности к воздействию пеплопадов древесные виды выстраиваются в следующий ряд (от меньшей к большей): ольховый стланик, тополь Комарова, лиственница Каяндера, кедровый стланик, каменная береза. Восстановительный потенциал распределен в почти обратном порядке. Наибольшей скоростью посткатастрофического распространения и конкурентоспособностью в борьбе за субстрат обладают каменная береза и тополь Комарова, за ними следуют кедровый стланик, лиственница Каяндера и ольховый стланик. При этом кедровый стланик наиболее устойчив к перепадам температур воздуха и безразличен к почвам.

Возможности восстановления растительности вокруг вулканов зависят от наличия мелких фракций пепла, от его выветренности. Шлаки-пеплы в первую очередь заселяются злаками, а также, как говорилось выше, каменной березой. Остывшие лавовые потоки могут быть заселены только при наличии на их поверхности достаточного слоя пирокластике, которая одна лишь является субстратом растений. О заселении собственно базальтовых монолитов и даже крупноглыбистых лав (Гришин, 1992) вряд ли стоит говорить. Возраст лав в данном случае существен лишь для определения длительности накопления пеплового слоя на их поверхности.

Сочетание высокой степени уязвимости кедрового стланика воздействию пеплопадов и относительно быстрое его восстановление в составе растительного покрова после извержений позволило использовать этот вид в качестве чувствительного экологического индикатора вулканической активности как в геологической, так и в популяционной и даже организменной шкалах времени (Егорова, Хоментовский, 1988). С его помощью оказалось возможным судить о длительности и периодичности вулканического воздействия на растительность Камчатки в разные периоды голоцена, оценить "удельный вес" вулканизма на фоне других факторов косной среды.

В целом не следует придавать чрезмерно большого значения гибели растений от лав и пеплопадов и снижено по этой причине верхних пределов их распространения. Катастрофические извержения вулканов случаются нечасто (отдельные погибшие деревья стланика вблизи Толбачика на высоте 850 м над ур. моря достигли возраста 270 лет).

Отрицательное воздействие выбросов локально: оно проявляется на площади в несколько десятков, реже первых сотен квадратных километров. Во время извержения Толбачика в 1975 г. было отмечено (Хоментовский, 1983а), что полному погребению подверглись растущие в радиусе 1-2 км от новообразованных конусов деревья и кустарники, засыпанные более чем наполовину и окорке (также приведенным к полной гибели) – отстоящие не далее 4-6 км, частичному присыпанию с наветренной стороны (гибель 20-50% куртин-клонов и 20-50% ветвей

на отдельных деревьях) – росшие в 7-10 км от действовавшего вулкана. На большем удалении кедровый стланик остался практически невредим. Граница его сохранности совпадала с основной границей прекращения выпадения пеплов с размерами фракций более 2 мм (Будников и др., 1978).

Последствия даже таких извержений, как взрыв и снос купола вулк. Шивелуч в 1964 г., сдвигнувший границу распространения кедрового стланика на 500-600 м (Васильев, Степанова, 1971) и покрывший слоем пемзы территорию площадью около 100 км<sup>2</sup>, довольно быстро (в течение десятилетий) компенсируются развитием растительности на новом субстрате, новым продвижением стланика в тундру (рис. 31).

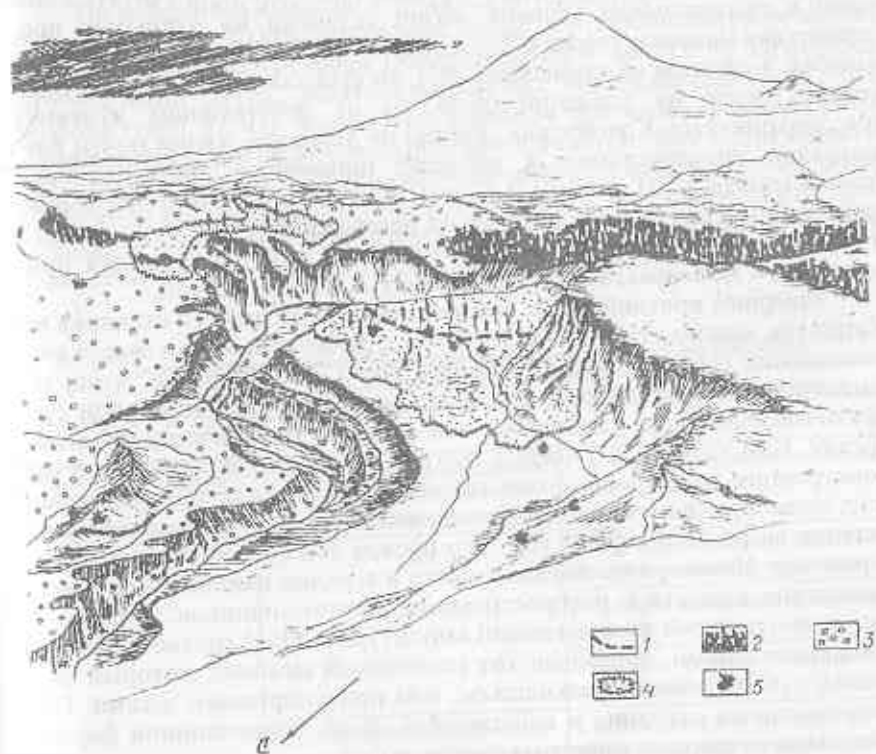


Рис. 31. Растительность южного склона вулк. Шивелуч через 20 лет после взрыва 1964 г. и верховьях Байдарной "сухой реки", рисунок сделан с высоты 1000 м над ур. моря, на заднем плане вулкан Ключевской группы. 1 – верхняя граница живого пояса кедрового стланика и редкостойного лиственничника, около 750 м над ур. моря, 2 – верхняя граница основного пояса лиственницы, 3 – пемзо-пепловые отложения взрыва 1964 г., 4 – ольховый стланик и редкие лиственницы, 5 – отдельные деревья кедрового стланика, выросшие за 20 лет после извержения

В основном же вулканические пеплы, постоянно рассеивающиеся на огромных территориях, должны рассматриваться как великое благо в условиях гор Севера, будучи источником постоянной минеральной подкормки растений, что имеет принципиальное значение при заторможенности низкими температурами процессов разложения почвенной органики. Это неоднократно подчеркивалось в ходе исследований камчатских почв Ю. А. Ливеровским, С. В. Зонном, Л. О. Карпачевским, И. А. Соколовым и др.

Наличие близко расположенных вулканов непосредственно сказывается на росте стланика. Некоторые предварительные данные измерений среднегодового линейного прироста его побегов (ЛП) за 25-летний период показали (Хоментовский, 1985), что если считать близкими к оптимальным условия жизни стланика на открытых пространствах нижнего течения "сухих речек" (ЛП = 70 мм; здесь и далее ошибка в среднем не превышает 5%), то существование его в среднегорном поясе на удалении 20-40 км от действующих вулканов (рассматривалась Ключевская группа) по условиям жизни почти равнозначно произрастанию в подлеске приречного лиственничника (соответственно ЛП = 48 мм и 47 мм). На той же высоте и при той же экспозиции и крутизне склона, но на расстоянии 120 км от активного вулкана в другой горной системе линейный прирост стланика примерно того же возраста составил 34 мм, т. е. на 30% меньше.

Завершая краткий очерк распространения кедрового стланика по Камчатке, можно отметить, что этот вид, заняв со времени своего возникновения средние и верхние пояса гор Северо-Востока Азии, по климатическим параметрам определяемые как субальпийские или субарктические, твердо удерживает эти позиции практически по всему ареалу. При этом на его южных притихоокеанских окраинах заметна конкуренция со стороны более теплолюбивых, также притихоокеанских прямостоящих видов деревьев, вытеснивших или вытесняющих стланик вверх по профилю гор. Это прежде всего ельники и каменноберезняки. Несмотря на имевшее место в верхнем кайнозое континентализацию климата и распространение лиственничников, стланик, в силу широты своей экологической амплитуды, нашел способ к сосуществованию с ними, образовав тот устойчивый симбиоз, который был назван субальпийским редколесьем, или притундровыми лесами. Одновременно он сохранил и собственный облик темнохвойной формации в виде обширных высотных поясов-полей.

Камчатка демонстрирует широкий спектр климатических условий от морских до субконтинентальных, и все они оказываются приемлемыми для стланика, чей видовой адаптационный потенциал, безусловно, превосходит все экологическое разнообразие полуострова. Последний выступает в качестве своеобразной модели типов природ-

ной поясности и зональности, встречаемой в пределах ареала стланика. На восточном побережье и в южной части западного побережья это приморский тип поясности, свойственный североазиатским притихоокеанским районам. На севере полуострова – смешанный горнодолинный, близкий к широтно-зональному. В окруженных горами внутренних районах Камчатки это близкий к сибирскому типу поясности, по краям "размываемый" тихоокеанским влиянием. Своеобразным региональным дополнением к зональной дифференциации полуострова является активный вулканизм, еще более увеличивающий экологическое разнообразие уникального северопритихоокеанского климатического растительного покрова.

На основании анализа доступной литературы и собственных наблюдений нами была составлена схема ботанико-географического районирования полуострова (Хоментовский и др., 1989). Оказалось, что она имеет почти "билатеральный" вид, определяемый структурой рельефа (табл. 8), что может быть удобным при моделировании крупномасштабных процессов геодинамики Камчатки. Как и предполагалось, было подтверждено сложившееся мнение о субальпийском облике местной растительности. Мы рассчитываем, что схема может быть полезным дополнением к известному природному районированию Камчатки, предложенному Л. Ф. Куницыным (1963).

Таблица 8

Схема ботанико-географического районирования полуострова Камчатка (по: Хоментовский и др., 1989)

Область	Провинция	Округ
Камчатская полуостровная тундрово-лесная область	1. Центральная-Камчатская равнинно-предгорная провинция хвойно-каменноберезовых лесов	1. 1. Округ северных лиственнично-еловых лесов
		1. 2. Центральный округ каменноберезово-лиственничных лесов
		1. 3. Округ южных лиственнично-еловых лесов
		1. 4. Округ долинно-предгорных лиственных лесов
	2. Средне-Западная горно-равнинная каменноберезово-тундролесная провинция	2. 1. Средний горно-альпийский округ тундр и тундролесий
		2. 2. Западный предгорно-равнинный округ стланиково-каменноберезовых лесов
		2. 3. Охотский округ приморских тундр и тундролесий

Область	Провинция	Округ
	3. Восточная горно-прибрежная каменисто-березо-тундролесная провинция	3. 1. Горно-вулканический округ тундр и субальпийских тундролесий
		3. 2. Восточный горно-прибрежный округ стланиково-каменисто-березовых лесов
		3. 3. Тихоокеанский округ приморских тундр и тундролесий

## ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ ФОРМАЦИИ КЕДРОВОГО СТЛНИКА НА КАМЧАТКЕ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ (ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)



Настоящая глава написана совместно с И. А. Егоровой и во многом основывается на ряде публикаций (Егорова, Хоментовский, 1988; Хоментовский, Егорова, 1990; Khomentovsky, Egorova, 1991), со значительными добавлениями и уточнениями.

### III.1. ПРАВОМЕРНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ И РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ В ПРОЦЕССЕ РЕКОНСТРУКЦИИ ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА РЕГИОНОВ

Для объективного восстановления картины растительного покрова прошлого большое значение имеет изучение современных спорово-пыльцевых спектров (далее в тексте – СПС) региона с целью выявления особенностей их формирования и степени отражения в них существующей и некогда существовавшей растительности. Для датировок используется как радиоуглеродный метод, так и метод гефростратиграфии (гефрхронологии), особенно результативный в условиях Камчатки, где наличие и повсеместное распространение вулканических пеплов (переслаивающих почвы и торфяники), с высокой точностью датируемых, позволяет делать дальние стратиграфические корреляции (Егорова, 1980; Брайцева и др., 1985).

Как известно, СПС современных отложений не являются зеркальным отражением "материнских" растительных группировок, и их формирование обуславливается не только различиями в видовом составе растений, но и количеством продуцируемых пыльцы и спор, их способностью к захоронению, физико-географическими особенностями местности и ее геологической историей. Как следствие, СПС современных отложений на крупных территориях могут иметь специфические черты даже при сходном характере растительного покрова (Каревская, 1971).

Изучение современных СПС в ареале кедрового стланика из аллювиальных, озерных, субаральных (почвенных) и прибрежно-морских отложений выявило ряд общих закономерностей (Боярская, Малаева, 1967; Брайтена и др., 1968; Каревская, 1971; Александрова, 1978; Боярская, Чернок, 1978; и др.).

Во-первых, современные СПС отложений различного генезиса отражают в основном (но не адекватно) флористический состав и зональный тип растительности. Во-вторых, СПС различного происхождения наряду с общими зональными чертами обладают рядом дополнительных особенностей, определяемых типом отложений.

Так, спектры водных отложений более осреднены и отражают характер растительности на больших территориях. Спектры почвенных и болотных отложений более локальны, в горных районах они хорошо отражают ее вертикальную поясность. Чем беднее растительность, тем более региональным является СПС — например, у подножий вулканов и в горных тундрах.

Кроме того, СПС каждого региона имеют местные особенности, связанные чаще всего со специфическими условиями накопления пыльцы и спор в осадках. Наиболее ярко это проявляется в горных районах (высотная поясность) и в районах, расположенных в пределах пограничной полосы широтных зон растительности.

Пыльца кедрового стланика встречается в современных отложениях на всей площади ареала. В СПС кустарниковых тундр и лесотундр-тундролесий кедровый стланик часто господствует наряду с ольховым стлаником и кустарниковой или кустарничковой березкой (аналогами *Betula middendorffii*, *B. exilis*) при не соответствующем истинному содержанию завышенном доли пыльцы последних видов, продуцирующих ее в больших количествах и распространяющих на значительные расстояния (Муратова, 1973; Давидович, 1974; Гитерман, 1982).

В зоне светлохвойной тайги, где стланик сосуществует с лиственницей, находясь в подлеске, наблюдается обратная картина. Его пыльца в спектрах занимает господствующее положение вместе с таковой ольховника. Пыльца лиственницы также присутствует постоянно, но в количестве, не превышающем 1%; искажение спектра происходит за счет ее плохой сохранности (Каревская, 1971).

В зоне распространения темнохвойной тайги и хвойно-широколиственных лесов кедровый стланик принимает участие в формировании растительности только субальпийского пояса. Содержание его пыльцы в СПС редко превышает 10% (Александрова, 1978).

В спектрах южной окраины ареала пыльца кедрового стланика часто не идентифицируется авторами из-за сходства ее с пыльцой кедров сибирского и корейского (Боярская, Чернок, 1978).

Если мы мысленно сопоставим карту лесов Камчатки или карту ее растительности (рис. 17 и 18) с результатами исследований СПС современных отложений, взятых из разных частей полуострова, то окажется, что содержание последних вполне отражает зональные черты растительного покрова (рис. 32).

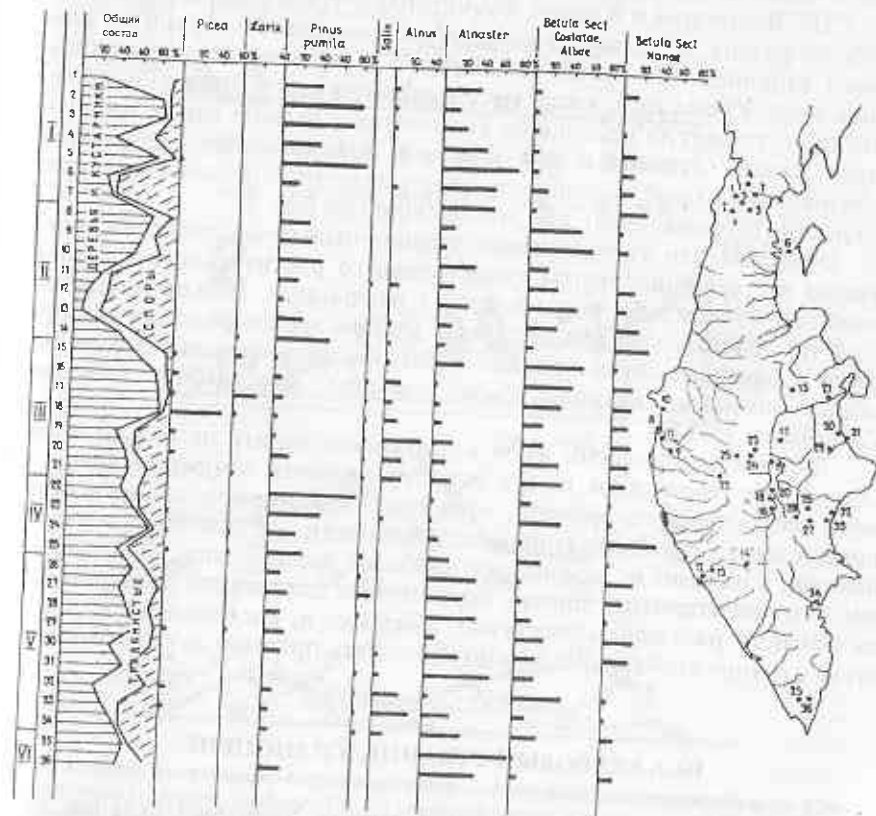


Рис. 32. Современные спорово-пыльцевые спектры Камчатки и карта с точками отбора проб (1, 2, 3, ...). I — Северная Камчатка, II — Западно-Камчатская низменность, III — Центрально-Камчатская депрессия, IV — Средний хребет, V — Восточная Камчатка, VI — Южная Камчатка.

Так, на севере Камчатки, в зоне кустарниковых тундр и лесотундр, в СПС преобладает пыльца кустарников, кедрового и ольхового стлаников, в отдельных пробах много пылицы травянистых и спор.

Особенностью спектров из заболоченной Западно-Камчатской низменности является большое количество спор.

В СПС из Центрально-Камчатской депрессии заметно участие пылицы ели и лиственницы при доминировании пылицы березы древесной; значительно приеутствие пылицы ольхи (аналога *Alnus hirsuta*).

В горных спектрах Среднего хребта преобладает пыльца кедрового стланика.

СПС Восточной и Южной Камчатки, где современный вулканизм наиболее развит, отличаются повышенным содержанием пылицы ольхового стланика как более устойчивого к вулканическому воздействию вида. Кроме того, в спектрах восточной части Камчатки постоянно присутствует (в небольших количествах) пыльца ели и лиственницы. Важно отметить, что спектры поверхностных почвенных (субэдральных) проб хорошо отражают высотную поясность растительности (Егорова, 1980), как это показано на рис. 33.

Очевидно, что в современных спорово-пыльцевых спектрах практически все основные черты существующего растительного покрова Камчатки запечатлены очень близко к реальности. Можно полагать, что и ископаемые спектры обладают той же достоверностью информации о растительности прошлого. Заключение основывается на подобных выводах, которые были сделаны для других районов (Саввинова, 1976).

Данные палинологии дают возможность судить не только в целом о флоре территории, но и о ее растительности в определенные отрезки геологического времени, хотя эти суждения гораздо более приблизительны. Реконструкция растительности позднекайнозойского времени, в отличие от реконструкций более древних эпох, облегчается тем, что представители многих характерных для неогена и антропогена семейств растений существуют и сейчас, и, следовательно, здесь, пусть с осторожностью, но можно применять принцип актуализма.

### III.2. КЕДРОВЫЙ СТЛАНИК В ПЛИОЦЕНЕ

Как говорилось в предыдущих главах, кедровый стланник вид горный, и его ареал занимает древнюю горную страну, которая начала формироваться еще в позднем мелозое (Немков и др., 1974). Время образования *P. rufica* как самостоятельного вида надо связывать с глобальными изменениями климата в неогене, приведшими к форми-

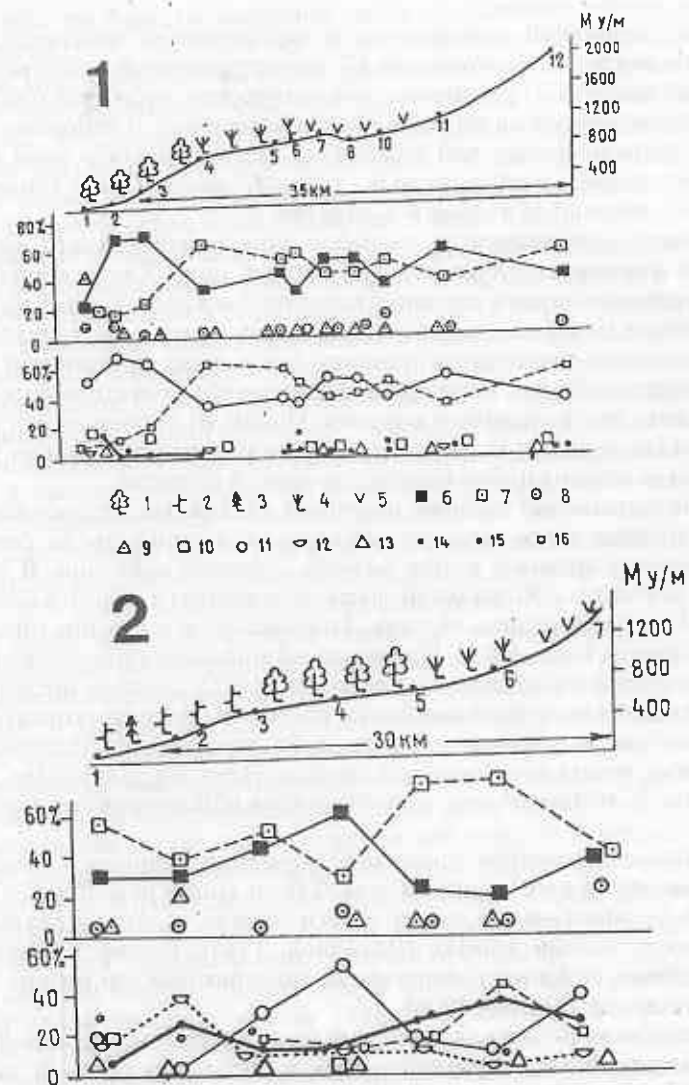


Рис. 33. Современные спорово-пыльцевые спектры северо-западного подножья вулк. Ключевская сопка (1) и вулк. Толбачик (2). 1 - каменная береза, 2 - лиственница Кайндера, 3 - ель аякская, 4 - кедровый стланник, 5 - растительность горной тундры. Сумма пылицы: 6 - прямостоящих деревьев, 7 - стлаников и кустарников, 8 - травянистых и кустарничков, 9 - споры. Пыльца: 10 - ольхи древесной (прямостояльной), 11 - березы древесной, 12 - лиственницы Кайндера, 13 - ели аякской, 14 - березы кустарниковой и кустарничковой, 15 - кедрового стланика, 16 - ольхового стланика



рованию широтной зональности и вертикальной поясности растительного покрова. Несмотря на то что современный ареал кедрового стланика включает различные климатические зоны, местообитания его отличаются весьма определенными условиями. В основном это области субарктического или близкого к нему климата — зоны и пояса распространения кустарниковой тундры, лесотундры, тундролесья, северной тайги, куда входит и Камчатка.

В зоне умеренного и умеренно холодного климата кедровый стланик формирует субальпийский горный пояс. Как говорилось выше, его развитие прямо связано с высокой влажностью воздуха и почв, что заметно не только по очертаниям ареала, но и по характеру высотного-поясного расселения: стланика нет в сухих арктических пустынях, в тальцовой зоне, непременное условие его существования — наличие достаточного снежного покрова. Одним из основных его свойств является светолюбие: стланик нормально развивается только при отсутствии затенения и, безусловно, страдает в подлеске.

Соответственно условия, подобные описанным и приемлемые для произрастания этого вида, могли впервые возникнуть на севере его современного ареала в конце мезозоя — начале кайнозоя. В позднем меле в результате Кольмской фазы складчатости образовалась Верхояно-Чукотская горная область Тихоокеанского геосинклинального пояса (Немков и др., 1974). Принимая во внимание существование в то время умеренного климата (Ясаманов, 1985), можно предполагать возникновение высотной поясности растительности, состоящей как из хвойных, так и из широколиственных деревьев и кустарников. В пыльцевых спектрах отмечается пыльца *Pinus s/g Haploxyton*, *P. aff. koraiensis*, *P. protocembrae* — родственных или возможных предков *P. pumila*.

Наиболее вероятно появление формации кедрового стланика в холодные эпохи кайнозойской эры. Так, в конце палеогена, в олигоцене на большей части современного ареала стланика установился умеренно холодный климат (Ясаманов, 1985). Рельеф не был столь контрастным, как в настоящее время, но существовали низкие и средневысотные горы (Бискэ, 1978).

В низовьях Колымы в это время были распространены небогатые по составу хвойные, мелколиственные и широколиственные леса тургайской флоры. Формации таежного типа — темнохвойные леса из нескольких видов ели, туги, пихты и, вероятно, кедровой сосны — занимали водораздельные пространства. Светлохвойные леса состояли из лиственницы и разнообразных видов сосен. Значительное количество пыльцы кустарниковых форм березы (секция *Nanae*) и ольхового стланика свидетельствует не только об их участии в структуре лесных сообществ, но и о формировании ими собственных кустарниковых це-

позов либо по берегам водоемов, либо на высоких точках рельефа (Карташева и др., 1987). Значительное содержание в спектрах пыльцы *Pinus s/g Haploxyton* позволяет предположить, что среди кустарников, занимающих возвышенности, уже присутствовал кедровый стланик. Считается, что именно в олигоцене более резко обозначилась климатическая зональность, получили развитие таежные формации и березальные элементы флоры, произошло зарождение гипоарктической флоры Северо-Востока Азии (Синицын, 1965).

Главные климатические и палеогеографические изменения, приведшие к формированию растительного покрова, близкого к современному, имели место в плиоцене, между 2,4 и 1 млн лет назад. Это время становления ареала кедрового стланика. С начала неогена на большей части территории, занимаемой им сейчас, шло интенсивное горообразование с амплитудой движений до 3-4 тыс. м: поднялись современные Верхоянский хребет, хр. Черского, хребты побережья Охотского моря (Немков и др., 1974). В результате неоднократных похолоданий в растительном покрове не только водоразделов, но и более низко расположенных поясов постепенно на смену хвойно-широколиственным лесам тургайского типа пришли таежные леса из ели, пихты, туги, сосны сибирской (кедра), а затем произошло разделение тайги на темнохвойную и светлохвойную.

В конце плиоцена в горах широкое распространение получили кустарниковые и стланиковые формации, и на севере лесной тип растительности постепенно сменился лесотундровым, близким к современному. В пыльцевых спектрах отложений позднего плиоцена в северной части нынешнего ареала стланика отмечается высокое содержание пыльцы *Pinus s/g Haploxyton* наряду с большим количеством пыльцы *Alnaster* (*Alnus fruticosa*) и *Betula sect. Nanae*. Это позволяет с большой долей уверенности предполагать участие и кедрового стланика в составе кустарникообразных формаций (Муратова, 1973; Гитерман, 1982; Архангелов, Карташева, 1987). Такое предположение подтверждается тем, что в современном растительном покрове зоны кустарниковой тундры и лесотундры-тундролесья нет других видов сосен подрода *Haploxyton* или секции *Cembra*, кроме *P. pumila*.

Поздний плиоцен можно считать временем начала широкого распространения кедровостланиковой формации. На основе ангарской растительности, а еще в большей степени в результате более поздних климатических изменений образовались элементы берингийской растительности, ныне представленные, в частности, кедровым стлаником и каменной березой, причем береза секции *Costatae* существовала уже в доплиоценовое время (Васильев, 1944б; Сочава, 1944). Тогда же и в послетретичное время на севере Ангариды сложился тундровый ландшафт (Толмачев, 1927).

В более южные районы кедровый стланик распространился в эпохи плейстоценовых похолоданий. На Сахалине и в нижнем Приамурье присутствие пыли кедрового стланика в спектрах начали отмечать с нижнего плейстоцена (Сохина и др., 1978; Александрова, 1982), а в Приморье и Японии – со среднего и позднего плейстоцена (Голубева, Караулова, 1983).

На Камчатке, как и в других районах Северо-Востока Азии, коренные изменения в растительном покрове произошли также в плиоцене (рис. 34). На полуострове растительность формировалась на фоне интенсивного орогенеза и связанной с ним активной вулканической

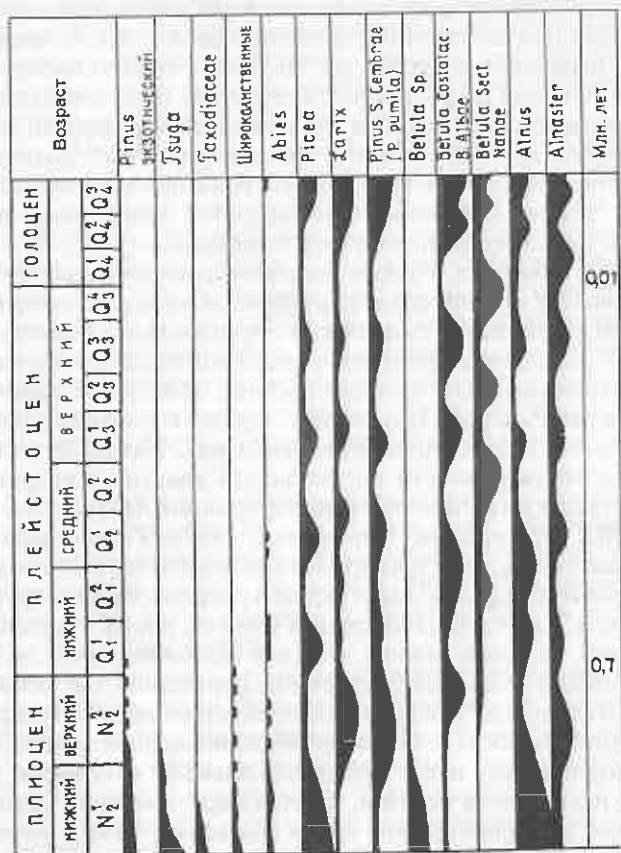


Рис. 34. Принципиальная схема динамики растительности в верхнем кайнозое на Камчатке (обобщение палинологических данных многих источников)

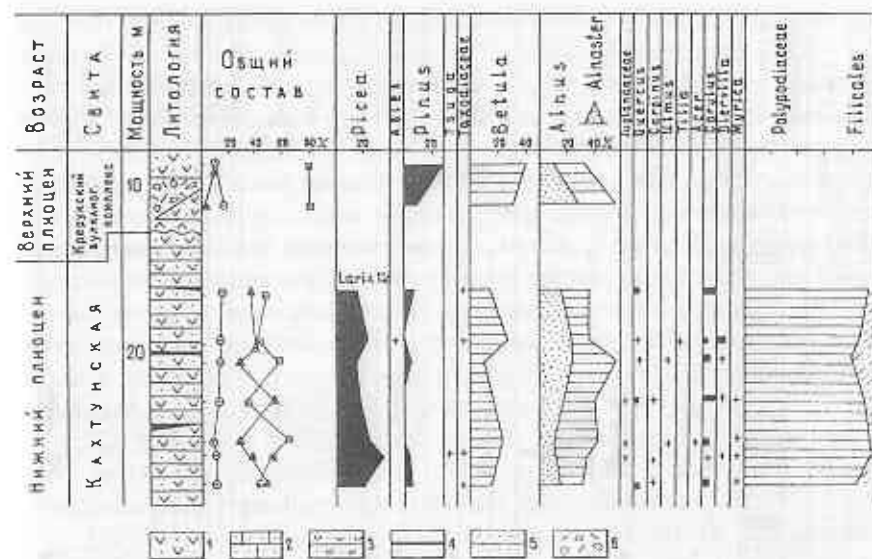


Рис. 35. Спорово-пыльцевая диаграмма плиоценовых отложений Среднего хребта. 1 – туфы, 2 – песчаники, 3 – конгломераты, 4 – угли, лигниты, 5 – алевролиты, 6 – агломератные отложения. Сумма пыли: 7 – древесно-кустарниковых, 8 – травянистых и кустарниковых, 9 – споры, 10 – содержание пыли от 0,5 до 3%

деятельности. На рубеже раннего и позднего плиоцена хвойно-широколиственные леса постепенно заместились хвойно-мелколиственными, с преимущественным участием современных видов елей, лиственниц и берез. Значительные площади начали занимать формации ольхового и кедрового стлаников (рис. 35, 36).

В самом конце плиоцена при резком похолодании (Зубаков, Борзенков, 1983) на севере Камчатки оба стланика преобладали (Боярская, Малаева, 1967). На юге и юго-востоке кроме них и кустарниковых берез значительные площади занимали леса из березы типа каменной (Ермаков и др., 1969; Мелекесцев и др., 1974). И лишь в Центральной Камчатке, где уже существовали депрессия-трабен и обрамляющие ее хребты, сохранились хвойные леса, состоящие в основном из лиственницы с участием ели и березы (Егорова и др., 1991). С конца неогена на полуострове сохранились своего рода реликты тундростепей – степные виды жесткокрылых насекомых (Куренцов, 1964, 1967) и ксерофильные реликты травянистых растений (Харкевич, 1984).

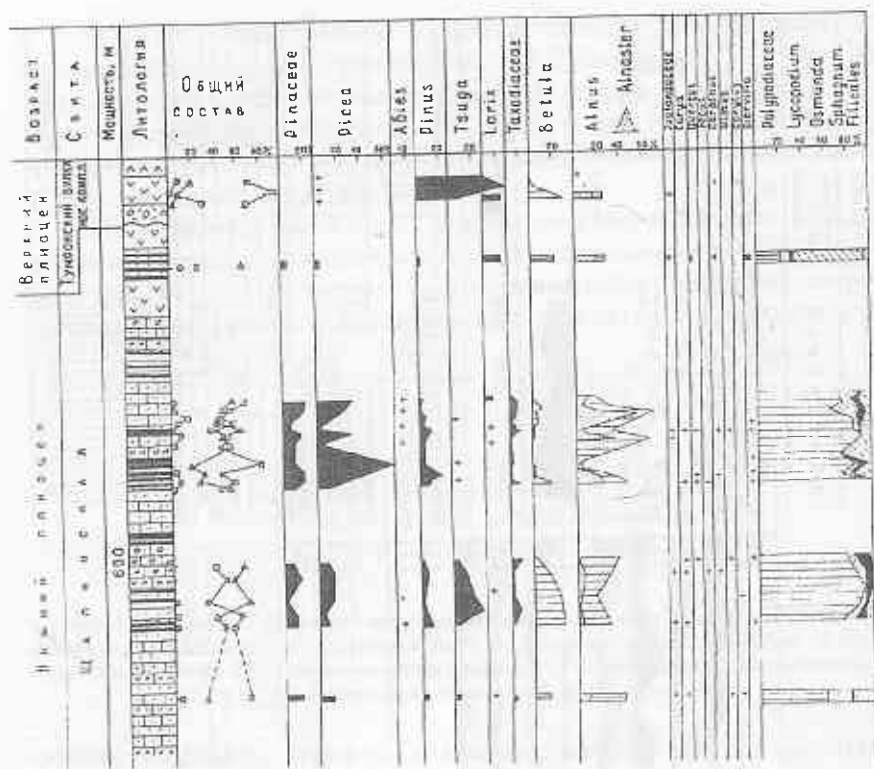


Рис. 36. Спорово-пыльцевая диаграмма плиоценовых отложений хр. Тумрок (Восточная Камчатка). Обозначения см. на рис. 35

### III.3. КЕДРОВЫЙ СТЛНИК В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

На протяжении плейстоцена кедровый стланик то расширял, то сокращал занятые им площади в зависимости от изменений климата. В межледниковьях середины и конца периода количество его пыльцы в СПС могло достигать до 40% и более, резко уменьшаясь во время оледенений. Это отмечается на Крайнем Северо-Востоке Евразии (Гитерман, 1982), на континентальном побережье Охотского моря (Каревская, 1979), на Камчатке (Боярская, Малаева, 1967; Брайцева и др., 1968). В южной части ареала стланик, наоборот, шире расселился

в эпохи похолоданий, когда понижалась верхняя граница распространения более теплолюбивых деревьев (Голубева, Караулова, 1983).

Естественно, что изменения размеров занимаемых стлаником площадей не проходили однотипно. В северной части своего ареала (а в дальнейшем именно она имеется в виду, если не оговорено иное) он расширял занимаемое им пространство не только во время межледниковий, но и во время криогиротических стадий оледенений за счет сокращения ареалов прямоствольных видов, а также благодаря своей способности зимовать в распластанном состоянии под снегом. Когда же во время криоксеротических стадий, сухой и холодный климат приближался к арктическому, а толщина снежного покрова была невелика, кедровый стланик, как и другая древесная растительность, вымерзал, сохраняясь лишь в рефугиумах (рис. 34).

На Камчатке в ледниковое время, пик которого был около 20 тыс. лет назад (Красная и др., 1983), древесная и тем более прямоствольная растительность практически отсутствовала (рис. 37).

На севере полуострова, на территории покрытого в настоящее время стланиковой лесотундрой перешейка и осушенного шельфа вокруг паненного о-ва Карагинский, как отмечено И. А. Егоровой (1990), господствовали травянистые ассоциации, сменявшиеся позже ольховником и карликовой березкой (рис. 38).

Севернее, в районе побережья Пенжинской губы, стланики и кустарники составляли значительную часть растительного покрова, но кедровый стланик отсутствовал или встречался единично (Беспалый, Давидович, 1974). В Центрально-Камчатской депрессии во время формирования покровных супесей, датированных 40-30 тыс. лет назад (Брайцева и др., 1968; Мелекесцев и др., 1985), в растительном покрове преобладали травянисто-кустарничковые сообщества с некоторой долей ольховника и кустарничковой березки. Реже встречались прямоствольные ольха и береза, чуть шире распространяясь в периоды с более благоприятным климатом. В небольших количествах присутствовал и кедровый стланик: его пыльца встречается единичными зернами.

В более поздних СПС из Центрально-Камчатской депрессии, сформировавшихся во время таяния ледников, пыльца кедрового стланика отсутствует. Нет ее и во флювиогляциальных отложениях восточного побережья Камчатки (Егорова, 1980). Вид, не исчезнув с полуострова полностью, продолжал существовать малым числом особей в отдельных рефугиумах, находившихся в низкогорьях и на равнинах среди крайне подвижной поверхности флювиогляциальных по-

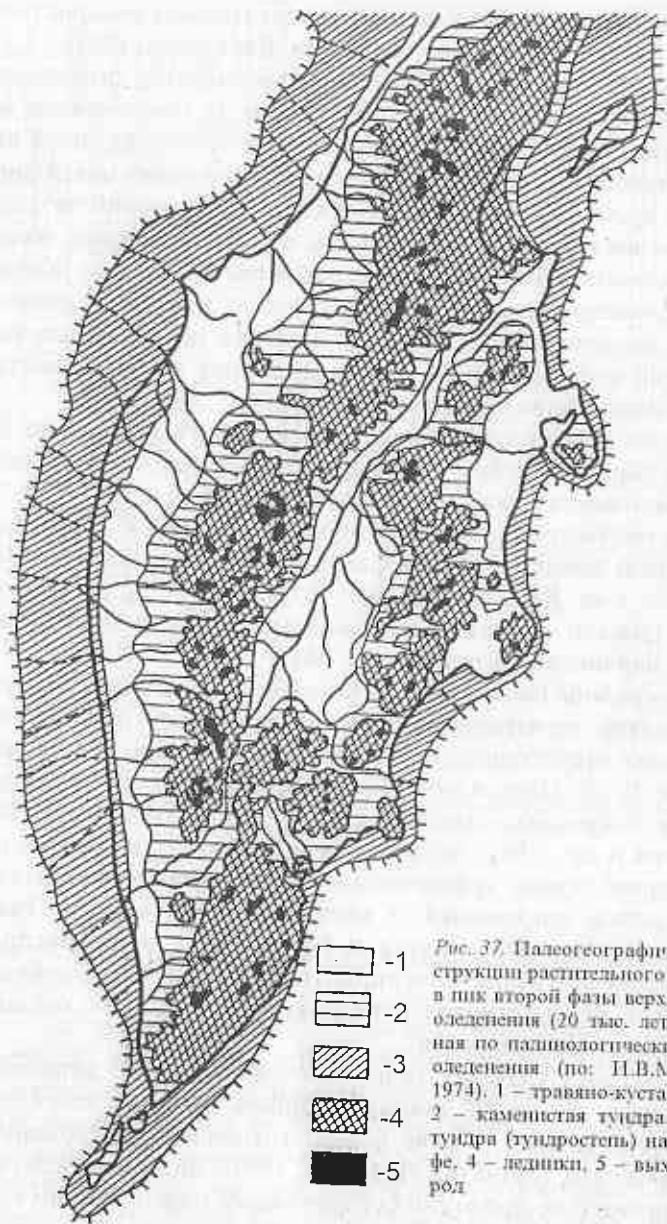


Рис. 37. Палеогеографическая схема реконструкции растительного покрова Камчатки в пик второй фазы верхнеплейстоценового оледенения (20 тыс. лет назад), построенная по палинологическим данным. Схема оледенения (по: Н.В.Мелекесцев и др., 1974). 1 – травяно-кустарничковая тундра, 2 – каменистая тундра, 3 – травянистая тундра (тундростепь) на осушенном шельфе, 4 – ледники, 5 – выходы скальных пород

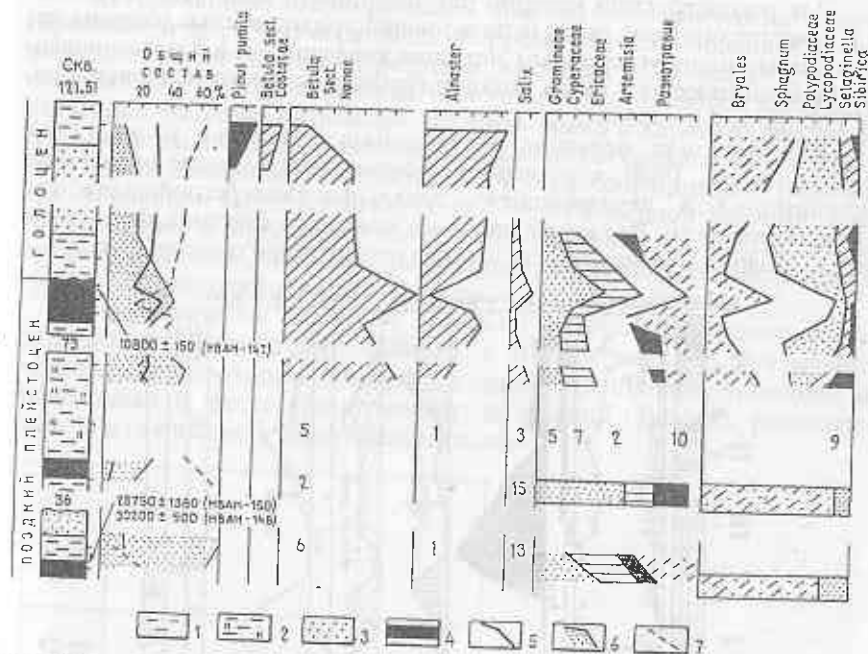


Рис. 38. Спорово-пыльцевая диаграмма донных отложений залива Карагинский и залива Озерной. 1 – алеврит, 2 – оторфованный алеврит, 3 – песок, 4 – торф, 5 – пыльца древесно-кустарничковых растений, 6 – пыльца травянистых, 7 – споры

токов. В еще более ограниченном количестве рефугиумов и только в центральной части Камчатки могли сохраниться в это время ель и лиственница.

#### III.4. КЕДРОВЫЙ СЛЛНИК В ГОЛОЦЕНЕ

Детальные палинологические исследования позднеплейстоценовых и голоценовых отложений, использование радиоуглеродного метода датирования и методов тефрохронологии позволяют достаточно подробно и достоверно реконструировать историю восстановления и дальнейших смен растительного покрова Камчатки, в состав которого входит и кедровый стланик, после последнего оледенения, наиболее существенного во второй фазе и не имевшего покровного характера (рис. 37).

Для реконструкции истории растительности Камчатки в голоцене в качестве опорных были использованы традиционные разрезы датированных радиоуглеродным методом торфяников, а также почвенно-пирокластического чехла (аналог термина "слоисто-пепловые почвы") подножий вулканов.

Как показали недавние исследования (Брайцева и др., 1983; Брайцева и др., 1989), в почвенно-пирокластическом чехле образуются полноценные СПС, отражающие как локальные, так и региональные черты растительности. Последние наиболее заметны в спектрах, формирующихся у подножий вулканов, где местная растительность бедна (рис. 39).

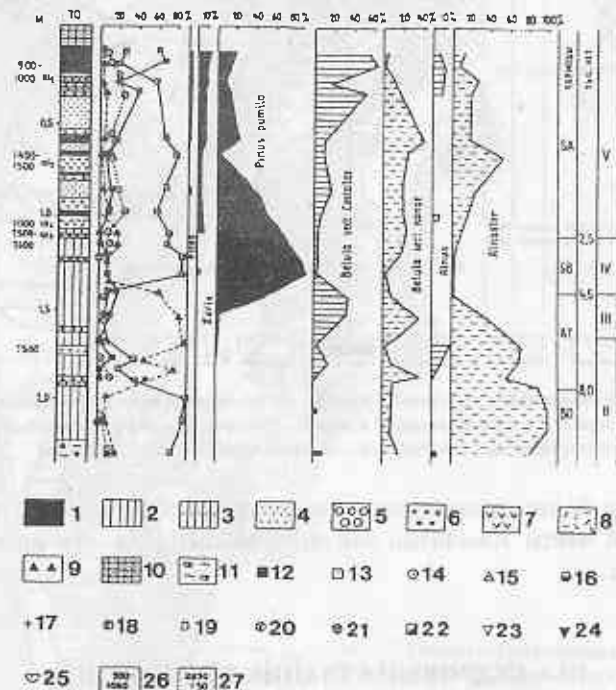


Рис. 39. Спорно-пыльцевая диаграмма почвенно-пирокластического чехла западного подножья вулк. Толбачик (руч. Водопадный, верхняя часть пояса камнеточивых). 1 - почва (торф), 2 - ель, 3 - ель с примесью вулканического песка, 4 - черный вулканический песок, 5 - пемзовые ламеллы, 6 - пемзовый песок, 7 - белый вулканический пепел, 8 - отложения падающих туч и пирокластических потоков, 9 - ламеллы вулканического шлака, 10 - вулканический песок извержения вулк. Толбачик в 1975-1976 гг., 11 - морена верхнеплейстоценового оледенения. Сумма пыльцы: 12 - прямоствольных деревьев, 13 - ели, 14 - травянистых, 15 - споры. Пыльца: 16 - злаков, 17 - польской, 18 - сложностебельных, 19 - осоковых, 20 - разнотравья, 21 - вересковых. Споры: 22 - плаунов, 23 - зеленых мхов, 24 - сфагнума, 25 - папоротникообразных, 26 - возраст вулканических пеплов по  $^{14}\text{C}$  (Брайцева и др., 1984), 27 - даты  $^{14}\text{C}$ .

Датированные маркирующие прослойки вулканических пеплов (Брайцева и др., 1985) позволили скоррелировать на большой площади стратиграфию не только разрезов, имеющих  $^{14}\text{C}$  даты, но и тех, для которых возраст горизонтов не был установлен. Большое количество изученных разрезов позволило уточнить время и характер фаз развития растительности на Камчатке в голоцене (Егорова, 1980), а радиоуглеродные датировки - привязать их к периодам Блэгга-Сернандера в модификации Н. А. Хотинского (1977) для Северной Евразии. В настоящей работе приведены только опорные разрезы и СПС, позволяющие показать динамику растительного покрова за последние 12 тыс. лет для полуострова в целом и по отдельным районам.

В голоцене на Камчатке довольно отчетливо прослеживаются пять фаз развития растительности, в течение которых оказывается возможным проследить динамику кедровостланниковой формации на фоне имевших место климатических колебаний (рис. 40), рассчитанных по отношению к современному климату.

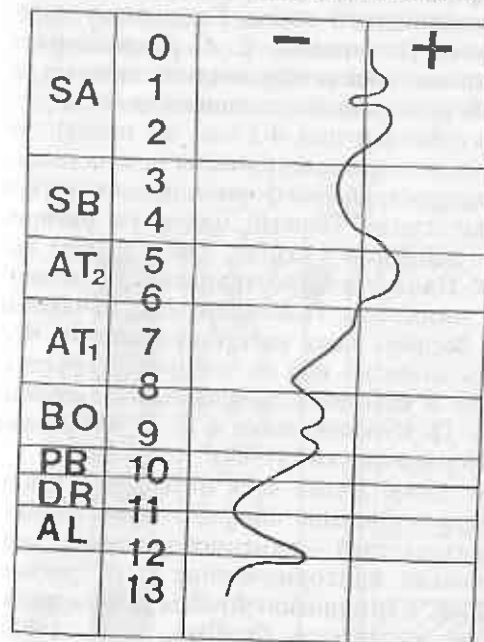


Рис. 40. Принципиальная схема изменений климата на Камчатке в голоцене, составлена на основе анализа содержания пыльцы древесной березы (преимущественно *B. ermani*) в спорно-пыльцевых спектрах.

Фаза I (конец ледникового - начало голоцена, 13-9 тыс. лет назад): господство ерниковых тундр, развитие травянистых и кустарничковых сообществ, плаунов, локальное распространение ольхового стланика. Во время позднеледниковых потеплений (около 13-12 тыс. лет назад) ольховый стланик расселялся шире, появлялись участки березо-

вых лесов, исчезнувшие во время резкого похолодания около 11 тыс. лет назад.

Фаза 2 (борсал - первая половина атлантики, 9-6 тыс. лет назад): последовательное потепление, наибольшее развитие кустарниковых и кустарникообразных формаций, преимущественно ольховостланиковой. Первое появление березовых лесов в Центрально-Камчатской депрессии. На противоположном побережье Тихого океана в Скалистых горах, где растет замещающая кедровый стланик сосна *P. albicaulis*, в это время были распространены более ксерофильные кустарниково-травяные сообщества *Alnus*, *Artemisia*, *Gramineae*, пионерные леса в субальпийском поясе были представлены в основном *Pinus cf. albicaulis/flexilis* (Reasoner, 1992).

Фаза 3 (вторая половина атлантики - начало суббореала, 6-4 тыс. лет назад): т. н. климатический оптимум: повсеместное распространение и продвижение в горы каменноберезняков, распространение наряду с ольховостланниками и кедровостланников. Формирование пояса горных березовых лесов и субальпийского пояса. Господство тихоокеанского типа растительности. По мнению С. С. Харкевича и И. Б. Вышина (1984), в это время на юге ареала кедрового стланика на хр. Сихоте-Алинь, ни горных тундр, ни подольцовых стлаников не было.

Фаза 4 (субборсал - начало субатлантики, 4-2 тыс. лет назад): похолодание, снижение верхнего предела распространения прямостоящей растительности, широкое распространение формаций ольхового и кедрового стлаников, ерниковых тундр. Первый максимум распространения кедрового стланика в основном в местах, удаленных от активно действовавших вулканов. Начало распространения лиственницы в Центрально-Камчатской депрессии. Появление ели, начавшей расселение позже лиственницы. Видимо, здесь уместно упомянуть, что *Larix sajanderi* Mayr - наиболее молодой вид из сибирской группы, возникший в конце плейстоцена в исходных популяциях *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., о чем вслед за Б. П. Колесниковым и Е. Г. Бобровым пишут А. П. Абаимов и И. Ю. Коропачинский (1984).

Фаза 5 (субатлантика, последние 2 тыс. лет): потепление и как следствие последовательное распространение вширь и вверх формаций притихоокеанских лесообразователей - каменноберезняков, кедровостланников, ельников, несколько приторможенное т. н. "малым ледниковым периодом" в X-XII вв., в отношении точных сроков которого единство взглядов еще не достигнуто (Bradley, Jones, 1992). Оформился "остров хвойных лесов" в центре Камчатки. Второй максимум распространения кедрового стланика.

Как видно даже из этой краткой хронологии, помимо глобальных климатических изменений в голоцене на развитие растительности Камчатки большое влияние оказывали и местные условия: омы-

вающие полуостров холодные моря, биологическая изоляция от континента, орография, вулканизм. Проиллюстрируем это некоторыми примерами.

В защищенной горами от морского воздействия Центрально-Камчатской депрессии (рис. 39) раньше всего появились березовые леса и кедровый стланик, а в дальнейшем и хвойные леса из лиственницы и ели. Именно в центральной части Камчатки, где влияние вулканизма было минимальным, кедровый стланик максимально распространился в суббореальное время.

В субатлантике, во время второго максимума, он продолжал активно расселяться (в т. ч. совместно с вышедшей из рефугиумов лиственницей), однако у вулканов Ключевской группы, активизировавшихся в последние 1,5-2 тыс. лет, он уступал в площади занимаемых пространств (но не в проникновении вверх по горному профилю, как мы это видели в предыдущей главе) ольховому стланику, более стойкому к воздействию пеплопадов.

На юге Камчатки березовое редколесье и кедровый стланик распространились только в конце голоцена (рис. 41). На диаграмме четко выражена фаза господства травянистых ассоциаций и ольхового стланика на протяжении его большей части. Распространение каменноберезняков во второй половине атлантического периода, характер-

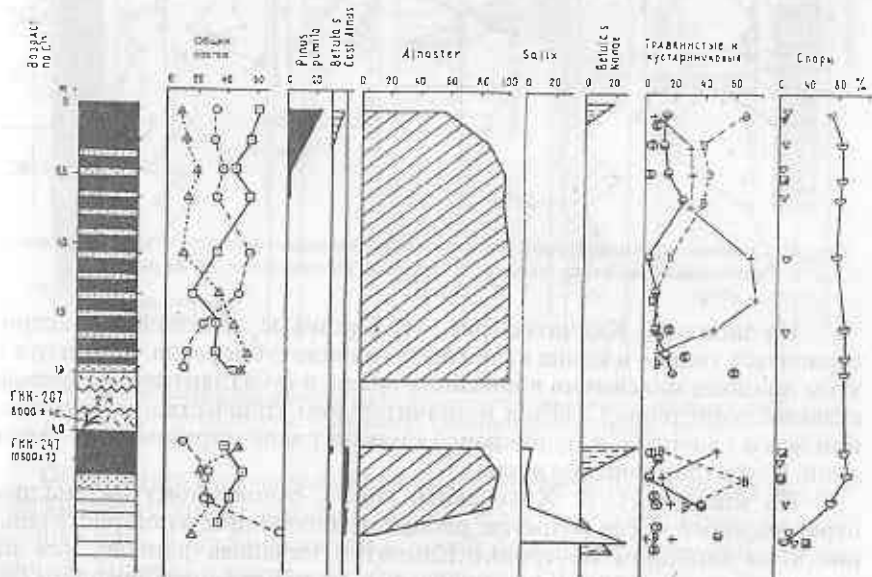


Рис. 41. Спорово-пыльцевая диаграмма голоценового торфяника юга Камчатки (р. Паужетка). Обозначения см. на рис.39

ное для Восточной и Центральной Камчатки во время климатического оптимума, здесь незаметно. Березовые леса и кедровый стланик появились в конце голоцена, раньше этому мешала активизация вулканизма, начавшаяся 8 тыс. лет назад образованием кальдеры Курильского озера.

По всей восточной зоне полуострова, несмотря на влияние влажных воздушных масс Тихого океана, камениберезовые леса и кедровый стланик начали распространяться также лишь со второй половины атлантического времени (рис. 42, 43). Причинами задержки и здесь стали проявления активного вулканизма не только в кальдерообразовательный период конца плейстоцена (Мелекесцев и др., 1974), когда под толстым покровом продуктов извержения погибли рефугиумы растений, но и в начале голоцена, с новой активизацией вулканизма (Брайтцева и др., 1979; Егорова, 1982; Braitseva et al., 1992). Кедровый стланик как один из наиболее чувствительных к вулканическому воздействию видов распространился здесь лишь в субатлантическое время.

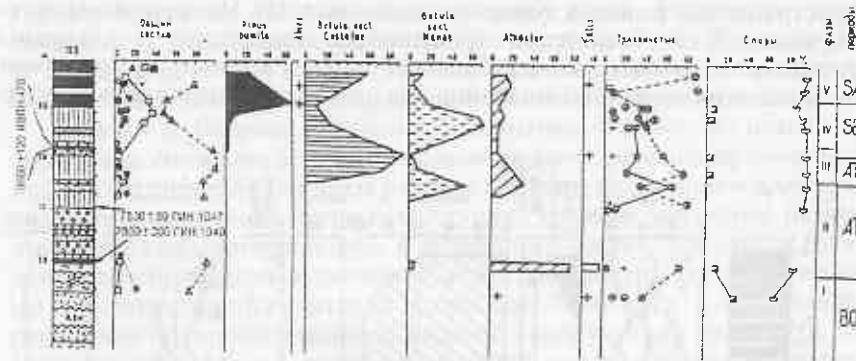


Рис. 42. Спорно-пыльцевая диаграмма почвенно-широколистного чехла восточного побережья Камчатки (устье р. Жупанова). Обозначения см. на рис. 39

На западной Камчатке (рис. 44) березовые леса начали распространяться только в конце атлантики - начале суббореала, достигнув в этом процессе максимума в новейшее время, в субатлантике. Кедровый стланик существовал здесь в незначительном количестве на протяжении всего голоцена, в наибольшей степени распространившись также лишь в субатлантическое время.

По мнению Н. А. Хотинского (1977), основанному на анализе ограниченного числа разрезов, распространение древесной растительности на западном побережье Камчатки началось раньше, чем на остальной территории полуострова, т. е. на рубеже предбореала и бореала. Наши материалы не позволяют с этим согласиться, не позволяют это сделать и общие соображения.

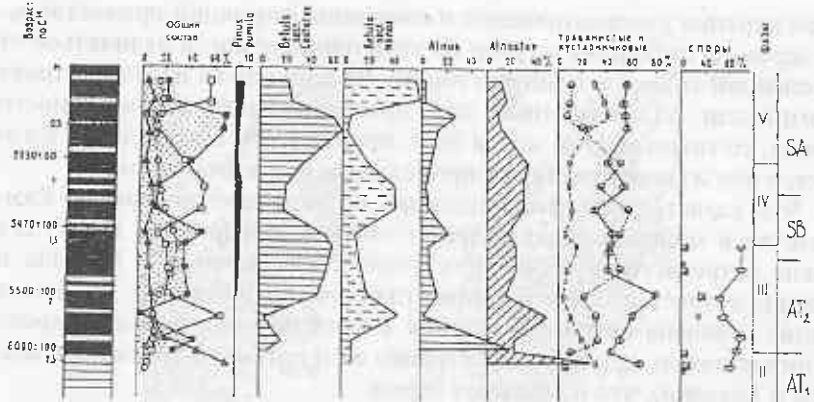


Рис. 43. Спорно-пыльцевая диаграмма голоценового торфяника с восточного побережья Камчатки (окрестности г. Петропавловска-Камчатского). Обозначения см. на рис. 39

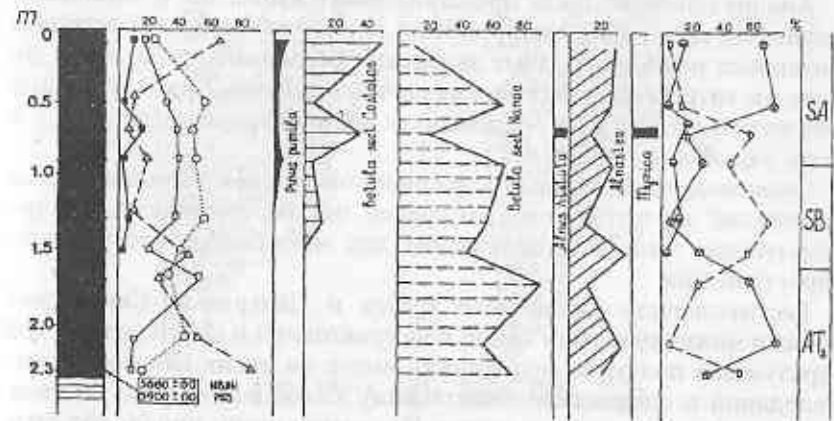


Рис. 44. Спорно-пыльцевая диаграмма голоценового торфяника с западного побережья Камчатки (устье р. Большая). Обозначения см. на рис. 39

Объяснение следующее. Мелкое Охотское море в течение геологически длительного времени играет одну и ту же, резко охлаждающую роль в формировании условий развития растительности на пологой Западно-Камчатской низменности. Об этом свидетельствует сам факт повсеместного наличия мощнейших торфяных залежей. В течение большей части голоцена (исключая климатический оптимум)

общая картина распространения и сочетания формаций прямоствольных деревьев, стлаников и тундр по этой причине могла отличаться от современной только в худшую сторону. И если где-то на полуострове и возникали благоприятные для прямоствольной растительности условия, то таким местом могла быть прежде всего Центральная Камчатка, о чем и свидетельствуют приведенные выше диаграммы.

Что касается кедрового стланика на западном побережье Камчатки, то в исследованных разрезах торфяников (рис. 44 и др.) его пыльца встречается в небольших количествах начиная с бореала и численно возрастает лишь в конце атлантического периода. Видимо, в течение голоцена кедровый стланик в этих районах не был широко распространен, как не распространен он и сейчас по той же причине (сыро и холодно), что и каменная береза.

Такая же картина (рис. 38) наблюдается и на севере Камчатки, где острова березовых лесов появились лишь в субатлантике, когда и кедровый стланик достиг максимума распространения (Беспальный, Давидович, 1974).

Анализ объемного (как представленного выше, так и оставшегося неупомянутым в настоящей работе) палинологического материала и имеющиеся радиоуглеродные датировки позволяют представить динамику растительного покрова в различных районах Камчатки в виде палеогеографических схем – временных срезов голоцена (рис. 45) – и сделать ряд обобщений.

Очевидно, что стланиковые и каменноберезовая формации самые "органичные" на полуострове со времен позднего плейстоцена, быстро использующие малейшее потепление для максимально возможного распространения.

Растительность Срединного хребта и Центрально-Камчатской депрессии может считаться самой консервативной и самой реликтовой (подразумевая под этим сохранность видов во время неоднократных похолоданий и оледенений плейстоцена). "Хвойный остров" лиственницы и ели, находящийся в центре Камчатки, очень молод: оба вида только восстанавливают свои ареалы после катастрофических оледенений.

В целом палинологический материал подтверждает то, что зафиксировано натурными наблюдениями многих авторов: в настоящее время условия развития растительности на Камчатке более благоприятны, нежели во времена климатического оптимума. Особенно это касается темнохвойных притихоокеанских видов: каменной березы, аянской ели, кедрового стланика, что свидетельствует об общем увеличении влажности и уменьшении континентальности климата.

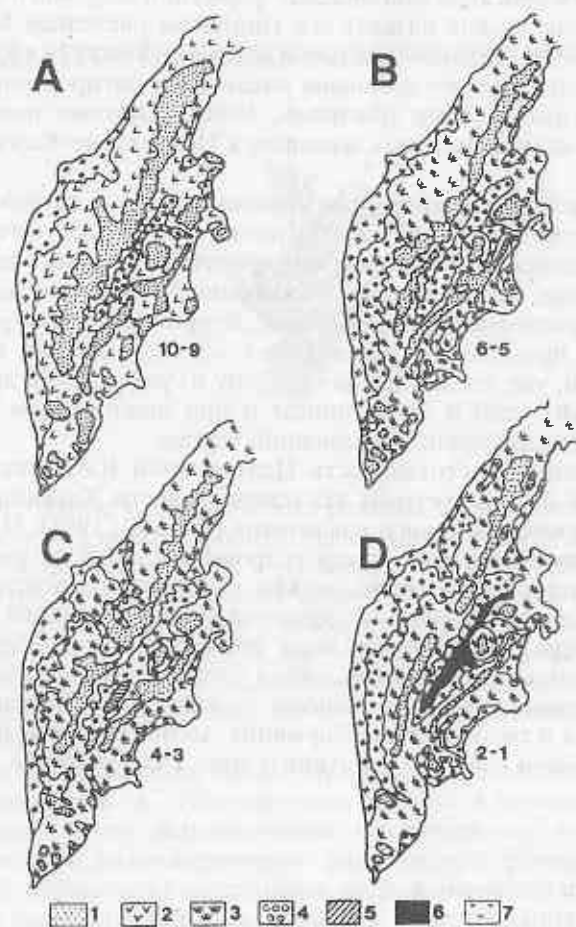


Рис. 45. Картограммы состояния растительного покрова Камчатки в голоцене. А – бореал, В – климатический оптимум, С – суббореал, Д – субатлантическое время. 1 – растительность каменных тундр с участками субальпийских лугов, 2 – субальпийская кустарниковая и стланиковая растительность с большой долей ольхового стланика, 3 – сочетание ольхового и кедрового стлаников, 4 – березовые леса с преобладанием каменной березы, 5 – лиственничники, 6 – елово-лиственничные леса, 7 – болотная растительность. Цифрами у схем обозначено время, тыс. лет назад



Заключая описание становления формации кедрового стланика в новейшее время, можно назвать его типичным растением Мегаберингии (Юрцев, 1976, 1986) во все эпохи ее драматического развития; видом, во второй половине плейстоцена сменившим распространенные ранее неморальные ельники (Васильев, 1944б). Осколки последних сохранились в виде реликтовых массивов в Центрально-Камчатской депрессии.

Впоследствии в плейстоцене стланик наряду с другой древесной растительностью на Камчатке был почти полностью уничтожен ледниками и малоснежьем во время криоксеротических стадий оледенений.

В голоцене, постепенно восстанавливаясь, он достиг первого максимума распространения в суббореале. Второй максимум расширения занимаемых пространств наблюдается сейчас, начиная с середины субатлантики, уже после выхода на арену из рефугиумов других лесообразователей — ели и лиственницы и при аналогичном максимуме вторичного распространения каменной березы.

Современная растительность Центральной Камчатки имеет облик, который был характерен для северной части Хоккайдо во время последнего плейстоценового оледенения (Igarashi, 1991). О растительности третичного времени, когда кедровый стланик впервые широко распространился по Камчатке, можно судить по современной растительности Аляски, особенно ее северо-западной половины (Хохряков, 1986). Добавлю, что своеобразным аналогом камениберезняков и кедровостлаников Камчатки являются растущие по противоположному берегу Берингова моря ситхинские ельники (*Picea sitchensis*) — такая же пионерная и влаголюбивая формация, тесно связанная в своем развитии с влиянием влажных воздушных масс Тихого океана.

## АДАПТОГЕНЕЗ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА



Происходящее в биосфере есть реакция на задаваемые в космосе условия, общие для всех уровней организации живой, косной и биокосной материи, реализуемая в разветвленной множественности проявлений структурных, физиологических, этологических и иных адаптаций. Процессы приспособительной саморегуляции биологических систем, при всей их значимости, производны. Они являются следствием сортировки и выбора унаследованной информации и лишь во вторую очередь — ее обогащением по принципу обратной связи (Онопrienko, 1990).

Такая интерпретация эволюции представляет собой аналог определения, данного Б. А. Тихомировым, которое я приведу полностью: "...Адаптация — это использование генетического, экологического (пластичность) и физиологического (возможность функционировать в необычной обстановке) потенциала вида в меняющихся условиях и выявление возможностей организма для существования в определенной среде, а также их реализация в течение срока жизни особи и вида" (Тихомиров, 1973. С. 288).

Некое число особей (объединяемое нашими представлениями в ценопопуляцию, видовую популяцию, различные надвидовые таксоны) существует одновременно в иерархическом ряду разнообъемных сред (микростация, экотоп, ландшафт..., биосфера), "вложенных" друг в друга подобно матрешкам, иными словами — в расчлененном единстве, организованном на принципах динамического равновесия. Принципиально важно постоянно учитывать это при объяснении приспособительных свойств организмов и их объединений.

Развитие растительного покрова бореальной зоны складывалось достаточно драматично, рассуждая с человеческих позиций: оледенения, трансгрессии, эпохи сверхактивного вулканизма. Мы часто воспринимаем кедровый стланик как "страдающий" вид, который суровой судьбой был распластан и таковым остается – как бы неполноценным деревом, с трудом выживающим там, где никто из "нормальных" деревьев жить не может, и подвергаемым притеснениям со стороны прямостоящих соседей там, где он соседствует с ними.

Сказанное справедливо лишь в последней части. Чем распластатность хуже прямостоячести? Какой вид деревьев может сравниться с кедровым стлаником по спектру занимаемых экотопов, универсальности и спектру приспособлений к жизни почти во всех мыслимых условиях Северного полушария? Стланик успешно развивается в очень жестком, почти сухом климате Верхоянья и в очень жестком сыром – на Чукотке, на морских побережьях Камчатки и на трехтысячечетровой высоте в горах Японии. Он прижился не только в полупарниковых условиях ботанических садов Европы (Тихомиров, 1949; и др.), но даже в жаркой лесостепи Центральной России (Вехов, 1958; Вехов, Вехов, 1962).

*P. pumila* возник как вид в тех пред- и околледниковых условиях и средах, когда других, прямостоящих деревьев, могущих составить ему конкуренцию, просто не могло быть рядом. А его взаимоотношения с ближайшим экологическим соседом, ольховым стлаником, были, во всяком случае, не хуже – если не лучше – из-за обилия незанятого пространства и преимущественного давления косной среды над биотической, – чем нынешние.

Соответственно, он не приобрел способностей активно конкурировать за место, воду и пищу с теми видами прямостоящих деревьев, которые стали делить с ним жизненное пространство позже, через тысячелетия. Все существование кедрового стланика в течение полутора-двух миллионов лет было направлено на то, чтобы, используя все заложенное в него не известными нам доангарскими предками, изменяясь на протяжении собственного развития, обеспечить себе выживание и воспроизводство в холоде, сырости, безводье и под палящим солнцем. И это было достигнуто.

А позже началась его "двойная жизнь": во-первых, в условиях независимого субальпийского тундролесья, близких к коренным, и во-вторых, как "компаньона" в составе подлеска лиственничников, сосняков или каменноберезняков. Она вторична по генезису, поскольку филогенетически все эти формации моложе, они распространились вновь после волны оледенений в уже ставшем пригодным для них климате. Потенциал выживания стланика, безусловно, богаче: он способен процветать в той же среде, где процветают прямостоящие дере-

вья, и успешно выживает там, где прямостоящие умирают, и откуда он пришел в недавнем геологическом прошлом, т. е. в тех условиях, которые мы называем субальпийскими и субарктическими и где он являет свой первозданный или близкий к таковому облик.

Выяснение способов существования этого уникального растения в исходной среде и затем, в сравнении, в среде производной – вот первоочередная задача исследований. К сожалению, в полном виде, руководствуясь "холистической" идеей взаимодополнения и единства частных адаптаций, они нигде и никем до сих пор не проведены, и, поставив задачу описать некоторые особенности жизни стланика на Камчатке, автору приходится довольствоваться анализом во многом разрозненного и отрывочного своего и чужого материала самого разного свойства, собранного в разное время. При этом желательно постоянно держать в уме, что мы имеем дело с огромным клубком взаимосвязанных механизмов выживания и воспроизводства, действующих по принципу открытых систем разных структурных уровней, на фоне упомянутой космической заданности состояния среды.

Что приходит в голову, когда начинаешь, хотя бы поверхностно понимать, каким образом и в каких условиях кедровому стланику удается выживать (более или менее успешно)? То, что стратегией растения в процессе его эволюции стала выработка ряда страховочных механизмов выживания, создание своего рода повышенного запаса адаптивной прочности. Когда-то прямостоящие темнохвойные леса трансформировались под воздействием похолодания в нечто необычное с современной точки зрения, но единственно возможное там, где они образовались, – в стланиковые леса и заросли. С таким адаптивным потенциалом степолосные леса существуют и сейчас в субальпийских условиях, на границе гольцовой области – географического продукта недавних оледенений (Васильев, 1944а). Унаследовав суровость и непредсказуемость климата, эти среды по-прежнему предполагают наличие у организмов разнообразных и универсальных средств и способов выживания. Кратко проанализируем некоторые из них, свойственные кедровому стланику.

#### IV.1. СТРОЕНИЕ ТЕЛА РАСТЕНИЯ

##### IV.1.1. Надземная часть: форма кроны, вегетативная продуктивность

Что такое кедровый стланик – дерево или кустарник? До сих пор нет единства во взглядах. Часть их в суммированном виде описательно представлена в табл. 4. Подробный анализ мнений о жизненной

форме стланика дан В. Н. Моложниковым (1975). Приводимые им и другие сведения говорят о том, что определение "кустарник" преобладает численно. Иногда встречаются компромиссы: "кустарниковидное дерево" (Васильев, 1957; Атрохин и др., 1982). В. Б. Сочава выразился более пространно: "... в большинстве случаев кедровник имеет стелющийся извилистый ствол, но в крайних условиях существования растет от основания несколькими ползучими ветвями, принимая форму кустарника" (Сочава, 1986. С. 288).

Очевидно, что мнение о кедровом стланике как кусте сложилось оттого, что его основной экобиоморфой в преобладающей части арсала — от Приморья и Забайкалья до Камчатки и Магадана — являются не древовидная, а кустовидная (сибирский кедр *P. sibirica* в условиях недостаточной аэрации корневой системы также может иметь кустовидный облик (Храмов, Ватушкин, 1970). В то же время, судя по некоторым японским данным (Miyabe, Kudo, 1984. С. 34, 37), на о-ве Хоккайдо в защищенных от ветра местах *P. pumila* растет в виде "маленького прямого компактного дерева", с "яйцевидно-пирамидальной кроной, достигая высоты 15 футов", "... при выращивании в ботанических садах дерево никогда не демонстрирует своей склонности стелиться". Мне не удалось найти сведений о такой массово проявившейся древовидной форме стланика у других японских авторов, не говоря об отечественных. Находки таких экземпляров единичны (Поздняков, 1952; Грибков, 1964; Моложников, 1975) и лишь подтверждают противоположное.

На основании собственных наблюдений и анализа литературы я присоединяюсь к мнению тех, кто считает, что кедровый стланик, безусловно, — дерево, но стелющееся, кустообразное, с одним ветвящимся почти от основания стволом (рис. 46), в результате чего несколько (3-5-8) физиономически равноценных ветвей 1-2 порядков придают ему облик многоствольности. Развитие дерева идет по моноподиальному типу, но, в отличие от других хвойных, у стланика почти нет акротонности — преобладания скорости роста центрального побега (Меженский, 1974). Из стелющихся деревьев, обладающих сильнейшими эдификаторными свойствами, на огромных пространствах Северо-Востока Азии формируется своеобразный стелющийся лес темнохвойного облика, родственный по составу и многим параметрам внутренней среде другим темнохвойным формациям, созданным прямостоящими деревьями (это известно по многим работам В.Б.Сочавы, Б.А.Тихомирова, А.И.Толмачева и др). Кустарник же лес сформировать не может, каким бы обильным и распространенным он ни был.

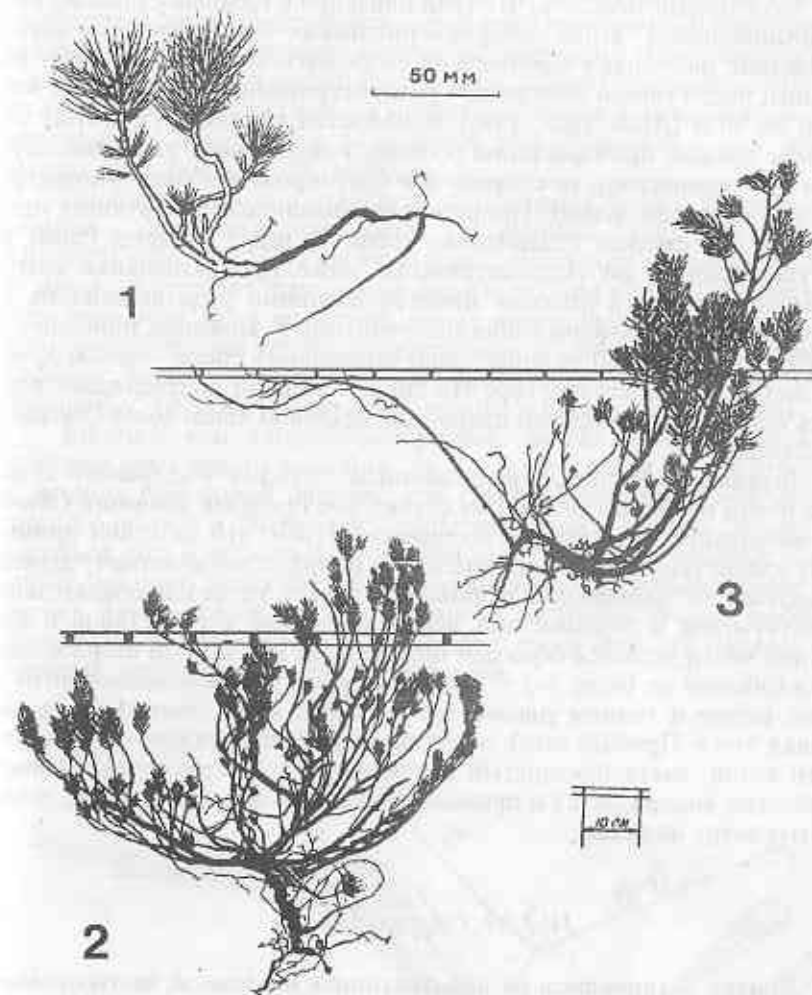


Рис. 46. Формы ствола и кроны кедрового стланика в молодом возрасте (25-50 лет): 1 — на каменисто-глибовом плато на высоте 1400 м над ур. моря (верхняя Колыма); 2, 3 — на песчано-галечных водно-ледниковых отложениях "сухой реки" на высоте около 60 м над ур. моря (Центральная Камчатка). Тонкие, менее 1 мм в диаметре, корни частично оборваны при выкопке

Здесь можно заметить, что если близкородственный стланнику вид - упоминавшаяся выше североамериканская белоствольная сосна *P. albicaulis*, растущая в значительно более мягком климате, - имеет на большей части своего зонального распространения прямой ствол высотой до 30 м (Arno, Hoff, 1990), приобретая кустовидную форму на верхнем пределе произрастания (степень генетических различий двух форм мне неизвестна), то стланник и в благоприятной среде биоморфу принципиально не меняет. Принимая во внимание существующее мнение, что европейская стланиковая сосна *P. mugo* (подрод *Pinus*) и растущая рядом, но гипсометрически ниже прямоствольная сосна *P. uncinata* являются недавно дивергировавшими родственниками, и сопоставив это с неоформленностью генотипа *P. albicaulis*, приходим к выводу, что кедровый стланник среди стелющихся сосен - самый древний вид из самых старых гор, что снова косвенно подтверждает верность гипотезы о сибирской прародине кедровых сосен всего Северного полушария.

Деревьев с прямым, "традиционным" стволом у кедрового стланника почти не бывает (во всяком случае, вне пределов Японии). Обычное визуальное заблуждение возникает оттого, что за ствол принимают изогнутую, но почти вертикально направленную ветвь (у дерева "классической" чашевидной формы - см. ниже), тогда как обязательно существующий в большей или меньшей степени изгиб ствола в базальной части остается скрытым подстилкой. Вытянутый вверх моноствол (обычно не более 1-2 м длины) можно как исключение найти в узком, сыром и темном ущелье, где растению не хватает света (я наблюдал это в Прибайкалье), а вытянутый горизонтально по поверхности земли, часто извилистый моноствол (тех же размеров) обычен на плоских водоразделах и приводораздельных пологих склонах, в открытых ветру долинах.

#### IV.1.1.1. Строение кроны

Кратко остановлюсь на архитектонике надземной части стланника и ее развитии. Считается, что исходной формой кроны является чашевидная. Мне кажется, что, поскольку форма вообще предопределяется функцией, а зоохорное расселение стланника осуществляется птицами и млекопитающими чаще неизбирательно (лишь бы субстрат, где они делают "схоронки", был достаточно долго умеренно влажным), это растение не имеет исходного варианта формы, а строит свое тело на основе заложенной в генотипе программе в зависимости от тех условий, в которых оказались семя и развивающийся сеянец. То же отмечено у *P. albicaulis* в Америке (Arno, Hammerley, 1990), у

*P. mugo* в Европе (Stursa, 1966). Процесс конструирования кроны у стелющихся сосен представляет собой ярко выраженный преформированный эпигенез - перебор имеющихся вариаций генотипа в зависимости от требований среды. Кроме того, следует учитывать, что форма кроны кедрового стланика меняет очертания в течение года - это определяется предзимним полеганием ветвей-стволов - и в течение жизни - под собственной тяжестью.

Обобщенно можно выделить три базовые формы кроны: чашевидную - синонимы: шар, капля (Меженный, 1976), пиала, зимой блюдце (Гроссет, 1959), - висячую и распластанную (ползущую). Между ними существуют переходные формы, внутри каждой можно выделить варианты, но, в принципе, все их многообразие сводится к этим трем, определяемым вполне конкретными условиями среды. Те же три базовые формы характерны для упомянутых *P. albicaulis* (Arno, Hammerley, 1990) и *P. mugo* subsp. *pumilio* в Европе (Stursa, 1966).

Висячая, или канделяброобразная, форма кроны обычна для стланника как горного вида (рис. 46, 47) и образуется на тех склонах и в долинах небольшой ширины, где главный фактор косной среды - снег, его обилие и длительность залегания (здесь, видимо, нужно говорить, что в коренных местообитаниях стланика обычно главенствует принцип жесткого доминирования одного или немногих факторов). Длина свисающих стволов может достигать 20-25 м, скелетные ветви разных деревьев перекрывают друг друга (рис. 29), образуя ярусы, который легко выдерживает вес человека.

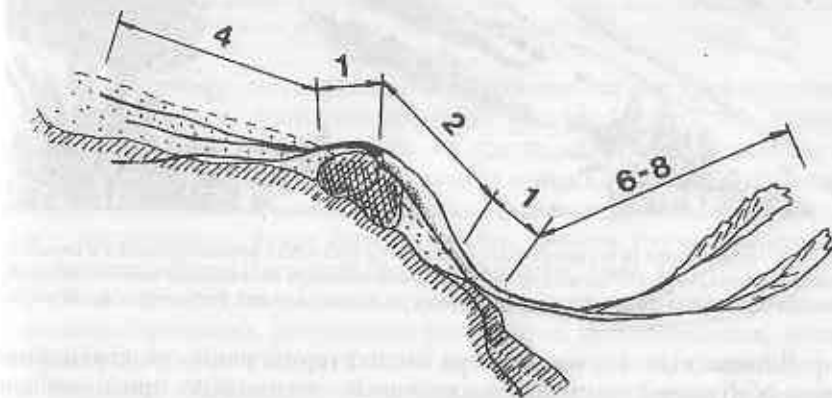


Рис. 47. Типичная, особенно для местообитаний на склонах узких долин, висячая форма стланника (возраст около 160 лет). Показаны длины частей растения (один элемент общей конструкции): закрепление корней вокруг глыбы или иной опоры (1 м) и всеоразно по склону (4 м), с гнитием в сфагновом слое; развитие немногих висящих ветвей-стволов (2 м) и всеоразно разветвленной кроны

Распластанная, или ползущая (по ровному месту или вверх по склону), форма стланика характерна для широких долин и плоских водоразделов, где определяющим фактором является воздействие сильных и частых ветров, иссушающих холодную сырость, вызывающих повышенное испарение, снежную корразию (рис. 25, 48). На острых водоразделах (высоты 1100-1200 м) с преобладанием снегонесущих ветров каких-то одних направлений могут формироваться своеобразные шпалеры, или "плетни" (высотой более 1-2 м), из перекрученных, частично коррадированных снегом стелющихся вдоль горного гребня стволов стланика. Это же отмечено и в Прибайкалье (Моложников, 1971).

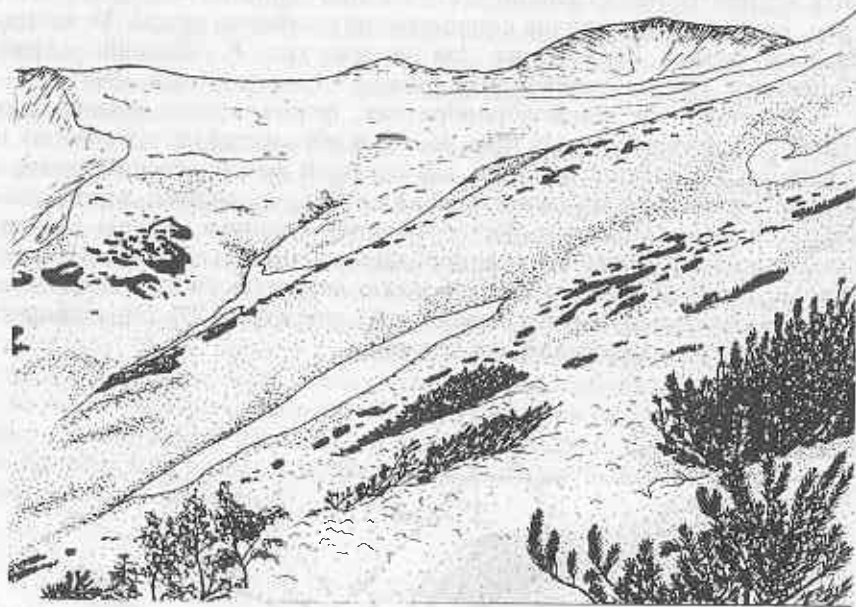


Рис. 48. Чашевидная (в подветренных условиях) и ползущая формы стланика в верхней части долины (1000-1050 м над ур. моря) с преобладанием восходящих ветров и низких температур (видны снежинки, сохранившиеся до конца августа). Рисунок по фотографии

Чашевидная форма является индикатором наиболее стабильной среды обитания стланика, конструкцией, оптимально приспособленной для наиболее продуктивного фотосинтеза. Она встречается в умеренно ветреных, затененных незначительно или вовсе не затененных местообитаниях и наиболее выражена в долинах "сухих речек", окруженных защитными стенами леса, и даже у верхнего предела произрастания, в подветренных местах на деловине (рис. 28, 49).

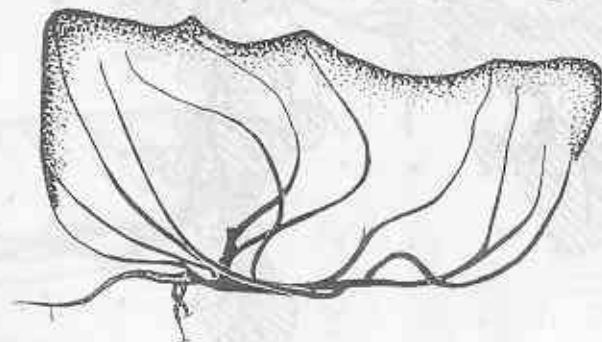


Рис. 49. Чашевидная форма стланика у верхнего предела произрастания (около 1300 м над ур. моря) на языке каменистой осыпи, защищенном от ветров верхней частью склона; принципиальное устройство кроны (вариант). Рисунок с натуры

Под пологом лиственничника (в данном случае трехсотлетнего, почти приречного, кустарниково-разнотравного типа), где стланик затенен и поэтому не плодоносит, он тем не менее в течение столетий существует, разрастаясь и "растекаясь" в поисках света настолько, насколько позволяют доминанты среды – деревья двух основных полог – лиственница, белая береза, рябина. В этом случае чашевидная форма несет отпечаток некой "раздавленности" (рис. 50).

Часто в горах на умеренных высотах и некрутых склонах, обычно в каменистоберезняках, встречается извилистая, асимметричная, всячески чашевидная форма стланика – это происходит тогда, когда "схоронки" кедровки располагаются у оснований стволов березы, у больших камней и др. В этих случаях вырастающее дерево имеет над собой достаточно света, чтобы строить раскидистую крону, но недостаточно ровную поверхность под собой, чтобы избежать деформаций от сползающего по склону снега (рис. 51). На речных террасах и приморских

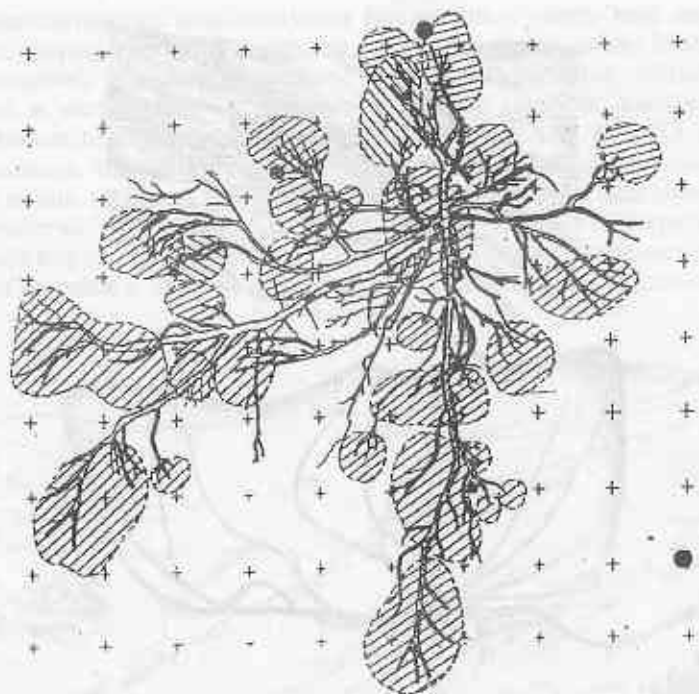
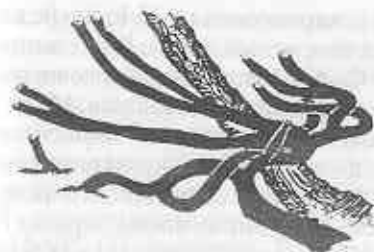


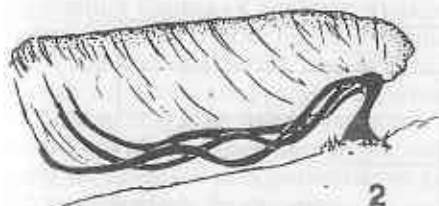
Рис. 30. Структура кроны еланика, растущего в подлеске двухъярусного 300-летнего (сомкнутость 0,8) лиственничника кустарничково-разнотравного. Возраст дерева не менее 250 лет. Темным цветом закрашены отмирающие ветви, черные кружки — лиственнички первого яруса. Размер ячейки картирования 1 x 1 м.

ддонах, открытых ветрам и снегопадам, чашевидная форма также отчасти имеет черты висечей.

При любой форме кроны цель растения одна — полное улавливание хвоей солнечных лучей. Может быть, именно поэтому в генотипе заложен почти обязательный изгиб ствола в самом начале развития, даже если условия освещения идеальны (рис. 46, 49). Необходимость максимальной, пусть и чрезмерной по сравнению с прямоствольными хвойными (если судить по пропорции массы хвой и стволовой древесины), интенсивности фотосинтеза для выживания в неблагоприятной косой среде, закрепленная генетически, скорее всего стала причиной отсутствия акротонности, замененной ранним началом ветвления, параллельным развитием нескольких скелетных ветвей (ветвей-стволов, создающих иллюзию многоствольности) почти в одной плоскости или в виде оболочки воображаемой полусферы. Процесс образования кроны, не угнетаемой затенением в высокогорьях, можно представить как



1



2

Рис. 31. Накривленная снегом крона еланика (возраст не менее 200 лет), растущего в редком камениберезняке (сомкнутость 0,5-0,6) на склоне (800 м над ур. моря). 1 — рост от комля березы, 2 — рост в составе группы (куртина). Рисунок с натуры.

распускание увеличивающегося бутона с одновременным спиральным поворотом его вдоль вертикальной оси.

Своеобразие строения надземной части кедрового еланика предопределило применение особых приемов таксации, измерение иных параметров, нежели у прямоствольных деревьев. Некоторые из них, использованные нами, перечислены в Приложении 1.

#### IV.1.1.2. Биомасса

Вегетативная продуктивность еланика на Камчатке до сих пор масштабно не изучалась. Кроме чисто технических причин этому препятствует неразработанность методологии и методов практической таксации еланика, принципиально отличающейся от таксации прямоствольных деревьев и древостоев.

Одними из первых принятыми в практике таксации леса объемными характеристиками были придержки запаса стволовой древесины еланика, данные Б. А. Тихомировым и Г. Ф. Стариковым (Нормативные материалы..., 1986) только по усредненным метрическим параметрам деревьев, без учета типологии насаждений и др. Запас, нечисля-

мый в плотных кубических метрах на 1 га, варьирует от 15 (при средней длине ветвей 1,5 м) до 127 (при средней длине ветвей 5,5 м). В тех же пределах колеблется данные, приводимые С. А. Пивник для Верхоянского хребта и Н. А. Поповым для Курильских островов (Моложников, 1975).

При проведенной нами экспериментальной рубке типичного спелого (около 200 лет) насаждения кедровостланника кустарничково-зеленомошного, росшего на высоте 400 м в форме сплошного пояса, запас стволовой древесины (60-70 % всей надземной массы дерева) составил 102-110 м<sup>3</sup>/га (650-700 ц/га) при учете ветвей с диаметром более 4 см. Эта продуктивность в первом приближении может считаться достаточно типичной для "средних" по благоприятности для стланника экотопических условий Камчатки (подразумевается стланник, растущий в виде самостоятельного пояса, не в подлеске). Основной объем создается стволами-ветвями средних диаметров (рис. 52).

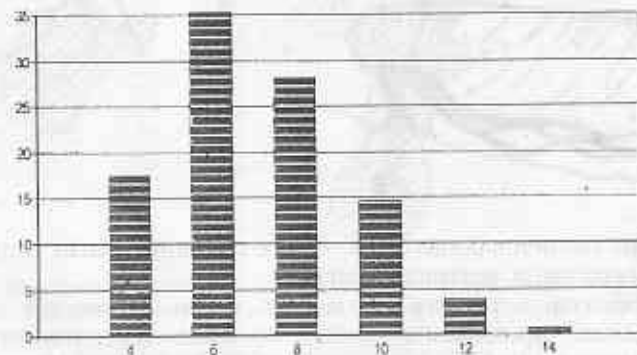


Рис. 52. Процентное соотношение (ось Y) диаметров подметровых отрезков 200-летнего стланника (ось X), срубленного на площади 0,02 га

Неразработанность и нестандартность методов подсчета запасов фитомассы, используемых разными авторами, а также недостаток материала из многих географических точек и экотопических вариаций не позволяют составить сколько-нибудь полную картину продуктивности кедрового стланника в ареале. Однако выборочные сопоставления измерений морфометрии и продуктивности, сделанных автором на Камчатке, на Колыме и в Прибайкалье, а также анализ литературы (Тихомиров, 1949; Гроссет, 1959; Моложников и др., 1973; Моложников, 1975; Игнатенко и др., 1979; Игнатенко, Пугачев, 1979; Пугачев, 1983; Паиченко, 1985; Okitsu, 1981; Kajimoto, 1989; и др.) предоставляют возможность некоторых предварительных обобщений о структуре и величине фитомассы стланника.

Структура вегетативной (живой) массы стланника следующая (возрастная динамика здесь не принимается во внимание, речь идет о спелом насаждении). Если, учитывая отсутствие полноценного моноствола и нахождение значительной части стволовой древесины в подстилке, всю древесную массу растения условно поделить на три компонента — надземные части стволов, тонкие ветви и вершины, подземные части стволов и корни (Kajimoto, 1992), — то окажется, что она на 60% находится над землей. По другим оценкам надземная масса составляет 25-60% (Моложников, Паугова, Плетнева, 1973), 40-75% (Моложников, 1975) или 60-80% (Паиченко, 1985) массы растения. Здесь скрыт ряд неопределенностей, обычно не объясняемых авторами при описании использованных ими методов и поэтому требующих уточнения.

С одной стороны, кедровый стланник почти весь находится "над землей", поскольку глубже очеса и первого органогенного слоя большая часть его корней не уходит (рис. 53). Как правило, с возрастом первичная корневая система отмирает и дерево живет за счет придаточных корней, также расположенных на поверхности (рис. 54). С другой стороны, основная масса древесины заключена в тех базальных частях стволов, которые находятся внутри подстилки. Поэтому, если разделить всю стволовую часть (со всем, что на ней есть) и собственно корни, то их соотношение будет порядка 10:1; если же проводить границу по дневной поверхности, то сохраняются (в т. ч. и на Камчатке) указанные выше пропорции.

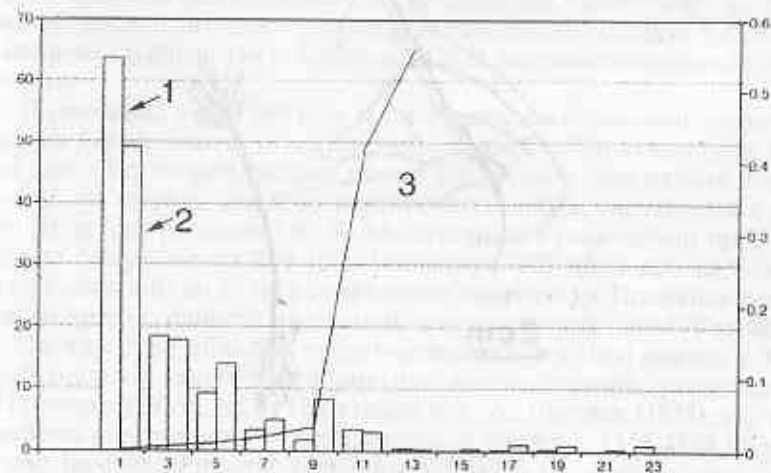


Рис. 53. Суммарные длины корней (левая ось Y, мм) разных диаметров (ось X, мм) на высоте 700 м над ур. моря в горах Среднего хребта (1) и на высоте 100 м над ур. моря в долине р. Камчатка (2). Воздушно-сухая масса (3; правая ось Y, г) 1 см корней разного диаметра (там же, где 1)

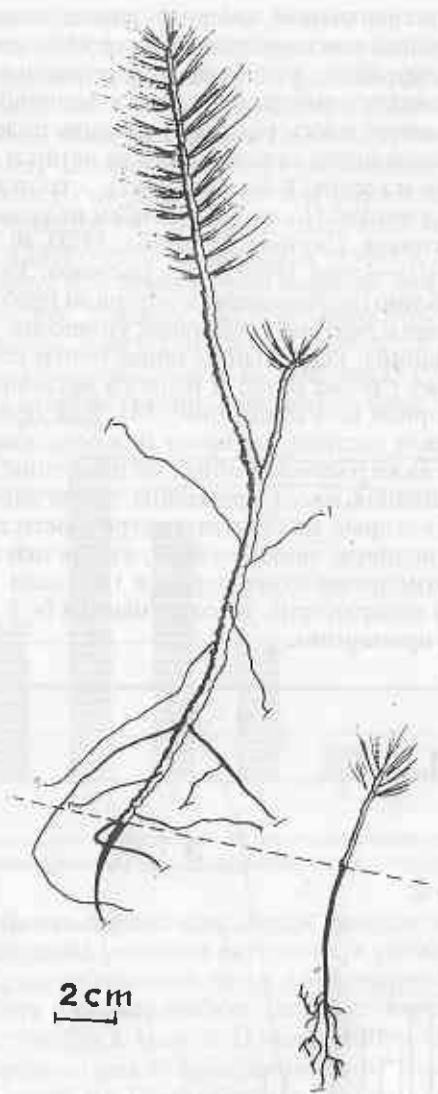


Рис. 54. Развитие молодых растений кедрового стланика в мохово-лишайниковом покрове на мерзлых почвах в горной долине верховий Колымы (500 м над ур. моря). Слева растение 60 лет, справа – 10 лет. (Тонкие, менее 1 мм в диаметре, корни частично оборваны при выкопке)

Следуя традициям таксации прямостоящих деревьев и игнорируя специфику строения стланика, примем за 100% массу стволовой древесины, находящейся над верхним минеральным горизонтом почвы, тогда общая масса дерева составит 320-360%, масса "корней" (фактически же – всего, что находится в верхнем слое почвы, включая стволовую древесину) – 60-80%, масса хвои – 40-60% (А. А. Бабуриц, личное сообщение).

Соответственно, масса надземной части стланика состоит на 10-40%, а по другим данным – на 20-40% (Моложников, 1975) из хвои (из которой три четверти – хвоя прошлых лет), не более чем на 1-2% – из шишек с семенами, остальное составляет древесина ветвей-стволов средних диаметров. Масса подземной части на 80-90% состоит из находящихся в подстилке частей стволов, остальное – первичные и придаточные корни. Наибольшей фитомассой, как надземной, так и подземной, обладают кедровостланики, относящиеся к группе кустарничково-зеленомошных. Это полностью согласуется с обобщением для всего ареала, сделанным В. Н. Моложниковым (1975).

Соотношение надземной и подземной частей у стланика (судя по всему, автор имела в виду прежде всего собственно корни) оценивается Т. М. Панченко (1985) как типичное для лесной формации, что вновь косвенно подтверждает: кедровый стланик – дерево, а не кустарник.

В отношении количественных оценок продуктивности наблюдается в большей или меньшей степени единство взглядов среди отечественных исследователей и резкое расхождение во мнениях с японскими авторами (Okitsu, 1981; Kajimoto, 1989), располагающими другими данными.

Я упоминал о 650-700 ц/га сухого вещества стволовой древесины стланика (учитываются и извлеченные из подстилки стволы) на Камчатке как о некоторой средней норме для зрелого насаждения. Каким образом эта цифра, заведомо нерепрезентативная, согласуется с данными из других регионов? В. Н. Моложников с соавторами приводит среднюю цифру массы 500 ц/га (максимум 975 ц/га) для надземной части стланика (и до 25 ц/га ежегодного прироста) в Прибайкалье. На сходную продуктивность надземной части стланика (500-670 ц/га) для юга Магаданской области, представляющего для него наряду с Камчаткой одно из самых благоприятных местообитаний, указывает Т. М. Панченко (1985). И. В. Игнатенко и А. А. Пугачев (1979) для того же района определяют продуктивность стланика в 1350-1880 ц/га, из которых на стволы и ветви приходится 60-67%, на зеленую массу – 13-19%, на корни (не совсем ясно, что имеется в виду) – 20-25%. В другой, аналогичной статье они говорят о верхнем пределе продуктивности стланика в том же районе, равной 560 ц/га (Игнатенко и др., 1979). Для всего Крайнего Северо-Востока Азии А. А. Пугачев (1983) указы-



вает основные размеры продуктивности надземной части стланика 260-590 ц/га и ее средний прирост 14-27 ц/га в год. А. А. Бабури (личное общение), обобщив данные по Хабаровскому краю и Якутии, говорит о ежегодном приросте массы стланика 20-35 ц/га.

Все это позволяет присоединиться к мнению В. Н. Моложникова о том, что в смысле продуктивности стланик демонстрирует однотипность характеристик, сопоставимых по экотопическим и гипсометрическим градиентам, на протяжении почти всего арсала независимо от географического района. От себя добавлю, что при этом вариации фитомассы на ландшафтном и региональном уровнях значительно преобладают над вариациями географическими.

Ежегодный прирост кедровстланиковых лесов в зональных условиях сопоставим с приростом дальневосточных (восток Якутии, Хабаровский край) лиственничников (17-37 ц/га в год) и вдвое-втрое ниже прироста ельников (А. А. Бабури, личное сообщение). Это вновь подтверждает, что кедровстланики, безусловно, — лесная формация.

Характерно следующее: конвергентно близкую вегетативную продуктивность (914 ц/га) дает европейский сосновый стланик *P. mugo*, растущий в значительно более мягком климате (В. Г. Кошпук; цит. по: Моложников и др., 1973).

Несколько иная картина рисуется японскими авторами. Судя по неоднократно виденным фотоснимкам кедрового стланика в горах Японии, можно предположить, что его продуктивность должна быть близкой к отмеченной выше. Но еще Shidei (Shidei, 1963; цит. по: Моложников и др., 1973) указывал 849 ц/га для совсем молодого (20-45 лет) стланика. С. Окицу (Okitsu, 1981) считает, что продуктивность стланика на о-ве Хоккайдо может варьировать от 310 до 3100 ц/га (общая воздушно-сухая масса надземной части), при ежегодном приросте 70-210 ц/га. Т. Каджимото (Kajimoto, 1989) для стланика, растущего на высоте 2600 м в горах о-ва Хонсю, приводит цифры 1320-1810 ц/га (также общая воздушно-сухая масса надземной части).

Не исключено, что столь существенные различия в оценках продуктивности определяются различием применяемых методик (для сопоставления которых требуется специальное исследование), поскольку значительное, трех-семикратное, варьирование массы особей одного и того же вида (везде измерялись близкие по возрастному состоянию, по размерам деревья), растущих в сходных, по определению субальпийских климатических условиях, маловероятно.

#### IV.1.1.3. Линейный прирост ветвей-стволов стланика в роли экологического показателя

В этом разделе не предполагается глубоко анализировать различные аспекты дендрохронологии, дендроклиматологии, дендроиндикации и т. п., имеющие прямое и косвенное отношение к кедровому стланику и так или иначе изучаемые. Это будет сделано в отдельной работе. Я лишь кратко покажу некоторые результаты оперативной экологической оценки условий и особенностей развития стланика и, следовательно, его продуктивности с помощью измерения величины ежегодного удлинения его ветвей. Радиальный прирост деревьев традиционно широко используется в лесоведении, линейный — значительно меньше из-за невозможности или неточности его измерения, в силу специфики строения ветвей. На соснах, и особенно на растущих в неблагоприятном климате, измерение линейного прироста более продуктивно. Метод эффективен при оценке экологического благополучия кедрового стланика, ветви-стволы которого с возрастом утолщаются незначительно (по сравнению с высокоствольными деревьями), не обрастают грубой коркой, не поднимаются на десятки метров. На верхнем пределе произрастания *P. pumila*, где в холодных условиях линейный прирост не превышает в среднем, 10-20 мм в год, его величину как характеристику соматической продуктивности можно удовлетворительно измерять с ретроспективой в 20-30, а в самых верхних поясах и до 60 лет (Хоментовский, 1990).

Эту особенность кедрового стланика давно заметили в Японии, где пока еще эпизодически (очевидно, из-за отсутствия методологии) величину линейного прироста начали использовать как облегченный вариант краткосрочных дендроклиматических построений (Sano, Matano, Ujihara, 1977); меру географической варибельности местообитаний (Okitsu, 1988) и, наконец, как характеристику сезонного роста стланика (Kajimoto, 1993).

Если справедливо и будет подтверждено исследованиями в других районах утверждение, что кедровый стланик не меняет (не снижает) темпов прироста с возрастом, т. е. не имеет традиционной для деревьев "горбатой" возрастной кривой (Okitsu, 1979), то это будет иметь принципиальное значение в определении динамики его продуктивности. Очевидно, в ряде случаев такое явление возможно, как было показано Г. Э. Гроссетом (1959), если иметь в виду постоянное нарастание-отмирание ствола стланика, его "вечный актуализм", или "вечную пионерность", или, пользуясь термином Б. А. Тихомирова (1973), "беспредельность роста" в течение столетий. На основе многочисленных наблюдений я могу полностью присоединиться к высказыванию Г. Э. Гроссета (Гроссет, 1959. С. 89): "... ни мне, ни другим ав-

торам (Тихомиров, 1949) не приходилось наблюдать естественного отмирания кустов стланика по старости. Ход роста подобных кустов обусловлен внешними воздействиями и изменением условий среды".

Мало того, многократно приходилось сталкиваться с ситуацией, когда более молодая часть ствола, растущая дальше от места развития мощных придаточных корней и последующего отмирания оставшегося позади ствола, имела больший диаметр, чем эта старая базальная часть. Это же отмечалось и Г. Э. Гроссетом.

В конце предыдущей главы я уже упоминал об использовании метода измерения линейного прироста для иллюстрации удобряющих свойств вулканического пепла (Хоментовский, 1985). Не имея возможности подробно остановиться на анализе объемного материала, замечу, что эту характеристику роста стланика целесообразно рассматривать также как способ оперативной бонитировки ландшафтов и экотопов, как чувствительный показатель реакции растений на ухудшение условий развития, на их повреждение насекомыми (см. ниже) и др.

Среднегодовая величина линейного прироста (СЛП), даже полученная за последние 20-30 лет, позволяет судить о благоприятности для растения топологических, почвенных, микроклиматических условий, в общих чертах - о его продуктивности, степени экологической пластичности. Кратко проиллюстрируем часть сказанного материалом, полученным из 60 точек Камчатки, преимущественно из центра и с востока полуострова (рис. 55).

Говоря о региональном уровне, отмечу, что в среднем для Камчатки СЛП кедрового стланика по предварительным результатам составляет около 50 мм в год ( $51,2 \pm 1,9$ ). Абсолютные величины колеблются от 5 до 150 мм, наиболее часто (в пределах основной толщи высотного пояса) отмеченный диапазон составляет 25-75 мм. Поскольку, как мы уже знаем из предыдущих глав, основная часть растительности Камчатки существует в условиях субальпийского типа, прирост массы стланика в значительной мере определяется мезо- и микроклиматом, зависящим в свою очередь от варьирования стациональных (ландшафтных) условий.

Для кедрового стланика на Камчатке можно выделить три неравновеликих пояса, различающихся по величине СЛП: а) равнинно-предгорный (0-300/400 м над ур. моря), б) среднегорный (300/400-900/1000 м) и в) высокогорный (900/1000-1300/1400 м). Примерные придержки значений СЛП по поясам: равнинно-предгорный - 30-40 мм, среднегорный - 50-60 мм, высокогорный - 10-20 мм. Сравнивая, отметим, что на крайнем юге ареала стланика, на горе Кизо о-ва Хонсю Японского архипелага, на высоте 2600-2700 м в поясе, идентичном камчатскому среднегорному, СЛП колебался в пределах 30-50 мм в течение последних 40 лет (Sano et al., 1977; Kajimoto, 1993).

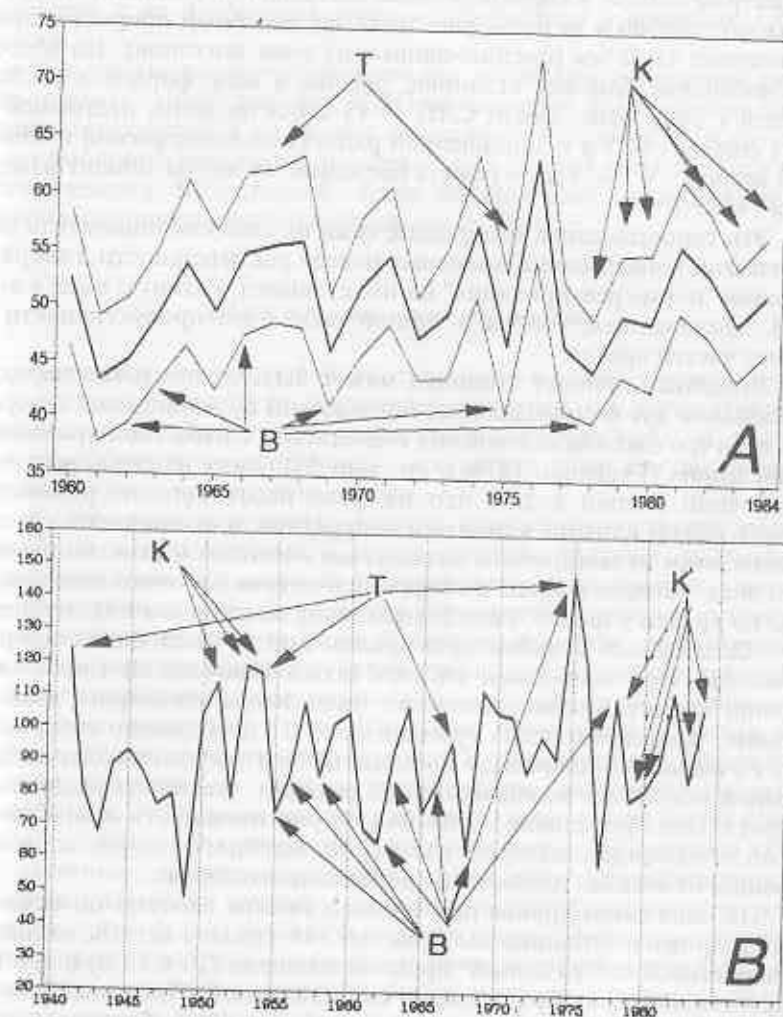


Рис. 55. А - средние по п-ову Камчатка (60 точек сбора данных) величины линейного прироста побегов стланика, мм ( $P < 0,05$ ). В - средние по измерениям четырех радиусов величины радиального прироста (индексы) одного дерева кедрового стланика в центральной части Среднего хребта. Буквами обозначены годы датированных извержений вулканов: В - Безымянного, К - Ключевского, Т - Толбачика

По замерам автора, в горах верховьев Колымы (хр. Большой Анначаг) на высоте 500-700 м за последние 30-40 лет линейный прирост стланика составил 45-55 мм (средние данные из семи экотопов). На восточном побережье Байкала стланики, росшие в виде форпоста на ближайшей к воде доне, имели СЛП 30-35 мм, а на доне, отстоящей от озера еще на 10-15 м и защищенной ряоствольными сосной и сибирским кедром — в 70-75 мм в год (за последние 40 лет на момент измерения в 1987 г.).

Эти сопоставления, интересные сами по себе как показатель климатической конвергенции высотных поясов растительности, говорят и о единой "норме реагирования" на нее стланика, которую имел в виду В. Н. Моложников, говоря о единой шкале его продуктивности из разных частей ареала.

Линейный прирост стланика может быть использован наряду с радиальным для фитоиндикации последствий вулканических извержений, если его ежегодные значения сопоставить с известной хронологией последних (Гуценко, 1979; и др.; рис. 55). Даже из столь реконструктивной оценки видно, что на фоне некоторого не рассматриваемого сейчас влияния климата и конкретных экотопических условий региональное вулканическое воздействие очевидно и заметно даже на растениях, расположенных в сотнях километров от точки извержения. Судя по графику (рис. 55) после выпадения не слишком кислого пепла вулк. Безымянный стланик практически всегда увеличивает прирост древесины. При выпадении кислого пепла Ключевской сопки удобряющий эффект, видимо, наступает лишь после некоторого выщелачивания. Выпадение пепла грандиозного Толбачинского извержения 1975 г., очевидно, повредило молодые побеги текущего года, но, возможно в результате компенсаторной реакции, увеличило радиальный прирост. Оно, безусловно, сказалось на растительности всей Камчатки: об этом свидетельствуют измерения линейного прироста побегов стланика из всех без исключения районов полуострова.

На локальном уровне при оценке качества экотопа по величине СЛП кедрового стланика выборка из 7-10 стволов-ветвей, взятых от разных особей на "точечной" пробной площади (10 x 10 м) или в куртинке известного размера, является недостаточной. Причины: большое варьирование СЛП у разных стволов (более 60%); близкая к нулю корреляция между ними при подсчете по всему ряду лет, определяемая сложностью пространственной структуры древостоя ("чешуйчатый" характер перекрывания кронами друг друга, гибкость стволов-ветвей, меняющих направление ежегодного поздосеннего полегания). При этом отмечена высокая ( $r = 0,7$ ) корреляция между приростом стволов-ветвей разных деревьев при подсчете ее внутри отдельно взятых лет, что свидетельствует о сходной реакции растений на изменение

внешних условий. Говоря иначе, структурная мозаичность растений сочетается с их функциональным однообразием в пределах одного экотопа.

Как показатель качества среды (на уровне местообитания) можно использовать "слой" выборки СЛП из смежных одновысотно расположенных экотопов, а на уровне ландшафтного элемента (урочище) — "клон выборки", состоящий из нескольких "слоев", взятых в пределах этого элемента. В последнем случае варьирование средней величины линейного прироста ветвей не превышает 20%.

#### IV.1.2. Корневые системы стланика

В предыдущем разделе было упомянуто, что под дневной поверхностью почв, в подстилке, находится значительная часть стволовой массы стланика. Отнести ее к корням нельзя (скорее всего, ей присуща роль своеобразного корневища) — это не что иное как погребенные стволы, несущие придаточные корни.

В этом разделе я кратко коснусь описания собственно корней, перичных и придаточных. С ними связана, пожалуй, наибольшая часть универсальных адаптаций стланика, в основном еще неизученных.

Естественной средой развития ризосферы кедрового стланика в субальпийском поясе и ниже на Камчатке являются мерзлотные или длительно мерзлые довольно легкие супесчаные и суглинистые почвы, обладающие высокой порозностью и содержащие большое количество капиллярно замкнутой влаги (Визуздаев, Карпачевский, 1961). Они покрыта большая часть полуострова. В определенной степени сам стланик является не только индикатором почвенной мерзлоты (Колесников, 1939), но и ее консерватором, затеняя под собой поверхность на 70-90% по сравнению с открытым местом (Алфимов, 1989), что сравнимо с затенением в сомкнутом ельнике. Чередование избытка почвенной влаги весной с сухостью верхних горизонтов летом, идущий снизу холод, грубый и кислый гумус, постоянно пересыпаемый кислотами или слабокислыми пеплами, недостаток суммы солнечного тепла, краткость вегетационного периода — таковы обычные условия развития корневых систем деревьев и кустарников Камчатки.

Если ольховый стланик формирует хорошо гумусированные почвы, имеющие черты луговых, то под кедровым они сухоторфянистые, часто неразвитые. Создается впечатление, что его зависимость от питательных свойств почв незначительна. Обычным является развитие стланика на минимально питательном субстрате (иногда кажется, что вовсе без него) — на голом камне (курумы, скалы) и песке ("сухие речки", шлаковые поля под вулканами), где он довольствуется незначи-

тельным количеством почвообразной смеси. Вне всякого сомнения, выживание в таких условиях во многом обеспечивается микоризой, обильно пронизывающей сеть мелких корней (вид неизвестен).

Известно, что в Арктике и Субарктике с микоризой связаны в своем развитии не менее 50% видов растений (Тихомиров, 1973). К сожалению, до сих пор не удается организовать исследование этого феномена, в котором, как в необходимом звене цепи, скрыты разгадки многих адаптаций. Очевидно, особенно интересным может быть процесс усвоения минеральных веществ из вулканических пеплов – главного почвообразующего субстрата на Камчатке.

Здесь, видимо, стоит подчеркнуть своеобразие геодинамической "вечной молодости" Камчатки – быстрая обновляемость среды (эндогенные вулканические пеплопады, экзогенный снос водой легкофильтруемых солей) – в сочетании с "вечной пионерностью" стланика, одной из стратегических адаптаций которого является максимально быстрое заселение новых пространств. Эти особенности наряду с влажным климатом и горным рельефом и обусловили значительную роль стланика в формировании растительного покрова полуострова даже при таких серьезных конкурентах (каменная береза, аякская ель), которых нет на лежащих к северу Корякском и Колымском нагорьях, в "царстве стланика".

#### *IV.1.2.1. Краткое описание параметров и строения корневых систем*

Как уже было сказано, корни кедрового стланика требуют для нормального развития соблюдения двух основных условий – наличия рыхлой, гигроскопичной подстилки и хорошей аэрации. Какими же способами стланик "создает" эти условия, как ему удается выжить в неустойчиво-неблагоприятном почвенном климате Камчатки? Как в соответствии с этим устроена его корневая система?

Как выяснилось в результате рекогносцировочных раскопок (Хоментовский, 1986, неопубликованные материалы), сделанных в Среднем и Восточном хребтах, в Центрально-Камчатской депрессии – на борту долины горного ручья (650 м над ур. моря), на шлейфе вулкана (800 м), в широкой долине реки (100 м), – везде (здесь показаны лишь реперные местообитания) воздушно-сухая масса корней одного взрослого дерева стланика (были выбраны те особи, у которых еще не атрофировалась первичная корневая система) варьирует в пределах 200-600 г/м<sup>3</sup> корнеобитаемого слоя. Это в 4-10 раз меньше веса корневой системы другого мерзлостойкого вида (лиственница Каяндера – 2600 г/м<sup>3</sup>) в наиболее продуктивном типе леса Центральной Камчатки – кустарничково-разнотравном; при том, что глубина про-

никновения ее также поверхностной корневой системы составляет в основном 30-50 см (Ефремов, 1964). Объем стволовой древесины, не говоря об огромном объеме хвой стланика, сопоставим, как было показано в предыдущем разделе, с продуктивностью высокоствольного древостоя, тогда как приспособительная эффективность стланика существенно выше.

подавляющая часть (до 87-95%) длины корней стланика приходится на диаметры менее 3 мм, это характерно для любых экотопов (рис. 54). Общая длина корней полуростового дерева составляет от 130 до 800 м/м<sup>2</sup> обитаемого слоя, варьируя в зависимости от конкретных условий обитания: при устойчивом увлажнении стланика, растущего в подлеске лиственничника (рис. 50) она составила, несмотря на межвидовую конкуренцию, 200-300 м/м<sup>2</sup>, тогда как на горном плато при автоморфном увлажнении (рис. 25) – 400-500 м/м<sup>2</sup>.

Уже стало общим местом упоминание о поверхностном характере корневой системы стланика, и тем не менее именно это наследуемое и неизменное свойство является одним из двух главных в его адаптогенезе. С. А. Пивник (1958б) выделяет у стланика два типа корневых систем – глубоко залегающую (до 40 см) на оттаивающих почвах и поверхностную (до глубины 20 см) – на мерзлотных. Разница, как видно, невелика. Б. А. Тихомиров, Г. Э. Гроссет, В. Н. Моложников говорят только о втором типе систем. Очевидно, речь идет об одном и том же, поскольку исходными для формирования стланика как вида были холодные, промерзающие пространства, и корни не могли не оставаться в поверхностном, не слишком промерзающем под толщей снега и быстро оттаивающем весной слое почвы.

На Камчатке основная часть (90-98%) корней стланика расположена в подстилке и первом минерализованном горизонте на глубинах 10-15-20 см. Проиллюстрирую это некоторыми примерами.

Трапезные раскопки на конусе выноса "сухой речки" Пахча (центральная часть полуострова, долина р. Камчатка, высота около 60 м над ур. моря), рассекали одну из нескольких отдельно стоявших чашевидных групп стланика (диаметр "чаши" 14 м, средняя сезонная высота 3 м, диаметр стволов-ветвей у основания 15 см, их средняя длина 11 м, их число 7, возраст деревьев 130 лет, число групп-клонов 50 шт./га), были сделаны для того, чтобы узнать, как развивается корневая система этого вида в близких к оптимальным условиям. Они состояли в отсутствии межвидовой конкуренции рассеянных по песчано-галечному пространству деревьев стланика (около 50 шт./га), лиственницы, тополя и березы (рис. 28), и той величине внутривидовой конкуренции в куртин стланика (группа состояла из трех деревьев, переплетенных корнями и стволами), которая, судя по их продуктивности и внешнему виду, была приемлема для растений; в обилии сол-

нечного света, достаточном грунтовом стоке и прекрасном дренаже. Отрицательным было одно: почва практически отсутствовала в этих пролювиальных потоках, движение которых в основном прекратилось полтора столетия назад.

Прежде чем говорить о результатах раскопок, следует сделать отступление, существенное для всего последующего изложения материала. В тексте я отчасти продолжаю пользоваться термином "клон" для обозначения группы тесно примыкающих друг к другу деревьев стланика. Однако, строго говоря, это неверно, поскольку, во-первых, выросшие из одной "схоронки", сделанной кедровкой, деревья стланика, хотя и переплетены корнями и основаниями стволов, но практически никогда не срастаются. Здесь я не согласен с мнением Б. А. Тихомирова (1949), утверждавшего противоположное, и разделяю мнение С. А. Пивник (19586) и В. Н. Моложникова (1975). Во-вторых, даже если допустить вероятность сращения корней в каких-то исключительных случаях, то каждый раз необходимо определять ее, устанавливая степень генетической общности особей, подразумеваемой употреблением термина "клон". Поскольку практически это неосуществимо, было бы более корректно использовать термин "группа" как наиболее приемлемый перевод английского "clump". Я благодарен Диане Томбак (Dr. Diana F. Tomback, University of Colorado, Denver, USA) за это уточнение, с необходимостью которого она столкнулась при работе с белоствольной сосной *P. albicaulis* в аналогичной ситуации. Остается надеяться, что этот термин, близкий, но не совсем идентичный термину "куртина", приживется в приложении к стланиковой растительности.

Картирование среза траншеи показало (рис. 56), что вся эта огромная масса надземной части держится на корневой системе, углубленной в песчано-галечную смесь пролювия не более чем на 20-25 см. Основная масса тонких корней была сконцентрирована в слое до 15 см, занимая несколько асимметрично, но в целом равномерно площадь круга, примерно равную площади проекции кроны, и незначительно распространяясь за ее пределами. Скелетные корни, как обычно в подобных условиях сбегистые и ветвящиеся почти от основания, были сосредоточены в самом верхнем слое средней трети круга, хотя и не в самом его центре. Этим, очевидно, обеспечивалась большая ветроустойчивость парусящих кроны (их сопротивление ветру во многом нивелируется гибкостью стволов-ветвей на всем их протяжении). Как и у лиственницы в равнинных условиях (Ефремов, 1964), непосредственно под основанием ствола стланика толстых корней нет, пространство занято не слишком густой сетью корней средних диаметров, несущих опорную и проводящую функции. О причинах этого будет сказано в следующем подразделе.

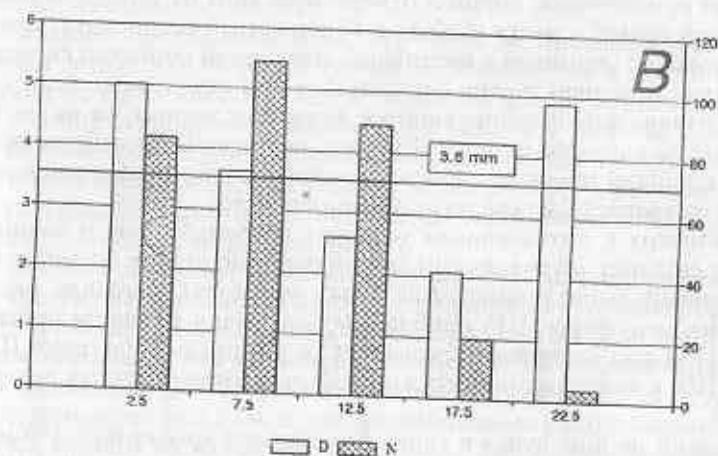
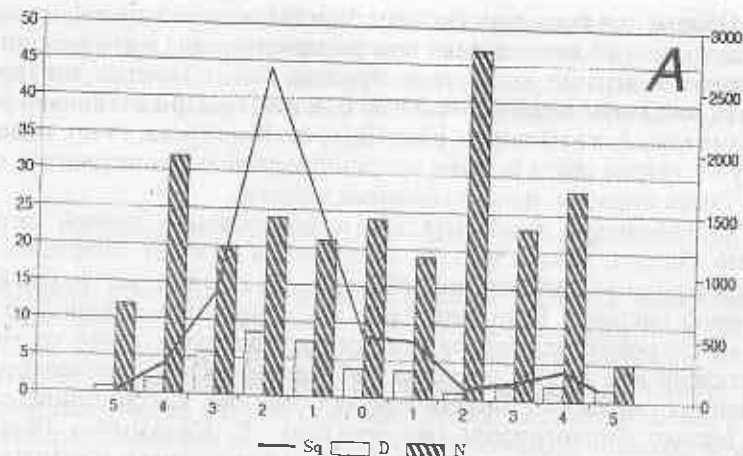


Рис. 56. Строение корневой системы стланика на песчано-галечных отложениях "сухой реки" в Центрально-Камчатской депрессии (картирование траншейных раскопок). А – горизонтальное распределение корней от центра (0 на оси X, в обе стороны показаны относительные доли диаметра клона (D = 14 м), разделенного на 10 частей; Sq – суммарная площадь корней, (правая ось Y, мм²); D – средний диаметр корней, мм; N – число корней, шт. В – распределение корней по профилю грунта: средние диаметры (D, мм) и их суммарное число (N, шт.; правая ось Y) на разных глубинах (ось X, см). Горизонтальная линия – средний диаметр корня

Общим для корневых систем стланика в любой модификации является то, что во всех случаях они распространены в гигроскопичной подстилке и верхних слоях почвогрунтов, что позволяет им перехватывать максимум атмосферной влаги летом, быстро оттаивать весной и, возможно, даже начинать рост (Вихров, Косгарева, 1960), используя влагу от таяния снега и затем сезонной мерзлоты, конкурентно опережая, таким образом, прямостоящие деревья.

Относительно горизонтального простираения корней стланика можно сказать следующее: С. А. Пивник (19586) писала о двух-четырёхкратном превышении размеров надземной части размерами корневой системы. Если учитывать все придаточные корни, отходящие от погребенных стволов, и сами погребенные стволы, то это действительно всегда так, поскольку объединяется все, находящееся под землей (это облегчает практическую таксацию, как упоминалось выше, однако биологически некорректно). Т. Каджимото (Kajimoto, 1992) разделяет ствол стланика на надземную часть (состоящую из "ползущего ствола", "вершинного ствола" и ветвей) и подземную часть (несущую придаточные корни и отмираемую вниз от определяемой им "базальной точки" - места выхода стволов-ветвей на дневную поверхность), вовсе не упоминая о настоящей, первичной корневой системе.

С этим делением можно соглашаться или нет, однако если говорить об изначально формирующихся, истинных корнях, то их распространение не так однозначно. Площадь первичной ризосферы всегда больше площади проекции кроны, но существенно варьирует в зависимости от возраста дерева и среды его обитания.

В близких к оптимальным условиям водоснабжения и защищенности от сильных ветров лесах, окружающих долину "сухой речки" (приведенный выше пример, 100 м над ур. моря), площадь распространения ризосферы (ПР) приблизительно равна площади проекции кроны (ПК) или несколько превышает ее у взрослых растений (ПР = 1,2-1,4 ПК), в начале их развития она обычно превышает эту величину (рис. 46).

В узкой долине ручья в горах Среднего хребта (600-700 м над ур. моря) у двухсотлетнего стланика, висящего на уступе горного склона, первичная корневая система занимает площадь, почти вдвое меньшую площади проекции кроны (ПК = 1,6-1,8 ПР), и так же, как и на песках, подавляющая часть корней сосредоточена на поверхности, но уже в 20-сантиметровом слое сфагнома (рис. 47). Корневая система, выполняя якорную функцию, вытянута всером вверх по склону.

На каменистом плато, среди горной тундры Среднего хребта на высоте 1000-1100 м над ур. моря (рис. 25) или на склонах в пределах тех же высот (рис. 27) ризосфера распространена гораздо шире кроны, выполняя якорные функции и собирая максимум осадков при авто-

морфном водоснабжении (ПР = 2-5 ПК). Корни вытянуты либо в одном направлении, противоположном направлению преобладающих ветров (плато), либо сетью поперек склона, вдоль и поперек уступа или бровки. То же было отмечено В. Н. Моложниковым (1975) в Прибайкалье.

#### *IV.1.2.2. Придаточные корни, адаптивное развитие ризосферы*

Вторым основным свойством стланика является обязательное постоянное, начинающееся уже в самые первые годы жизни и продолжающееся до ее конца образование придаточных корней (рис. 54, 57). Развитие обычного для хвойных стержневого корня не остается главенствующим: уже во второй половине первого столетия жизни растения функционирование стержневого корня начинает угасать, приоритет переходит к придаточным корням (Пивник, 19586). Впрочем, часть начальная корневая система сохраняется столетиями, но в более или менее неразвитом состоянии.

Можно предположить, и это отчасти подтверждается иллюстрациями выше, что, как и в случае со структурой надземной части стланика не имеет какой-то одной заданной формы корневой системы, так или иначе приспособляющейся к условиям экотопа, а реализуется тот или иной сценарий из заложенных в генотипе. Развиваемая соответственно функциональным потребностям, ризосфера может менять конфигурацию - превышать надземную часть, равняться ей или быть меньше ее в объеме и простираении.

Достаточно давно известно (Пивник, 19586), что развитие корневых систем стланика от гипокотилия начинается сходным образом во всех местообитаниях - с небольшого стержневого корня (рис. 56). Как показали наблюдения за типичным деревцем на верхней Колыме, корень интенсивно растет первые 2-3 года, увеличиваясь за это время в длину суммарно на 3-5 см, и так же интенсивно растет ствол, увеличиваясь в длину за тот же срок на 2-3 см. Затем прирост обеих частей снижается, часто резко. В течение 3-5 первых лет жизни в нижней части стволика выше корневой шейки образуются 3-7 мощных придаточных корней с сетью более мелких между ними и выше.

В дальнейшем спустя несколько первых лет определяющими направление развития корневой системы факторами становятся топография и гигротермический режим. Под пологом леса, защищающего стланик от ветров, при постоянном увлажнении его корневая система развивается по типу звездообразно-мочковатой, образуя 4-5 и более скелетных корней близких диаметров, обрамленные мелкими сосульцами. На открытых пространствах и на склонах развиваются 1-2-3

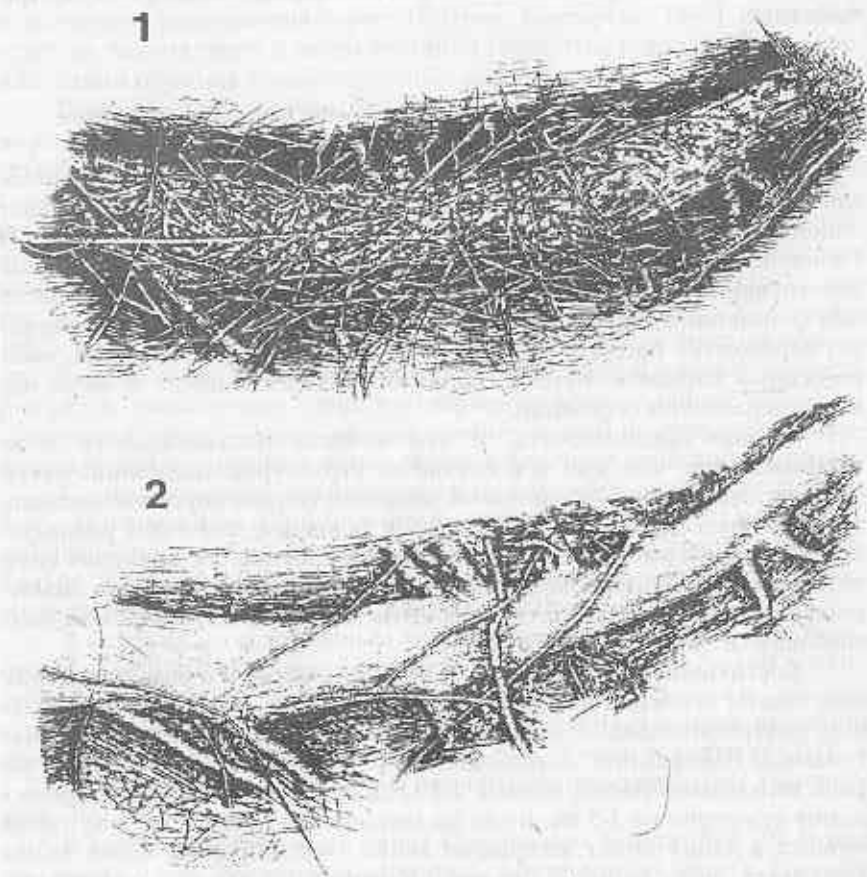


Рис. 57. Фрагмент распределения придаточных корней в напочвенном очесе и подстилке (над минерализованными горизонтами) сплошного пояса стланика на высоте 400 м над ур. моря. 1 – вскрыт поверхностный мохово-кустарничковый чехол, 2 – с того же ствола (D = 15 см) удалены лежащие на нем тонкие корни (1), и стали видны основные придаточные (рисунок по фотографии)

крупных стержнеобразных якорных корней, также сопровождаемые разветвленно вытянутыми сосущими.

Образование придаточных корней имеет множественное значение, в т. ч. и в ходе острой межвидовой и внутривидовой конкуренции за свет, воду и пищу. В спелом древостое фрагмента сплошного стланикового пояса вся толща очеса и подстилки начиная с глубины 2-3 см пронизана таким количеством корней (рис. 57), что становится удивительным факт сохранения стлаником видовой монополии в оккупации однажды занятого пространства горного субальпийского пояса в течение столетий.

Каким же образом формируется комплекс адаптаций, связанных с корневыми системами? Разберем один из примеров использования стлаником минимума средств для успешного развития страховочных механизмов выживания в любой косной среде бореальной зоны.

В создании благоприятных условий роста и питания корней с первых лет жизни участвует все растение, дополнительно вовлекая все возможные симбиотические отношения. Выше я отмечал почти обязательный изгиб ствола стланика в начале его роста. У взрослой особи изгиб каждой ветви-ствола в виде фигурной скобки хорошо заметен. У основания ствола всегда есть свободное пространство между ним и землей, тем более у переплетенных стволов нескольких деревьев. На некотором расстоянии от исходной точки роста ветви-стволы касаются поверхности почвы, образуя в этом месте придаточные корни. Спустя десятилетия становятся основными опорными и питающими. Дерево, прирастая ветвями-стволами сразу в нескольких направлениях и апикальных частях, постепенно отмирает в базальной – в местах контакта с землей, позади сформировавшихся придаточных корней (рис. 50). Образуются дочерние особи, у них ветви-стволы изгибаются новой волной, всё повторяется снова и снова. Фактически на пространстве в десятки квадратных метров пронесодит характерное для стланика перманентное вегетативное размножение одной особи, своей обязательностью отличающееся от спорадического укоренения пригнутых каким-то воздействием к земле ветвей лиственницы или тополя. Теоретически это развитие особи одного и того же генотипа могло бы длиться тысячелетиями, если бы не пожары (кстати говоря, сам этот факт свидетельствует о приоритете и неисчерпаемости запаса генетической информации растения по сравнению с воздействием среды).

Изгибы ветвей-стволов одного или чаще нескольких растущих вместе деревьев присыпаются опадом, в значительной степени (50% от ежегодного поступления) состоящем из хвои самого стланика (Андреев, Пугачев, 1983), выступающей здесь и в роли несущей конструкции. Формирующийся очес постоянно пронизывается придаточными корнями, становится плотнопористым, и в результате оказы-

вается, что даже на самом ровном месте стланик создал под собой своего рода воздушные камеры с крышей. На неровной поверхности (например, на старых лавовых потоках в субальпийском поясе) из изгибов стволов могут образовываться своеобразные "многоэтажные" конструкции высотой до полутора метров. Стланики как бы стоят на лапах, не касаясь земли большей частью тела, но и не поднимаясь над ней подобно высокоствольным деревьям.

Они пропускают через себя влагу сверху, но не отдают ее обратно. Не допускают солнечный свет к поверхности почвы: 76-81% площади проекции кроны имеет освещенность менее 30%, а 50-60% площади проекции кроны – менее 10% освещенности открытого места (Алфимов, 1989). Тем самым стланики не только избегают от возможности соседства нежелательного конкурента (лиственницы, каменной березы), но и создают своеобразные теплоизоляторы – емкости с воздухом, препятствующие быстрым перепадам температур, а значит, быстрому таянию мерзлоты летом (весной растение использует влагу, впитанную подстилкой от растаявшего снега). Показательно, что, когда стланик в подобных условиях по каким-то причинам гибнет и затенение постепенно исчезает, обильно разрастаютсявейник и другие травы.

Таким образом, стланики гарантируют себе обеспечение кислородом, длительное снабжение влагой (правда, в общей системе экологических страховок стланика дополнительно предусмотрено, что из всей раскинувшейся по поверхности массы корней два-три среднего диаметра (до 1 см) направлены круто вниз, насколько им это удастся, как своего рода аварийное водоснабжение).

Осенью значительную роль играют те же теплоизоляторы: воздушные полости под стлаником, выполняя обратное действие, задерживают раннее замерзание почвы (в субальпийском поясе каждая лишняя неделя вегетации имеет большую ценность), которая при рано выпавшем снеге может уйти в зиму мягкой, что также важно и для зимовки, и для быстрого весеннего возрождения.

#### IV.2. СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ СТЛАНИКА

Несмотря на наличие трех монографий и многих статей, посвященных кедровому стланику или упоминающих его, о биологии и сезонном развитии растения известно немного. Одними из наиболее детальных являются исследования В. Н. Моложникова (1975) в Прибайкалье и О.Б. Михалевской (1956). Последние опубликованы, к сожалению, в очень неполном виде (Михалевская, 1960). В связи с уникаль-

ностью наблюдений и малой доступностью рукописного отчета сорокалетней давности, в настоящем разделе в дополнение к собственным материалам мною использована и показана, насколько возможно, лучшая его часть (естественно, с указанием авторства).

Сезонное развитие стланика кратко может быть охарактеризовано следующей схемой: сразу после схода снега начинается рост побегов, хвои и шишек урожая текущего года; к середине июля ростовые процессы заканчиваются. В конце июня – начале июля проходит пыление стланика, закладывается озимь – шишки урожая следующего года. В августе-сентябре созревают шишки урожая текущего года. Как правило, почти весь урожай "снимается" осенью кедровкой, щуром, медведем, соболем или, зимой, грызунами. Часть семян остается в подстилке. При наступлении морозов в октябре-ноябре, перед выпадением основной массы снега, стланик полегает, прижавшись к земле. Таким образом он зимует под снежным покровом и весной; расправившись при потеплении, начинает цикл сначала.

Такова краткая схема. Фенологические наблюдения, систематизация имеющегося материала в отношении стланика не только на Камчатке, но и в ареале в целом требуют отдельного исследования. Поэтому, не претендуя на полноту изложения, проследим несколько детальнее сезонное развитие стланика на Камчатке, которая, как было показано выше, представляет для него набор климатически различных, но в общем субальпийских условий, на примере двух районов полуострова – Центрального и Юго-Восточного. Относящиеся к разным климатическим провинциям, они довольно резко отличаются друг от друга по континентальности климата, особенно по количеству выпадающих осадков и их распределению в течение года (рис.14, 15, 58).

В обоих районах переход среднесуточных температур воздуха через отметку 0°C совершается примерно в одно и то же время – в начале-середине второй декады апреля. Переход среднесуточной температуры воздуха через отметку +5°C происходит в центральной части Камчатки в конце первой декады мая, на юго-востоке полуострова – в конце второй декады мая.

Для правильного понимания связи роста и развития стланика с температурами того или иного периода и года (это существенно при дендроклиматическом анализе) важно иметь в виду, что "...у почек сосны, в том числе и кедрового стланика, боковые меристемы дифференцируются в тот же год, в который формируется и материнская почка. Из них дифференцируются пазушные зачатки. Таким образом, в каждой почке сосны заключены две генерации. Первая представляет собой материнскую почку – зачаток будущего удлиненного побега с чешуеобразными листьями, в пазухах которых находится вторая генерация



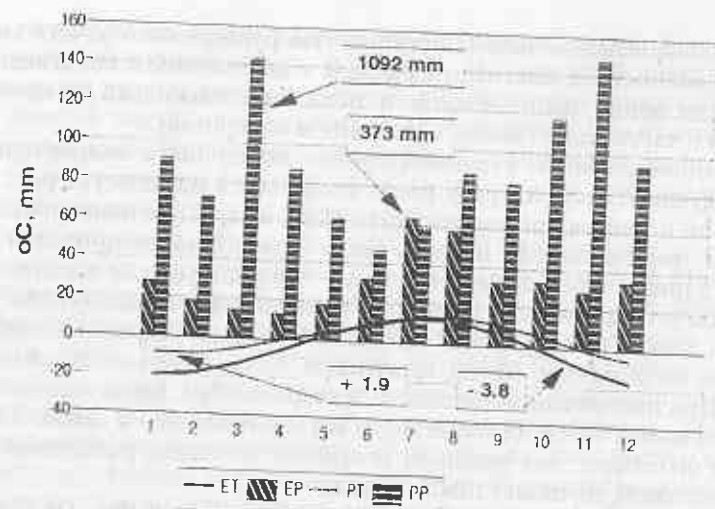


Рис. 58. Сравнение среднеемноголетних значений среднемесячных (ось X) температур воздуха (T) и среднемесячных сумм (ось Y) осадков (P) на тихоокеанском побережье Камчатки, в г. Петропавловске (PT и PP) и в горах центра полуострова, в с. Эссо (ET и EP). В рамках показаны средние значения за год. Данные ГМС.

почек – пазушные зачатки. Обе генерации весной одновременно развиваются в побеги (исключение составляют лишь пазушные зачатки, из которых образуются боковые почки) (Михалевская, 1960. С. 137).

Еще одна особенность развития стланика состоит в том, что «...зачатки настоящих боковых почек, а не укороченных побегов, у кедрового стланика формируются в пазухах верхних кроющих чешуй. По внешнему виду пазушные зачатки боковых почек в неразпустившейся верхушечной почке ничем не отличаются от пазушных зачатков укороченных побегов. Лишь при отгибании покровных чешуй под ними обнаруживаются не зачатки хвощиков, а довольно крупный конус роста, окруженный валиками – будущими зачатками чешуй. Зачатки боковых почек обычно закладывается гораздо больше, чем впоследствии из них развивается боковых побегов. Часть боковых почек остается недоразвитыми.» (Михалевская, 1956. С. 59-60).

Последняя черта характеризует одну из граней эволюционно-экологического структурного потенциала стланика. Наблюдения О. Б. Михалевской проводились в окрестностях г. Петропавловска-Камчатского в пределах высот 100-150 м над ур. моря. Естественно, что здесь, среди пояса каменистых лесов, стланик ветвится весьма умеренно. Как нам удалось обнаружить при анализе экологических особенностей семенования (см. разд. IV.2.1.), количество побе-

гов на скелетных ветвях-стволах резко увеличивается в горах, у верхнего предела распространения прямостоящих деревьев. Это происходит в тех корнях для стланика как вида субальпийских условиях, где потенциал экологической пластичности реализуется в полной мере, тогда как в широй, вторичной среде он остается скрытым.

#### IV.2.1. Рост побегов и хвои

В конце мая - начале июня в лесу окрестностей Петропавловска тает и исчезает последний снег, появляются первые знаки, чемерица, черемша, начинают распускаться листья кустарниковой бузинолистной рябины. Округло-продолговатые почки кедрового стланика, расположенные на концах побегов, начинают удлиняться, не распускаясь (рис. 59). Позже из их пазушных зачатков формируются шесть типов структур (Михалевская, 1956, 1960): чешуи, побеги с хвоей, верхушечные и боковые почки, женские и мужские шишки.

Почти одновременно – на восточном побережье в первую декаду июня, а в центральной части на неделю раньше – становится заметным рост побегов в длину (рис. 60). По наблюдениям О. Б. Михалевской, «...весеннее развитие почек началось с роста оси будущего побега, заложенного в почке. Почки начали удлиняться, кроющие чешуи с пазушными зачатками в них раздвинулись. Несколько позже начался рост самих пазушных зачатков. Они удлинились, но долго еще оставались скрытыми под кроющими чешуями, благодаря ему растущие молодые побеги вначале имели вид светло-зеленых стерженьков, выдвигавшихся над темнозелеными охвоенными частями побегов» (Михалевская, 1956. С. 62).

Вначале увеличение размеров побегов малозаметно, но с середины - второй половины июня с началом развития молодой хвои ростовые процессы заметно ускоряются. Побеги активно растут в течение 30-40 дней до начала июля, затем рост резко замедляется, побеги начинают одревесневать (происходит их "зеленение" – термин О. Б. Михалевской), но еще продолжают расти до середины августа (рис. 60). С начала этого месяца в конусе роста приостанавливаются формообразовательные процессы, закладывается зачаток верхушечной почки.

Хвоя стланика начинает расти (еще в чехликах) с середины июня, освобождаясь от чешуй в конце июня - начале июля (в центральной части полуострова это может происходить на 10-15-20 дней раньше). Интенсивный рост продолжается до середины августа (рис. 60). С таким же двухнедельным запозданием по сравнению со временем старта роста побегов начинает развиваться хвоя европейского альпийского варианта – соснового стланика *P. tuugo* (Юревич, 1968).

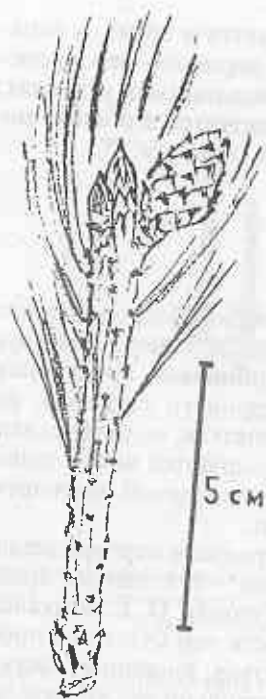
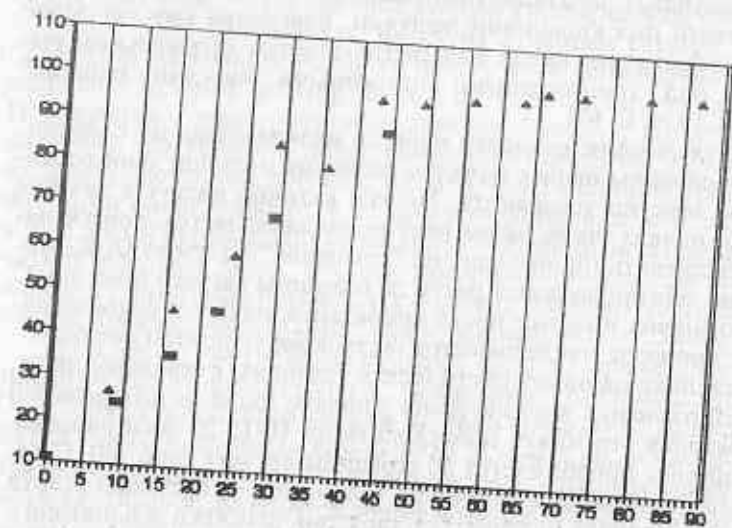


Рис. 59. Побег кедрового стланика с начинающейся удлиняться переспевшей почкой и шишкой второго года развития (окрестности г. Петропавловска, 5 июня)

Рис. 60. Сезонный рост побегов кедрового стланика в длину в 20 км от тихоокеанского побережья (район г. Петропавловска), усредненные данные разных лет. По оси X — число дней с начала распускания почек, по оси Y — средняя длина побега, мм. Случайные выборки по 30-40 измерений в одном и том же экотипе



#### IV.2.2. Рост озики и шишек второго года развития

В начале июня одновременно с ростом побегов, шишек урожая текущего года готовится урожай следующего. В это время, по наблюдениям О. Б. Михалевской (1956), начинается рост пазушных зачатков с мужскими шишками (микроспорофилловыми колосками), которые к концу месяца (по нашим данным к началу второй декады) полностью освобождаются от покровных чешуй. Закладка зачатков женских шишек, визуально не заметных в почках до их распускания, происходит в пазушных зачатках боковых почек с середины июня или сго второй декады, либо, предположительно, их детерминация имеет место раньше — предшествующей осенью или зимой (Михалевская, 1960). К концу месяца женские шишки формируются полностью, но еще остаются под покровными чешуями. В начале июля, перед пылением, они освобождаются от чешуй и приобретают темно-красную окраску.

Пыление стланика начинается в центре полуострова в третьей декаде июня, на побережье — в первую неделю июля, длится 10-15 дней с пиком в первой трети периода. Бутонизация, расхождение и смыкание чешуй, изменение окраски озики заканчивается к началу августа. Те же сроки отмечены севернее, в Магаданской области (Тихменев, 1986). По данным этого автора, жизнеспособность свежесобранной пыльцы высока — 90,4%, прорастает пыльца с семидневной задержкой по сравнению с пыльцой березы Миддендорфа и ольхового стланика, но вдвое-втрое менее жизнеспособна.

Упомянутый выше непрерывный процесс семеношения, характерный для стланика, по О. Б. Михалевской (1960) состоит в том, что во время всех описанных выше процессов, при параллельном созревании шишек текущего года в конусе роста побега происходит подготовка структур следующего года. С середины июня по середину июля вокруг конуса роста закладываются первичные бугорки, из которых затем до середины августа формируются зачатки будущей хвои, микроспорофилловых колосков, боковых почек. С конца августа до начала ноября, т. е., до сильных морозов, эти структуры растут. Растут они и весной (тогда, возможно, формируются зачатки женских шишек) перед началом летнего развития, описанного выше. Анатомический анализ показал, что зачатки мужских шишечек и брахибластов гомологичны, как гомологичны зачатки боковых почек и макроспорофилловых колосков.

Шишки урожая текущего года (второго года развития) начинают рост одновременно с новыми побегами в начале июня (рис. 61). Как и побеги, они растут около 30-40 дней. В большей мере увеличивается и варьирует длина шишек, диаметр достигает почти неизменного состояния на декаду раньше. Как правило, они достигают спелости в середине — конце августа (на восточном побережье в середине сентября).

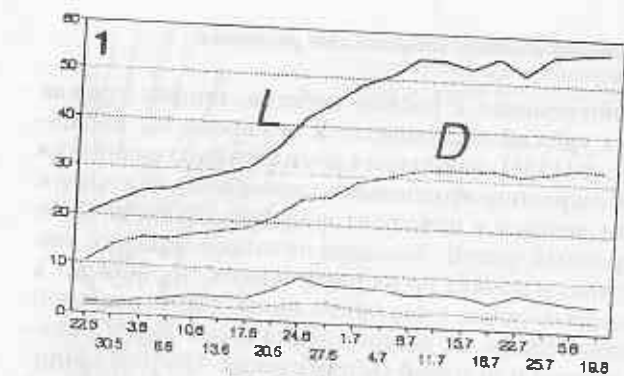
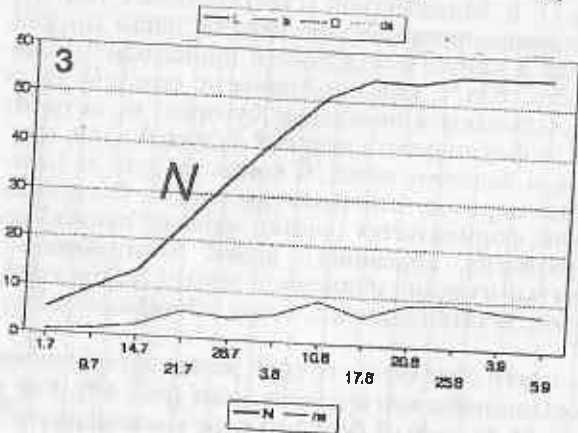
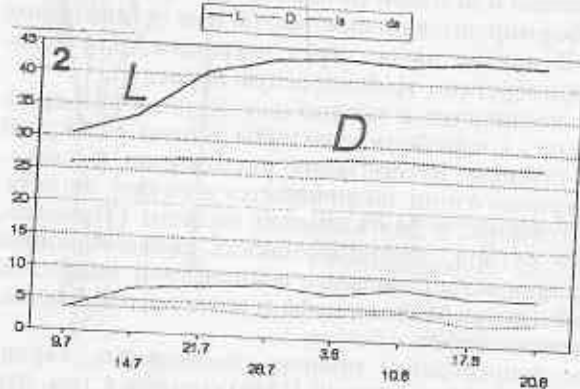


Рис. 61. Сезонный рост ишиек в длину (L, мм) и в толщину (D, мм), хвой в длину (N, мм) и 20 см от тихоокеанского побережья (район г. Петропавловска) в 1986 г. (1) и в 1991 г. (2, 3). В нижней части каждого графика показаны средне-вариациские отклонения. По оси X — даты измерений. Разные экотопы в одном районе, но везде вторичный каменистоберезняк с куртинами стланика по микроповышениям, высоты 90-120 м над ур. моря



В целом, имея в виду развитие вегетативных и генеративных органов, можно отметить заметное опережение как времени начала, так и времени окончания прохождения практически всех стадий в центральной, субконтинентальной по климату части Камчатки по сравнению с таковыми в сопоставимых экотопах, расположенных на обращенных к морю макросклонах гор на юго-востоке и особенно на побережье. В условиях воздействия морской влаги весеннее потепление здесь наступает позже, однако осенью резкие перепады температур сглаживаются и вегетационный период несколько растягивается, похолодание наступает позже. Сезонные процессы развития растений с этим тесно коррелируют. Указанная разница, варьируя по этапам, составляет в среднем 10-15, максимум 20-25 дней. Аналогичным является воздействие на сроки прохождения фенофаз стланика водных масс Байкала (Моложников, 1975), моделирующих, как говорилось выше, эффект близости моря.

Кроме топографически обусловленного мезоклимата (близость к океану) сезонное развитие зависит от положения экотопа над уровнем моря, от микроклимата экотопа и от конкретных погодных условий сезона. Например, под пологом леса задержка в распускании почек стланика может составить 7-10 дней по сравнению со стлаником, растущим в широкой долине "сухой реки".

В отдельные годы семеношение может растянуться и высоко в горах (на высоте 1000-1200 м над ур. моря) даже не завершиться к концу октября. Семена остаются в состоянии молочной спелости. Возможно, они дозревают поздней осенью и зимой. Как писал Б. А. Тихомиров (1973), эта особенность отнесена еще А. Ф. Миддендорфом "к числу важнейших жизненных процессов глубокого севера". Несозревание семян характерно и для растений травяного яруса, для лиственницы Восточной Сибири и Камчатки (Елагин, 1964). Названный автор отмечает, что риск недозревания обуславливает эволюционно закрепленную более частую повторяемость семеношения у растений высокогорной по сравнению с растущими ниже. У стланика же эта черта закреплена генетически постоянно независимо от места его произрастания. Очевидно, также можно согласиться с мнением о том, что различия в экотопических условиях наиболее заметно влияют на сроки окончания ростовых процессов, а не на сроки их начала (Кищенко, 1978).

Вместе с тем нельзя не признать, что изменчивость, мозаичность погоды в различных частях полуострова сама по себе до некоторой степени сглаживает несоответствие сроков развития, и стланик достаточно успешно продуцирует вегетативную и генеративную массу во всех доступных ему условиях произрастания, о чем свидетельствует сам факт его повсеместного существования.

В начале главы я упоминаю о том, что, очевидно, генетический потенциал стланика весьма велик, и процесс адаптации сводится к перебору имеющихся вариантов. Экологическая универсальность растения проявляется и в морфологии, и в сезонном развитии. Единобразие сроков прохождения фаз в столь разных микро- и макроклиматических условиях, как это только что описано, характерно для большей части ареала (Моложников, 1975).

Остается невыясненным, что же действительно определяет длительность ростовых процессов, ведь наличие корреляции между их скоростью и температурой окружающего растения воздуха очевидна, подтверждена на примере изучения многих видов деревьев и ни о чем не говорит, кроме характеристики экотопа.

На Камчатке стланик начинает развиваться при более низких среднесуточных температурах воздуха, чем лиственница, это же характерно для сибирского кедра (Руденко, 1979). Однако он прекращает рост в июле, используя для него от трети до половины теплого летнего времени. То же было отмечено и в Магаданской области (Расевских, 1979). Вывод о том, что дерево перестает расти, когда еще тепло, сделан в отношении сосны обыкновенной в Карелии (Кищенко, 1978) и в Архангельской области (Худяков, Евдокимов, 1989), о формировании 70% прироста сибирского кедра в июле – в Северном Приобье (Агафонов, 1989).

Возможно, развитие растения связано с фотопериодической принадлежностью к той или иной широтной зоне или высотному поясу, о чем писал И. Г. Серебряков (1966). Исходя из этого предположения, можно объяснить тот факт, что при сравнении сезонного развития стланика в Магаданской области и на Камчатке (на полуострове в пределах высот до 1000 м над ур. моря, в широтах 52-54° с. ш.) с таковым в высокогорьях Центральной Японии (высота 2600 м) в пределах того же субальпийского пояса, но в широтах 35-37° с. ш. (Кажimoto, 1993) оказалось, что в последнем случае стланик имел двукратно большую продолжительность интенсивного роста побегов (60-75 дней, с конца мая по вторую половину августа) и хвои (40-60 дней, с середины июня по вторую половину августа).

Это в свою очередь может быть одним из объяснений исключительно высокой продуктивности вегетативной массы растения в горах о-ва Хонсю, отмеченной в предыдущем разделе (см. разд. IV.1.1.2).

#### IV.2.3. О зимовке стланика

Писать что-либо принципиально новое о зимовке кедрового стланика можно только после проведения комплексных анатомо-

физиологических исследований растения, сопровождаемых детальной характеристикой микроклиматической обстановки в подснежном слое. Эти работы до сих пор не выполнены ни в России, ни за рубежом.

Многим (во всяком случае, отечественным) исследователям, имеющим дело со стлаником, знаком механизм его активного предзимнего полегания (не под тяжестью снега, а перед его выпадением при понижении температур воздуха и почвы), впервые описанный Л. Н. Тюлиной в 1936 г. (Моложников, 1975), однако мне не удалось найти в литературе иного столь же обстоятельного объяснения этого явления, нежели данное Г. Э. Гроссетом (1959) и несколько детализированное В. Н. Моложниковым (1975), который приводит сводку мнений о его причинах. После подтверждающих экспериментов, выполненных В. Н. Моложниковым, никто не изучал этот феномен, хотя, как отмечает Г. Э. Гроссет, предзимнее полегание свойственно и другим представителям субальпийской растительности – *Betula middendorffii*, *B. exilis*, в малой степени – *Juniperus sibirica*.

Здесь имеет смысл заметить, что, как выяснилось из работ (Okitsu, Ito, 1984a) и личных бесед, некоторые японские исследователи считают существование предзимнего полегания стланика недоказанным и не знают российских публикаций на эту тему.

В настоящем разделе я ограничусь изложением некоторых сообщений по поводу роли снега в жизни стланика и результатов ряда фрагментарных наблюдений за его зимовкой на Камчатке.

На Камчатке кедровый стланик ложится под снег не всегда целиком, что, видимо, как-то связано с температурой и влажностью зимнего воздуха, с какими-то неизвестными пока пороговыми значениями, с их сезонным и суточным балансом. Возможно, влажность воздуха влияет на содержание влаги в клетках, для которых ее избыток грозит разрушением при замерзании, поэтому во влажном климате при прочих равных условиях растение скорее спрячется под снег. Во всяком случае, наблюдаемая картина далеко не однозначна. Приведу некоторые примеры.

В предгорьях приморских районов восточного побережья, где зимние морозы редко превышают -15° С и обильны позднелисьные и ранневесенние пурги, значительная часть ветвей стланика (до 30%) зачастую видна (вытаивает) из-под снега уже в феврале, хотя даже в мае снежный покров составляет метры. То же наблюдалось и в Прибайкалье (В. Н. Моложников, личное сообщение). По данным Л. И. Рассохинной (личное сообщение), на восточном побережье Камчатки (район Кроноцкого полуострова) в конце мая при трехметровом слое снега вокруг лишь стланик был лишен его покрова.

В приморских горах восточного побережья на высоте 1000-1200 м над ур. моря стланик распахивается перед выпадением снега уже в

конце октября, когда температура воздуха днем часто остается положительной.

В приморских предгорьях западного побережья на высоте 600-700 м над ур. моря на южных склонах стланик освобождается от снега под действием инсоляции иногда уже в начале марта, однако остается в распластанном состоянии.

На приморских равнинах и на террасах широких долин рек западного побережья стланик полуметра-двухметровой высоты остается под снегом в согнутом виде до середины - конца апреля, часто дольше.

На равнинах Центральной Камчатки стланик, растущий в подлеске лиственничников, почти всю вторую половину зимы остается в распрямленном состоянии в тех районах, где снежный покров обычно не превышает нескольких сантиметров, и в таком виде перезимовывает без видимого ущерба, хотя отрицательные температуры в этот период даже днем достигают нескольких десятков градусов.

В горных районах с континентальным климатом (при жесткой зиме) деревья стланика, имеющие летом двух-трехметровую высоту, вытягиваются вдоль склонов или распластываются по днищам долин до конца апреля - начала мая.

Сопоставление даже этого ограниченного числа примеров, показывает, что механизм активного полегания ветвей, объясняемый как результат неодинакового сокращения креновой и тяговой древесины сверху и снизу лежащего ствола при замерзании (Гроссет, 1959) или вследствие неодинакового водообеспечения тканей (Моложников, 1975), требует тщательного доизучения, о чем говорит и последний автор. Нас же — и вновь я присоединяюсь к мнению В. Н. Моложникова — он в данном случае интересует лишь как приспособление для выживания.

В чем состоит целесообразность наличия механизма активного полегания?

Раскопки зимующего стланика на речной террасе в устье р. Опада недалеко от западного побережья в конце февраля показали (рис. 62), что толща снега мощностью 120 см (ровная поверхность, плотность 0,04 г/см<sup>3</sup>, держит все снегохода) состояла из: верхнего слоя (15-40 см) с тонкой коркой, в котором на глубине 5-10 см стали видны средние части побегов с хвоей; из слоя ветвей средних диаметров и обширного, мощностью до 40-50 см, пустого пространства; из слоя толстых частей стволов, лежащих на поверхности почти беспесчаной почвы с зашдеветшей, но мнущейся руками подстилкой.

Измерения в день раскопок температура воздуха составила в 9 часов утра -24°C, в 12 часов -13°C. Температура снега на глубине 30 см, чуть выше полого слоя, была -15°C. Серия дополнительных измерений в те же дни показала, что температура снега на глубине

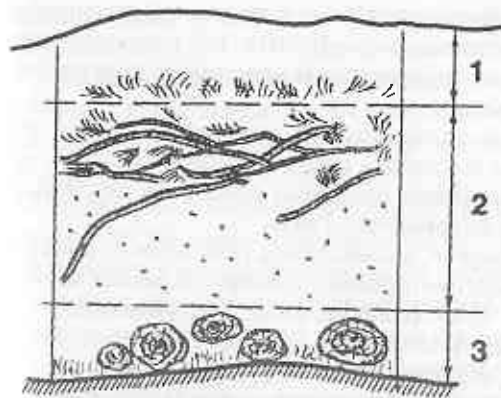


Рис. 62. Раскопанный профиль зимующего стланика (западное побережье Камчатки, конец февраля). Стратификация: 1 — верхний слой снега с иногда вышележащими побегами (15-25 см), 2 — основная часть полегших кроен и пустое пространство под ними (60-80 см), 3 — стелющиеся по поверхности земли толстые стволы, окруженные зашдеветшей подстилкой (до 20 см).

20-30 см колеблется в основном в пределах -8...-15°C, при значительных, до -27°C, понижениях температуры воздуха. При этом температура верхнего слоя почвы под снегом составила лишь -3...-4°C.

Есть несколько закономерностей расположения стланика под снежным покровом. Практически всегда, и особенно это заметно на выдуваемых склонах и плато, растение стлается так, чтобы под снегом в первую очередь оказались будущие точки роста и семенения. Нижние, толстые части скелетных стволов-ветвей столетнего и большего возраста утрачивают гибкость и подвержены коррозии, снег иногда выдувается и из части кроны, оголяя неопавшие шишки минувшего урожая, которые поедаются животными (и это тоже входит в общий энергетический баланс экосистем), но средние части стволов-ветвей изгибаются дугообразно таким образом, что большая часть побегов с зимующими почками остается закрытой снегом.

Зимуя таким образом, стланик гарантированно сохраняет теплые части от вымерзания, от каких-либо физиологических изменений: сквозь снежный покров на глубину 5 см проходит 8% поступившей на поверхность радиации, а на глубину 40 см — лишь 0,5% (Калитин, 1938).

Если сопоставить эти наблюдения с приведенным в предыдущем разделе описанием механизма предохранения стлаником почвы от лишнего прогрева и испарения, то становится ясно, что растение обеспечивает себе не только безопасную зимовку, но и, будучи частично омброфитом, частично гидрофитом, по классификации И. Н. Бейдеман (1953), максимально длительное снабжение влагой весной и летом.

Правда, Б. А. Тихомиров и С. А. Пивник (1961) считают, что и под снегом происходит отмирание части ветвей стланика из-за резких перепадов суточных температур и чередования обезвоживания и насыщения клеток тканей водой.

Нельзя не отметить огромную значимость полого пространства, фактически особого пространственного горизонта, где в зимних условиях обитают все позвоночные - первичные и вторичные консументы кедровостланиковых экосистем.

Стланик теснейшим образом зависит от наличия снежного покрова, под которым проводит половину года: западные границы его ареала почти совпадают с границами изолинии мощности последнего 40 см и более (Лукичева, 1964; Щербакова, 1964).

Ветреное холодное бесснежье, вызывающее гибельное иссушение тканей, ограничивает продвижение прямостоящих деревьев в горы (Крючков, 1960; Колесников, 1969; Шиятов, 1969; Моложников, 1971, 1975; Numata et al., 1972; Шлотгауз, 1985; Holtmeier, 1980; Tranquillini, 1980; Frey, 1983; Куваев, 1985; и др.), тогда как способность стланика зимовать под снежным покровом определяет формирование границы степного леса выше области распространения леса прямостоящего.

Впрочем, как было показано на примере почти сорока горных вершин о-ва Хоккайдо, верхние пределы прямостоящего леса тесно коррелируют с высотами гор независимо от абсолютных значений собственных высот располагаясь ниже их в пределах полосы шириной 200-500 м (Okitsu, 1984; Okitsu, Ito, 1984b). Это справедливо и для других регионов, следовательно, зимнее иссушение играет лишь роль фактора, модифицирующего структуру экотона "лес-безлесье", но не определяет гипсометрического положения последнего в целом.

В свою очередь сам стланик на верхнем пределе проитрастания, задерживая снег согнутыми кронами, препятствует его выдуванию и накапливая влагу, способствует не только собственному развитию, но и развитию других растений субальпийского пояса. Увеличение запаса снега на 34% по сравнению с открытым местом отмечено и у соснового стланика Р. туго в Альпах (Raev, Ruseva, 1984).

Тяжесть и движение снежной массы определяет форму крон деревьев субальпийского пояса (см. разд. IV.1.1.1.), что типично для альпийского пояса большинства горных районов бореальной зоны (Schonenberger, 1981).

Существуют, однако, некоторые ограничения распространению и расселению стланика, связанные со снегом. Выше я говорил о снежной корразии, формирующей шпалерные пояса стланика на острых гребнях водоразделов и расплывающейся его по плато.

Кроме того, стланик не растет в местах долгого и частого скопления снега (например, узкие долины высоко в горах), предпочитая места его сравнительно быстрого схода весной. Одно из двух главных условий благополучия стланика - аэрация корневой системы - должно

быть обеспечено всегда, и любой застой влаги для этого растения губителен.

Стланик довольно чувствителен к экспозиции склона, т. е. к его прогреву. На Камчатке, в южной половине полуострова, стланик, как уже упоминалось, часто более обилен на северных и восточных склонах, чем на южных и западных (хотя эта закономерность выдерживается далеко не всегда). Это, очевидно, связано с резкими перепадами температур на южных склонах весной (возможно повреждение пробуждающихся органов), с большей частотой лавин, ливней и селей на них, с большим прогревом и иссушением их летом. Интересно, что по некоторым наблюдениям в южной и средней частях Магаданской области стланик в тех условиях предпочитает склоны южной экспозиции, хотя на них поверхностный сток также в среднем выше, чем на северных (Котляров, 1979). Видимо, решающим фактором в определении экотопических приоритетов здесь оказывается количество приходящего солнечного тепла.

#### IV.3. СЕМЕНОШЕНИЕ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА НА КАМЧАТКЕ

Известно, что все сведения, относящиеся к семенному или вегетативному размножению любого вида растения, имеют особую диагностическую ценность для определения степени благополучия его существования. В суровых условиях косящей среды при непредсказуемости ее динамики механизмы воспроизводства растения, использующего каждый благоприятный шанс, должны иметь повышенную гарантию эффективности. Сказанное в полной мере относится к кедровому стланику.

В этом разделе будут показаны некоторые адаптивные особенности семеношения стланика на Камчатке в сравнении с данными из других частей ареала, приведены параметрические характеристики генеративных органов, их географическая и экотопическая изменчивость и др.

Материал собран автором и коллегами более чем в сорока местобитаниях стланика в диапазоне высот 5-1200 м над ур. моря в основном в центральной и восточной частях Камчатки (рис. 63, табл. 9). Он не может претендовать на абсолютную точность цифровых данных, однако принципиальные выводы справедливы для формации стланика на большей части полуострова. Представляемые результаты, являются лишь малой частью тех, что должны быть получены для полного понимания особенностей воспроизводства вида.

Краткое описание пунктов сбора материала по семеношению еланика (к рис. 63, 64)

Индекс группы экотопов и диапазон высот, м над ур. моря	Пункты сбора материала (рис. 63), перечень экотопов	Краткое описание экотопа
А (650-1200)	Восточный макросклон Среднего хребта. Бассейн притока р. Быстрая (Эссо): 1 - 650 м, 2 - 800 м, 3 - 800 м, 4 - 1030 м, 5 - 1200 м. Потухший стратовулкан Корал в долине р. Быстрая (Эссо) - 6 (400 м). Верхняя часть бассейна р. Юртинная (приток р. Камчатка) - 7 (1200 м). Верхняя часть р. Луговое - притока р. Быстрая (Большая) - 8 (700 м)	1-5 - полигон полевой базы "Болит"; 1 и 2 - склон и приподраздельная часть еланикового пояса и отдельных лиственниц (восточная экспозиция); 3 - еланик в разреженном каменистом берегу (западная экспозиция, противоположен 2); 4 - плоский водораздел (небольшой наклон к северу), защищенный гребнем с юга; 5 - верхняя часть относительно сомкнутого еланикового пояса (склон западной экспозиции, противоположен 4); 6 - эродированный склон с фрагментами еланикового пояса, среди лиственничников и каменистых берегов; 7 - почти верхний предел еланикового пояса в тундре; 8 - нижняя часть еланикового пояса (1-8 - районы континентального климата)
В (400-1000)	Северная часть Восточного хребта, приподраздельная часть: 9 - долина р. Поворотная (700 м), 10 - долина р. Озерная (450 м), 11 - голые лавовые потоки западного подножия вулкана Тодбачик (800 м), 12 - тундра западного подножия вулкана Пламенная (Дальняя, 1000 м), 13 - Кроноцкое озеро, истоки р. Кроноцкая (400 м), 14 - Кальдера вул. Узон (500 м)	9 - горный пояс елаников, холодный и влажный субконтинентальный климат; 10 - типичный тундролесной экотоп восточной Камчатки, заметно влияние океана; 11 - лавовые потоки, покрытые голым слоем разновозрастного пепла, защищенные от морских ветров склоном и водоразделом; 12 - верхний предел распространения еланиковой растительности в тундре, на фоне активного вулканизма, защита от морских ветров аналогична 11; 13 - берег огромного горного озера, открытый морским ветрам; 14 - высокогорная и широкорастительность в широтном скоплении горячих источников, открытым морскому воздействию с востока
С (150-1000)	15 - седловина между Корякским и Авачинским вулканами (1000 м), 16 - берег Спичкиного озера (150 м), 17 - западное подножие Корякского вулкана (400 м)	15 - верхняя часть фрагмента еланикового пояса в районе активного вулканизма на склоне южной экспозиции, находящемся под влиянием морских ветров и защищенным вулканом с севера; 16 - группы еланика по микроповышениям среди вторичного каменистого берега в 20 км от берега океана; 17 - чашеобразная межгорная котловина, окруженная ледниковыми вхождением и экранированная вулканом с северо-востока

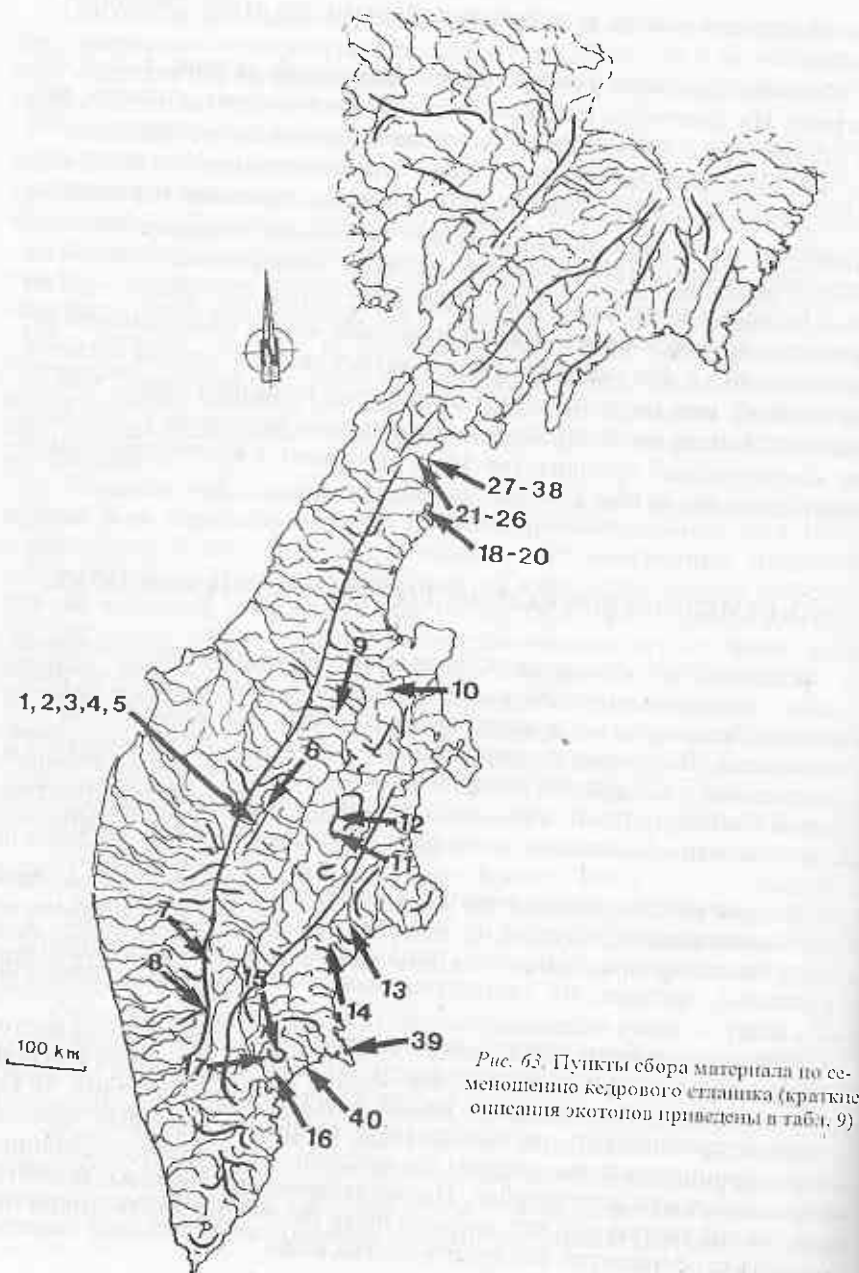


Рис. 63. Пункты сбора материала по семеношению кедрового еланика (краткие описания экотопов приведены в табл. 9)

Индикатор группы экотопов и диапазон высот, м над ур. моря	Пункты сбора материала (рис. 63), перечень экотопов	Краткое описание экотопа
D (25-50)	18-20 – залив Оссеора на Тихоокеанском побережье	Дюны и выходы на северо-восточного побережья полуострова и речных долин, открытых для тихоокеанских холодных и сырых ветров
E (200-500)	21-26 – нижняя часть бассейна р. Кивча	Широкая долина реки, северные склоны, долины притоков. Несколько меньше воздействие океанических воздушных масс, чем в экотопах серии D
F (< 10)	27-38 – дельта р. Кивча	Экотопы почти те же, что в серии D, но максимально приближенные к воде
G (5-20)	39 – бухта Моржовая, 40 – прибрежные дюны у Натальевской тундры	39 – прибрежные дюны и скалы, полностью открытые океаническому влиянию; 40 – дюнный пояс на юго-восточном побережье полуострова

На Камчатке стланик начинает плодоносить с 25-30-40 лет в зависимости от благоприятности условий развития и, постоянно наращивая новые ткани и органы, не снижает продуктивность в течение столетий. Он продуцирует семена по всему высотному ряду своего распространения от приморских дюн почти до верхнего предела древесной растительности (определенно – до высоты 1200 м над ур. моря) практически во всех местообитаниях при соблюдении главного условия – отсутствия над собой затеняющего потолка прямоствольной растительности сомкнутостью 0,5 и выше.

Одной из специфических черт стланика является фактическая непрерывность (но не равномерность) семеношения, хотя многие авторы не очень твердо говорят о двухлетнем цикле. Разумеется, при широкомасштабных и длительных режимных наблюдениях какая-то цикличность будет найдена, поскольку это связано с динамикой солнечной активности, но говорить о выраженной периодичности семеношения стланика так, как мы говорим о таковой лиственницы, не приходится (во всяком случае, на Камчатке).

Как показано в разделе, посвященном сезонному развитию стланика, урожай готовится растением постоянно в течение трех лет: созревание зачатков, завязывание и развитие озимы, созревание шишек второго года. Непрерывность семеношения в территориальных рамках группы соседствующих биогеоценозов является обязательной, поскольку семена ("орехи") стланика как исключительно питательный корм включены в пищевые цепи множества консументов на огромных пространствах тундролесья и лесотундры.

Вместе с тем очевидно, что семенная продуктивность не может быть одинаково высокой повсеместно и из года в год. Каков же выход? Было замечено, что основным принципом семеношения стланика является его, как это было названо, "микростациональная мозаичность" (Хоментовский, Хоментовская, 1990). Она выражается в том, что даже на ограниченной площади (размер фации) на деревьях, расположенных рядом и, возможно, незначительно различающихся условиями увлажнения, режимом минерального питания, освещенностью, семена продуцируются попеременно (или одновременно, но в разных количествах) в тех или иных непостоянных "порциях" в зависимости от того, каким стациональным ячейкам более соответствуют конкретные погодные условия текущего сезона или соответствовали условия сезона прошедшего.

#### IV.3.1. Особенности методики учета

Необходимо кратко остановиться на методических особенностях учетных работ на стланиках. Как было сказано в начале главы, вследствие чрезвычайно сложного переплетения не только корневых систем стланика, но и расположенных в подстилке стволов определение значения какого-либо параметра в пересчете на одно дерево в стланиковом поясе лишено смысла за исключением тех случаев, когда мы имеем дело с отдельно растущим деревом или разреженной куртиной. В обычных условиях исследователь не способен установить даже число деревьев стланика на пробной площади в 0,06 га (25 м на 25 м) в течение целого светового дня, не уничтожив при этом насаждения.

Поэтому единственным приемлемым в практике и дающим сопоставимый материал является способ учета того или иного показателя на пробе известного размера с последующим пересчитыванием на единицу площади покрытой стлаником поверхности. В Приложении 2 приведены использовавшиеся нами формы учета.

Естественно, что при первичном перечете в поле фигурирует условно-сплошное покрытие поверхности стлаником (внутри куртины, пояса), в дальнейшем корректируемое коэффициентом истинного покрытия. При этом подходе дальнейшие методические приемы могут быть стандартизованы в соответствии с обычной практикой площадных измерений.

В поле в зависимости от поставленной задачи оценка семеношения проводилась различными способами, однако чаще всего на каждой из пробных площадок учитывались следующие показатели: 1) число скелетных ветвей (стволов-ветвей), 2) число плодоносящих побегов на каждой скелетной ветви, 3) число шишек урожая текущего года



и 4) число заложившихся шишек (отими) урожая будущего года на каждом плодоносящем побеге каждой скелетной ветви. У собранных шишек до их высыхания измерялись длины и диаметры. Затем шишки высушивались, и в лаборатории измерялись 15-17 параметров, из которых здесь упомянуты следующие: 1) масса шишки, 2) масса 1000 семян, 3) масса 1000 ядер (воздушно-сухие массы семян и ядер измерялись по выборкам из 50 штук), 4) общее число семенных чешуй, 5) в общем числе чешуй число не содержащих под собой семян, 6) число семян в шишке.

*VI.3.2. Параметры семеношения и их изменчивость.*

Средние значения параметров семенной продукции для Центральной и Восточной Камчатки показаны в табл. 10 и на рис. 64, иллюстрация изменчивости размеров шишек — на рис. 65. В целом для всех рассмотренных районов и экотопов параметры шишек и семян, процент выхода семян стланика соответствуют известной норме вида и имеющимся характеристикам из разных географических популяций (Каптер, 1954; Пивиж, 1957; Моложников, 1968; Ефремова, Ивлиев, 1972; Руц, 1974; Бобринев, Рышков, 1984; Рышков, Скворцов, 1984; и др.).

Таблица 10

Некоторые параметры семеношения кедрового стланика на Камчатке

Длина зрелой шишки, мм	Диам. зрелой шишки, мм	Масса полной шишки, г	Число семенных чешуй в шишке	Число семян в шишке, шт	Доля массы семян в массе шишки, %	Масса 1000 шт. семян, г
43 +/- 8 (25 - 62)	27 +/- 2 (18 - 37)	7 +/- 1 (4 - 10)	39 +/- 5 (26 - 52)	45 +/- 5 (26 - 68)	45 +/- 3 (32 - 55)	84 +/- 8 (52 - 116)

Рассмотрим некоторые закономерности и особенности изменчивости размеров, масс, количества семенной продукции, основываясь на прежних и ставших известными недавно данных (Ефремова, Ивлиев, 1972; Хоментовский, Хоментовская, 1990; Khomentovskiy, Efremova 1991; Khomentovskiy, 1994).

Зададимся вопросами: а) как применительно к Камчатке изменяются параметры шишек и семян в экотопах, находящихся на разной высоте над уровнем моря; б) насколько существенно влияет на семеношение удаленность экотопа от побережий; в) какова роль ландшафтных особенностей в создании лучших или худших условий для семеношения стланика; г) какова роль насекомых-конофагов: являются ли они регуляторами воспроизводства или безвредными консументами.

На полуострове в целом на близких широтах (например, между 53° и 56° с. ш.) и на одних и тех же высотах над уровнем моря существует некоторая общность показателей семеношения стланика в пределах макроструктуры — "континентального" (климатически) блока экотопов кедрового стланика в Центрально-Камчатской депрессии и на обращенных в нее макросклонах хребтов; в то же время на побережье вследствие существования приморской климатической и растительной поясности такого не наблюдается.

В "континентальном" блоке экотопов может быть выделен пояс наибольшей вероятности достижения стлаником высокой семенной продуктивности (в общем совпадающий с поясом высокой продуктивности вегетативной массы) на высоте приблизительно от 600 до 800 м над ур. моря. Здесь максимальны масса шишки, масса и размеры семян, доля (процент) массы ядра в семени, наиболее стабильны урожай, наиболее насыщена мозаика очагов семеношения. То же было отмечено и в Прибайкалье (В. Н. Моложников, личное сообщение).

Одним из показателей репродукционного потенциала является число шишек на одном плодоносящем побеге — величина, легко определяемая в полевых условиях. Одновременный учет шишек в разных высотных поясах показал, что зона наиболее стабильных урожаев (40-60% побегов, потенциально способных к ежегодному семеношению) также ограничена преимущественно средней частью высотного профиля (600-800 м над ур. моря). Семеношение на равнинных (предгорных) участках и на верхнем пределе скорее спорадическое, чем регулярное, и резко колеблется от минимального до максимального.

Областью минимальных показателей в этих условиях выступает верхний предел семеношения — около 1200 м над ур. моря.

Между ними, в диапазоне 50-1200 м над ур. моря, размеры (длина и диаметр) зрелой шишки уменьшаются при движении вверх вдвое, если сравнивать параметры семеношения стлаников на верхней и нижней границах распространения. При этом размеры шишки уменьшаются заметнее, чем ее масса: соответствующие коэффициенты корреляции с высотой положения экотопа составляют: 0,73; - 0,79; - 0,41.

По мере подъема в горы столь же явно ( $r = 0,79$ ) растет число семян, но в основном за счет неоплодотворенных. Выход семян (доля их массы от массы шишки) на всех высотах почти неизменен ( $r = - 0,11$ ).

Естественно предположить, что в семеношении стланика в соответствии с приморской климатической поясностью, неблагоприятным для растений избытком холодной влаги в морском воздухе на побережье будет иметь место своеобразная аналогия северной зональности или высотной поясности, характерная для структуры растительного покрова и иных ценологических параметров.

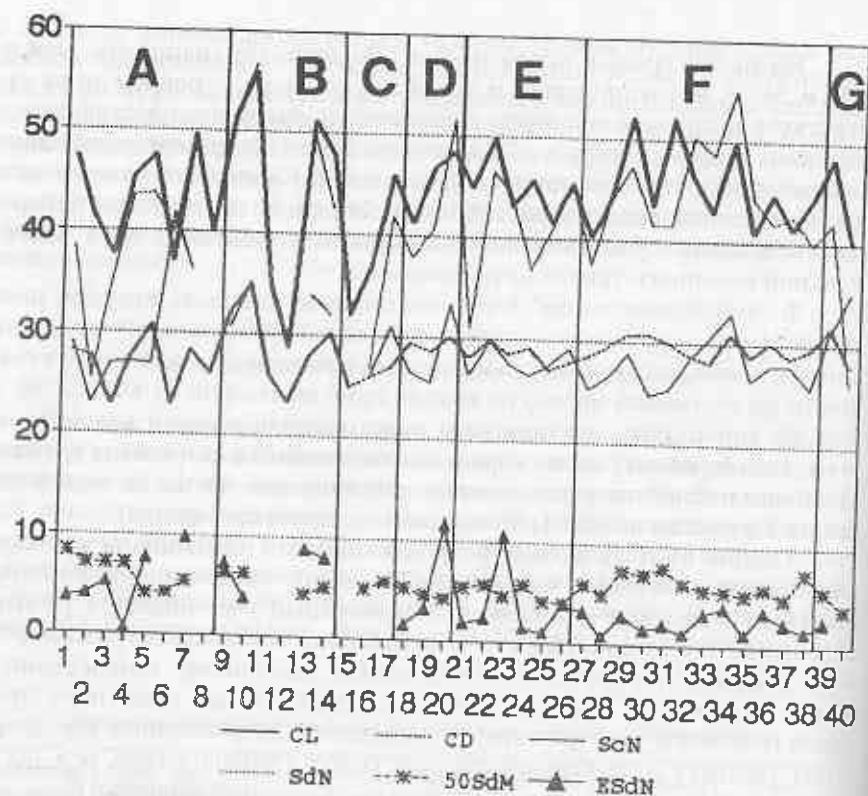


Рис. 64. Общая картина изменчивости параметров семеношения еланика по полуострову (перечень и описание экотопов (см. X) приведены на рис. 63 и в табл. 9). Обозначения: CL — длина и CD — диаметр шишки, мм; ScN — число семенных чешуи в шишке; SdN — общее число семян в шишке; 50SdM — масса 50 шт. семян; ESdN — число пустых семян в шишке.

Однако в отношении кедрового еланика, происходящего из субальпийских и субарктических условий и по этой причине обладающего высокой устойчивостью аппарата воспроизводства, это справедливо лишь в частном случае — на узкой полосе ближайших к морю насаждений. В результате наблюдений на дюнах юго-восточного (тихоокеанского) побережья (рис. 23) оказалось, что число шишек на плодоносящем побеге очень изменчиво, колебания от года к году могут достигать 6-10-кратной величины. Различия в интенсивности семеношения на опушках разной экспозиции у дюнных елаников сглажены влиянием близости водных масс. Деревья ближайшей к морю дюны плодоносят незначительно, шишки на них часто недоразвиты. Это близко к тому, что мы наблюдаем на верхнем пределе семе-

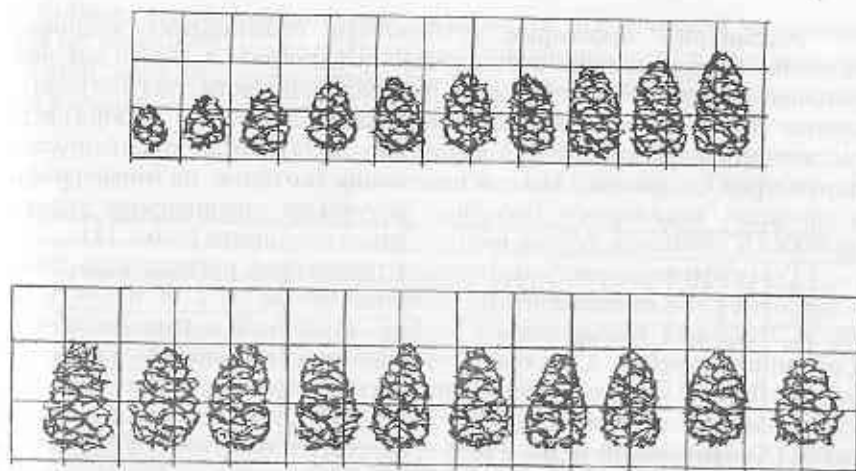


Рис. 65. Пример изменчивости размеров шишек кедрового еланика (в т. ч. и из-за повреждения насекомыми) в разных по благоприятности условий экотопах одного и того же горного района Центральной Камчатки. Рисунки по фотографии, размер клетки 30 x 30 мм.

ношения, в горах. Резко возрастает продуктивность еланика на дюнах второго-третьего валов. В отношении предпочитаемой елаником экспозиции склона пока нет однозначных выводов: недостаточно материала и слишком нестра экотопическая мозаика. По имеющимся данным можно предварительно сделать вывод об отсутствии заметной разницы в размерах и массе шишек и семян еланика на склонах северных экспозиций, расположенных в разных географических точках полуострова (также имеется в виду "континентальный" блок экотопов), но в пределах одной высоты над уровнем моря.

В одном из предыдущих разделов, касающихся вегетативной продуктивности, говорилось о своеобразной смене приоритета стаций еланика, предпочитающего северные склоны на Камчатке и южные в Магаданской области. Очевидно, это отчасти справедливо и в отношении семенной продуктивности, которая зависит, как увидим ниже, и от ландшафтных условий, однако можно отметить, что основная масса плодоносящих побегов (до 60-80%) как в горах, так и на равнинах южной половины полуострова сконцентрирована на северной и восточной сторонах клонов, групп, куртин и склонов.

Принимая во внимание все сказанное выше, можно тем не менее утверждать, что не существует однозначной зависимости массы и размеров шишек и семян, изменения величины урожая от высоты положения экотопа, где растет еланик (рис. 65).

Рассмотрим некоторые особенности семеношения кедрового стланика на примере частного случая — в типичных для него как вида условиях средне- и высокогорий центральной части полуострова, и долина небольшого водотока и на обрамляющих его водоразделах различной конфигурации (Khomentovsky, 1994). Среди анализируемых параметров следующие: высота положения экотопов, их морфология в пределах небольшого бассейна, визуально оцениваемые условия дренажа и затенения, состав растительных сообществ (табл. 11).

Географически рассматриваемая территория расположена почти в широтном и долготном центре Камчатки (около 56° с. ш. и 159° в. д.), на ЗСЗ склонах Козыревского хребта, входящего в горную систему Среднего хребта. Согласно ботанико-географическому районированию Л. Ф. Куницына (1963), она занята "горной гольцово-тундрово-кустарниковой областью Среднего хребта", по предложенной нами схеме (Хоментовский и др., 1989), — находится на стыке "Центрально-Камчатской равнинно-предгорной провинции хвойно-каменноберезовых лесов" и "Средне-Западной среднегорно-равнинной камениберезово-тундролесной провинции" (табл. 8). Район занимает верхнюю часть хвойно-лесного пояса, субальпийский (подольцовый) пояс, в их камчатском варианте. В климатическом отношении он может быть назван умеренно континентальным с не слишком холодной, среднеснежной зимой и прохладным летом.

Кедровый и ольховый стланики повсеместно встречаются группами или полосами на надпойменных террасах и выходящих в долину моренных, пролювиальных и флювиогляциальных отложениях, распространяются по всему профилю древесной растительности, начиная ее верхней границе 1300-1400 м (отдельные особи). Семеношение кедрового стланика в этом, как видим типичном по многим параметрам, районе отмечено на высотах до 1200 м.

В средних и верхних частях долин мелких водотоков по мере подъема в горы и связанного с этим изменением структуры рельефа (сужение долин и водоразделов) и общего ухудшения условий развития растений пространственная "макроточечность" формаций сменяется "микроточечностью" и более жестким распределением древесных массивов вдоль градиентов абиотической среды (температуры, дренажности почвы и др.).

Верхние границы распространения прямостоящей растительности (лиственница, каменистая береза) колеблется в пределах 900-1000 м над ур. моря в зависимости от конкретных условий местообитания.

Типологический состав сообществ заметно не сказывается на особенностях семеношения: во-первых, он сам является следствием определенного сочетания экотопических условий (субальпийского ряда), а

во-вторых, все рассматриваемые ценозы (за исключением находящегося на высоте 950 м мертвопокровно-лишайникового) принадлежали к одной, наиболее распространенной группе типов — кедровостланикам кустарничково-зеленомошным (табл. 11).

Таблица 11

Краткое описание экотопов в пределах типичного бассейна ручья в Среднем хребте

ALT, м	Положение в рельефе	Тип сообщества	TBC	Состав сообщества	H, см	C, %	SP	SU
1030	Верхняя часть водораздела, защита от ветра с S и E	<i>Pumilae pinetum carioso-hypnoso-ericosum</i> , с фрагментами <i>P. p. cladinosum</i> (CHE*С)	A + S	10 P. p.	100	80	0	1
950	Плато, открытое ветрам, с небольшим уклоном к NNE	<i>P. p. purum</i> , с фрагментами <i>P. p. carioso-cladinosum</i> (P*CC)	A	10 P. p.	40	40	0	0
900	Плоский водораздел, защищенный хребтом с юга	<i>P. p. hypnoso-carioso-ericosum</i> (HCE)	A+S	10 P. p. + Lc (в. п.)	300	40	1	1
810	Гребень на сложном водоразделе с уклоном к NE	<i>P. p. carioso-hypnoso-ericosum</i> (CHE)	A	10 P. p. + Lc	150	60	1	2
800	Средняя часть склона восточной экспозиции в широкой долине ручья	<i>P. p. hypnoso-ericosum</i> (HE)	S+A	10 P. p. + Lc	200	80	0	1
680	Восточная кромка водораздельного гребня с уплощенной вершиной	<i>P. p. hypnoso-carioso-ericosum</i> (HCE)	A+S	7 P. p. + 3 L. c.	300	60	2	1
650	Нижняя часть склона восточной экспозиции в узкой долине ручья	<i>P. p. ericoso-sphagnosum</i> (ES)	S	10 P. p. + A. k.	300	100	0	3

Примечания. ALT — высота над ур. моря. TBC — тип водоснабжения: А — плоско-сферное, S — склоновое. Виды: P. p. — *Pinus pumila*, L. c. — *Larix sibirica*, A. k. — *Alnus kamtschatica*. H — сезонная высота дерева, C — проективное покрытие поверхности почвы стлаником; SP — затенение со стороны соседних деревьев стланика, SU — затенение со стороны прямостоящих деревьев: 0 — отсутствует, 1, 2, 3 — слабое, умеренное, сильное. Возраст стланика от 150 до 200 лет.

Прежде чем говорить о собственно семеношении стланика, необходимо отметить то, чем оно обусловлено — структурные перестройки растения по мере подъема в горы (табл. 12).

Таблица 12

Характеристика семеношения кедрового стланика в типичной долине  
средне- и высокогорий Центральной Камчатки

№ п/п	Параметр	Высота над уровнем моря, м						
		650	680	800	810	900	950	1030
1	СВ/га	1200	4167	2240	21111	11000	30000	10333
2	ПП/га	1733	7917	3200	47778	57000	86667	33000
3	ШК/га	1733	4375	3136	2389	46170	56334	28000
4	ОЗ/га	260	0	160	51122	19950	143000	24550
5	ПП/СВ	1,44	1,90	1,43	2,26	5,19	2,89	3,00
6	ШК/СВ	1,44	2,00	1,40	0,11	4,20	1,88	2,56
7	ОЗ/СВ	0,22	0	0,07	2,42	1,82	4,77	2,54
8	ШК/ПП	1,00	1,05	0,98	0,05	0,81	0,65	0,76
9	ОЗ/ПП	0,15	0	0,05	1,07	0,35	1,65	0,86
10	ПП-1	67	30	64	58	28	22	32
11	ПП-2	22	50	29	16	18	34	33
12	ПП-3	11	20	7	16	0	22	8
13	ПП-4	0	0	0	0	9	11	4
14	ПП-5	0	0	0	5	9	0	8
15	ПП-6	0	0	0	0	0	0	2
16	ПП-7	0	0	0	0	0	0	5
17	ПП-8	0	0	0	0	9	11	5
18	ПП-9	0	0	0	0	9	0	0
19	ПП-10	0	0	0	0	0	0	2
20	ПП-11	0	0	0	0	0	0	0
21	ПП-12	0	0	0	5	0	0	0
22	ПП-13	0	0	0	0	9	0	1
23	0(ОЗ)-1(ШК)	81	100	93	86	63	8	32
24	0(ОЗ)-2(ШК)	7	0	2	8	4	0	6
25	1(ОЗ)-0(ШК)	4	0	0	3	25	15	30
26	2(ОЗ)-0(ШК)	4	0	5	0	2	11	7
27	3(ОЗ)-0(ШК)	0	0	0	0	0	11	0
28	1(ОЗ)-1(ШК)	4	0	0	3	3	23	10
29	1(ОЗ)-2(ШК)	0	0	0	0	3	4	2
30	2(ОЗ)-1(ШК)	0	0	0	0	0	15	6

Окончание табл. 12

№ п/п	Параметр	Высота над уровнем моря, м						
		650	680	800	810	900	950	1030
31	2(ОЗ)-2(ШК)	0	0	0	0	0	5	5
32	3(ОЗ)-1(ШК)	0	0	0	0	0	8	1
33	4(ОЗ)-1(ШК)	0	0	0	0	0	0	1

Примечание. СВ - скелетные ветви ("ствола-ветви"), ПП - плодоносящие побеги, ШК - шишки урожая текущего года, ОЗ - олимп (урожай будущего года), с 10 по 22 - процент СВ с определенным числом ПП, с 23 по 33 - процент побегов, несущих разное сочетание шишек урожая текущего и будущего года.

В целом по профилю число скелетных ветвей и побегов на единицу площади изменялось не слишком значительно в диапазоне высот 650-800 м над ур. моря, резко увеличиваясь в вышележащих, значительно более осветленных экотопах (950 и 1030 м). При этом наряду с плодоносящими наблюдался рост количества и неплодоносящих побегов, т.е. произошло общее увеличение фотосинтезирующей поверхности как защитная реакция на неблагоприятность среды. Число приходящихся на одну скелетную ветвь побегов, на которых развивались шишки, было наибольшим в хорошо освещенных и защищенных склонами с юга и востока, откуда ветры приносят холодную влагу летом, экотопах (900 и 1030 м) и резко снижалось на открытом ветру летом и зимой плато (950 м).

Число шишек текущего и будущего года, приходящиеся на один плодоносящий побег, распределялось по-разному, однако везде, особенно в нижней части высотного профиля, в условиях относительно большого затенения, преобладали шишки только какого-то одного года.

Варьирование масс шишек и семян (урожай текущего года) в экотопах разного положения над уровнем моря было более заметно в верхней части профиля, в условиях проявления микромозаичности стаций на фоне усиливающегося давления косной среды. На хорошо освещенных или (и) подветренных склонах масса шишек росла, на менее прогреваемых склонах узких частей долины и на продуваемых плато снижалась. Массы семян и ядер более всего зависели не от высоты положения экотопа, а от количества приходящей солнечной энергии, т.е. от структуры мезо- и микрорельефа (рис. 66).

Число семян в шишке вверх по профилю росло очень слабо, сами семена мельчали (при этом ядра и скорлупа сохраняли взаимную пропорцию масс). Доля массы семян в массе шишки везде оставалась почти без изменения, как и доля чешуй, не содержащих под собой семян.

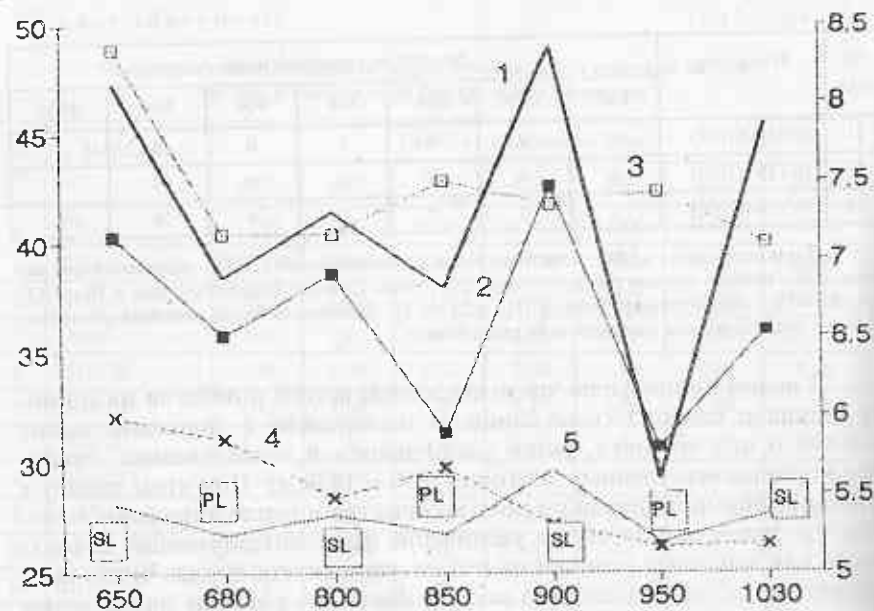


Рис. 66. Некоторые параметры семеношения кедрового стланика в долине горного ручья в центральной части Среднегого хребта (описание экотопов см. в табл. 11, шиме характеристики семеношения — в табл. 12). По оси X — высоты над ур. моря, левая ось Y — размер, мм, правая ось Y — воздушно-сухие массы. — Обозначения: 1 — длина шишки, 2 — масса шишки, 3 — масса 50 шт. семян, 4 — масса 50 шт. ядер, 5 — диаметр шишки; SL — склон, PL — плато (водораздел)

Варьирование размеров шишек, более заметное по их длине, чем по диаметру, экотопически совпало с варьированием масс (корреляция 0,7-0,8). Определяющей здесь также явилась ландшафтная характеристика среды (склон в узкой или широкой долине, плато, гребень водораздела, и т.д.), а не высотная и не ценопитическая.

Насколько можно судить по репродукционному потенциалу, кедровый стланик (здесь я дополняю сказанное в предыдущих главах) — вид среднегорный, склонный к произрастанию скорее в умеренно континентальных (при естественном увлажнении горного пояса), чем в сугубо приморских климатических условиях.

Предположение об относительной континентальности вероятного центра (центров) происхождения кедрового стланика подтверждается и тем, что даже на Северной Камчатке по сравнению с Магаданской областью и Бурятией для него характерны самый высокий уровень полиэмбрионии, наибольшая доля семян без зародыша, большое число пустых семян с аморфным эндоспермом (Руш, 1974;

Ирошников, 1982). Эти особенности могут рассматриваться как реакция вида на ухудшение условий среды в целом, что свидетельствует о ее вторичности. Кроме того, А. И. Ирошников считает ответственными Каяндера и кедровый стланик видами, наиболее хорошо адаптированными к резко континентальному климату Северо-Восточной Азии.

Если говорить о практической (потребительско-промышленной) продуктивности семян стланика, то в качестве примеров ее максимума и минимума можно привести следующие цифры. В средней части высотного профиля (600-800 м), при следующих параметрах: масса семян в шишке — 5 г, процент плодоносящих побегов в группе (куртине) — 80, процент проективного покрытия площади стлаником — 80, среднее количество шишек на 1 м<sup>2</sup> сплошь покрытой стлаником поверхности — 3,5 шт. — мы можем получить 112 кг семян на гектаре; если же масса семян в шишке — 2 г, процент плодоносящих побегов — 30, процент проективного покрытия площади стлаником — 10, среднее количество шишек на 1 м<sup>2</sup> — 2,0 шт., мы получим 1,2 кг семян на гектаре.

Один из главных выводов раздела состоит в том, что семенная продуктивность кедрового стланика имеет столь высокий потенциал, что мы можем говорить лишь о модифицирующей роли известных нам абиотических и биотических (естественных) факторов, которые не могут вызвать кризиса урожая: его возможное преодоление обеспечивается, кроме того, микростациональной мозаичностью обязательного ежегодного семеношения.

Определяющим фактором в жизни и, в частности, в семеношении стланика является количество солнечной энергии, доступной растению в большей или меньшей степени из-за ландшафтной структуры, наличия затенителей в виде прямоствольных деревьев. Наиболее очевидна зависимость семеношения от варьирования условий фацциального уровня.

Спектр условий субальпийской Камчатки, видимо, гораздо уже всего спектра характеристик среды, в которой возможно успешное развитие и семеношение стланика (филогенетические истоки этого вида, видимо, нужно искать в иных районах). Подтверждением этому служит и тот факт, что рост вегетативных органов ограничивается низкими температурами намного сильнее, чем рост генеративных органов: в рассмотренном выше частном случае (табл. 11) линейный прирост побегов при подъеме с 650 до 1030 м над ур. моря уменьшается в 3-4 раза, что значительно больше изменений параметров шишек и семян.

Обусловленная мозаичным характером, стохастичность семеношения во времени дополняется стохастичностью пространственной: кедровый стланик — вид зоохорный, что ведет к широкому обмену генетическим материалом, к расширению спектра воздействия факторов естественного отбора и как следствие — к повышенной экологической

валентности вида. Она реализуется, в частности, в создании жестких, антагонистических отношений антибиоза с активными ксилофагами и в прислелности свособразного паразитически-комменсального отношения со стороны конофагов.

#### IV.3.3. Насекомые-конофаги и кедровый стланик

В свое время нужды лесохозяйственной практики определили необходимость интенсивного изучения насекомых-конофагов хвойных — их фауны, видового состава, основных черт динамики численности, экономической значимости наносимых повреждений, оперативного контроля вредоносности. Не менее существенными представляются вопросы коэволюции конофагов и кормовых растений, позволяющие в силу тесноты их взаимоотношений исследовать параллельное становление растительного покрова и энтомофауны как элементов биосферы, помочь определению центров происхождения и особенностей динамики ареалов деревьев и насекомых, эколого-климатических критериев тех и других.

Если в отношении прямоствольных хвойных деревьев и их конобионтов достигнута некоторая ясность, то о конофагах всех упоминаемых в этой работе стланиковых сосен (*P. albicaulis*, *P. pumila*, *P. nigro*) известно крайне мало.

Популяции конобионтов, в отличие от открыто живущих насекомых, многоступенчато дискретно изолированы во времени и в пространстве стациональной среды (Стадницкий, Бортник, 1974), подобно популяциям ксилофагов, на преимагинальных стадиях развития. Изоляция последних в целом стохастична и зависит от судьбы деревьев, тогда как изоляция конофагов более детерминирована известной периодичностью семеношения, обуславливающей необходимость диапаузы в развитии насекомых. На Камчатке это характерно для конофагов лиственницы. Семеношение стланика, мозаично-ежегодное, очевидно, приводит в действие иные, пока неизвестные нам механизмы всегда готовой прерваться диапаузы конофагов.

По неясным до конца причинам шишки кедрового стланика не заселяются многими видами конофагов (не только на Камчатке, где эти насекомые отсутствуют, но и в материковой части его ареала, где они обычны), для которых характерна широкая полифагия на хвойных деревьях. Не исключено, что в основе этого лежит химико-физическая специфика смолы стланика, обуславливающая его высокую устойчивость к нападению многолетних ксилофагов (Хоментовский, 1983б).

На полуострове известны два вида конофагов стланика — стланиковая галлица *Cecidomyia pumila* Mamaev et Efremova sp. n. (Diptera, Cecidomyiidae) и шишковая пяденица *Eurhthecia abietaria* Goeze (Lepidoptera, Geometridae), упоминавшаяся нами ранее (Khomentovsky, Efremova, 1991).

Галлица *C. pumila* впервые была обнаружена в 1969 г. Л. С. Ефремовой, на других хвойных не найдена. Пяденица *E. abietaria* на Камчатке впервые была отмечена Л. А. Ивлиевым и Д. Г. Кононовым (1962). На других хвойных вид, как и предыдущий, не найден, что вызывает предположение о необходимости более тщательной идентификации его камчатской популяции (не исключено обнаружение викарирующего неоэндемика), поскольку это насекомое известно в значительной части Палеарктики как олигофаг хвойных (Стадницкий и др., 1978).

Галлица в различных местообитаниях кедрового стланика и практически на всех гипсометрических уровнях заселяет в среднем 70% (50-100%) шишек первого года развития (озими).

Лет имаго галлицы начинается с первой половины июля (во время пыления стланика), растянут. Насекомые заселяют шишки первого года (озимь), откладывая на них по 1-5 яиц. При хорошем урожае стланика до 70% шишек бывает заселено одной личинкой, до 20% — двумя и до 10% — тремя личинками. В 50% отмеченных случаев личинки галлицы развиваются в средней части шишки, в 30% случаев — в верхней и в 20% — в нижней части шишки. Вышедшая из яйца личинка нбуравливается в чешуйку, вызывая выделение капельки смолы, под которой на поверхности чешуй или между ними и проходит ее развитие. Визуально частичное засмоление шишечки хорошо заметно. Личинки галлицы, будучи типичными resinicolaми и нарушая развитие чешуек, препятствуют образованию полноценных семян, но не повреждают их непосредственно. В месте питания личинки шишка засмоляется и на втором году развития искривляется в большей или меньшей степени (рис. 67).

Шишковая пяденица *E. abietaria* заселяет шишки кедрового стланика на второй год их развития, за 1-2 месяца до созревания. При этом, как правило, поврежденные ею шишки уже бывают искривлены прошлогодним питанием галлицы. Степень заселения шишек пяденицей в целом значительно ниже, чем галлицей, и колеблется от 10% и менее в годы хорошего урожая, до 40% в годы слабого урожая. Как и галлица, она не повреждает собственно семян, питаясь внутренними частями шишки.

Анализ значительного числа замеров показал (Khomentovsky, Efremova, 1991), что повреждения, наносимые конофагами, несмотря на их повсеместность, почти не сказываются на варьировании средне-

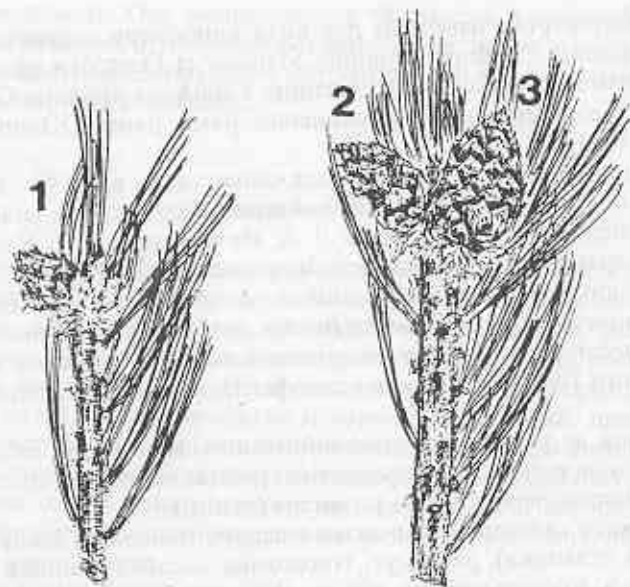


Рис. 67. Повреждения шишек стланика галлицей *Cecidomyia pumila* (Diptera, Cecidomyiidae); показаны шишки второго года развития, поврежденные год назад на стадии озими. 1 – сильное повреждение, шишка не развилась; 2 – средней тяжести повреждение, шишка искривлена, но большей частью плодоносит; 3 – видимого повреждения не замечено (рисунок с натуры, побеги взяты в конце июня)

го диаметра шишек и лишь на 3-9% уменьшают их среднюю длину. Более существенным может считаться ущерб семенности, наносимый галлицей (до 20% снижения выхода семян из отдельных шишек), тогда как питание пяденицы почти безвредно: семена, выпадающие из разрушенных ею шишек, в значительной степени сохраняют полнозернистость, лишь небольшая часть их оказывается недоразвитой.

Наносимые насекомыми повреждения, неопасные сами по себе и не прекращающие развитие шишек и семян, обычно нивелируются обильным урожаем. Косвенным подтверждением биологической незначительности ущерба является повсеместный расклев шишек стланика кедровкой, изымающей, как известно, только полнозернистые семена.

Как и описанные выше параметры семенности деревьев стланика, уровень заселения шишек насекомыми также варьирует в зависимости от экотопических условий, к которым они как пойкилотермные существа более чувствительны. В рассматриваемом случае (табл. 11, 12) он изменялся от 25-50% в экотопах на высотах 650 (склон в узкой доли-

не) и 800 м (склон в широкой долине) до 100% в экотопе на высоте 810 м (гребень водораздела) и до 8% в верхнем экотопе (1030 м над ур. моря).

Очевидно, главным является вывод о том, что оба вида конофагов, интенсивно заселяя большую часть шишек, не повреждают семена и, следовательно, принципиально на урожай стланика не влияют.

С позиций оценки коадаптации и коэволюции продуцентов и консументов можно определить отношения обоих видов конофагов с кормовым растением как паразитически-комменсальные, причем у галлицы более выражен паразитизм, а у пяденицы – комменсализм.

Длительное сосуществование конофагов со стлаником обеспечивается ежегодной гарантированностью семенности, его мозаичной доступностью, очаговым или повсеместным обилием, малой вредоносностью питания и развития насекомых в шишках. При этом размножение насекомых подвержено воздействию погодных условий и не каждый год обильно.

Поскольку стланик как вид в своей первооснове стал развиваться в неблагоприятных, часто экстремальных абиотических условиях, то неудивительно, что именно галлица-резиникол оказалась наиболее устойчивой в своей связи с ним. Еще раз подтверждается "гипотеза жесткой среды" (Fernandes, Price, 1988), дающей насекомым-галлообразователям высокие адаптационные преимущества в условиях гидро-термального стресса (действующего как в сторону засухи, так и в сторону избыточного увлажнения).

Гипотеза жесткой среды правомерна и в отношении других скрытно живущих насекомых, развивающихся на кедровом стланике, – ксило- и флоэбионтов – рогахвоста *Urocercus gigas* L. (Hymenoptera, Siricidae) и смолевки *Pissodes gyllenhali* Gyll. (Coleoptera, Curculionidae), которые селятся на его отмирающих стволах в горных местообитаниях (Хоментовский, 1981а, 1983а). У рогахвоста трофическая автономия и термозащита осуществляются за счет ксиломицетофагии и ограниченности необходимой площади развития в глубине ствола, у смолевки термозащита куколки обеспечивается куколочной колыбелькой. В целом же можно сказать, что, поскольку кедровый стланик – вид сравнительно молодой, процесс его коадаптации с фито- и зоо-консортиями еще далек до завершения.

## ОЧЕРК РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА



В предыдущих главах я коснулся как самых общих черт существования кедровостланиковой формации на Камчатке, так и самых частных механизмов экологической адаптации стланика как организма. Ниже будут весьма конспективно изложены особенности его развития в сообществах — от уровня консорции до уровня биогеоценоза, т. е. место стланика в экосистемах разного ранга на разных этапах их и его развития в окружении тесно и не тесно связанных с ним растительных и животных организмов и их группировок.

В настоящей книге не планировалось затрагивать сколько-нибудь серьезно вопросы типологии кедровостлаников: это тема особая и сложная, обстоятельно исследованная Б. А. Тихомировым (1946, 1949) и особенно В. Н. Моложниковым (1975), ей будет посвящен специальный анализ. Однако без общих контуров типологической структуры формации как фона для анализа внутри- и межценопотических связей не обойтись.

### V. 1. КОНТУРЫ ТИПОЛОГИИ И ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ СТЛАНИКА

В основу пока еще не разработанной типологической классификации сообществ кедрового стланика как пионера сингенеза в вулканогенных, пирогенных и иных геотопах и мощного эдификатора в развитых ценозах должны быть положены генетические шкалы гео-

морфологического (ландшафтно-геотопического), флористического и синэкологического уровней. Такой подход предопределен всей историей становления его как формации на пределе выживания — сначала лишь в косной среде, а затем и в биотической. Абиотические факторы среды приобретают особый вес при типизации стланиковой растительности по двум причинам: в силу геологической молодости районов, где активны процессы орогенеза и физического выветривания, и из-за исключительной экологической пластичности стлаников, во многом нивелирующей эффективность сугубо фитоценопотических взаимодействий.

Возрастная структура стланика не имеет конкретных и конечных временных отрезков, свойственных другим хвойным, потому что после первой сотни лет (когда уже сформировалась авангардная часть его тела и отмирает то, что осталось позади развившихся придаточных корней) стланик "вечно молод" и "бессмертен". Выше, в разделе, касающемся продуктивности биомассы, я уже упоминал о своеобразии его возрастной кривой, очевидно не имеющей такого резкого падения к старости, которая характерна для прямостоящих вегетативно не размножающихся деревьев.

Поэтому имеет смысл говорить не о возрастной структуре популяции особой, а о возрастной структуре всего сообщества, формирующегося в некотором экотопе. Не боясь слишком ошибиться, можно выделить, по крайней мере, три стадии развития стланикового ценоза (Хоменговский, 1991б): стадию постепенного заселения геотопа (годы и первые десятилетия), стадию формирования основного ценопотического покрова и разграничения жизненного пространства (десятилетия и первые столетия), стадию стабилизации развития и плавной деградации продуктивности (столетия). Последняя либо растягивается надолго, либо прерывается воздействием извне (огонь, вулканический пеплопад), и тогда все начинается заново.

Первая стадия может быть проиллюстрирована рис. 28, на рис. 68 показано начало второй стадии, на рис. 69,а — начало третьей, в специфическом камчатском варианте; на рис. 69,в — третья стадия в полном развитии.

Соответственно, та типология собственно сообществ стланика, разработка которой впереди, должна также неизбежно иметь генетическую основу, это было подчеркнуто Б. А. Тихомировым (1946, 1949). Развитие ценозов стланика, безусловно, определимо как "онтогенетические смены типов насаждений" (Б. П. Колесников), или "неогенетические смены" (В. Б. Сочава), проходящие внутри типа леса, в толковании генетической типологии Б. П. Колесникова (1968). Несколько перефразируя традиционную терминологию, можно сказать, что эти смены должны быть отнесены к "сверхдлительно-восста-



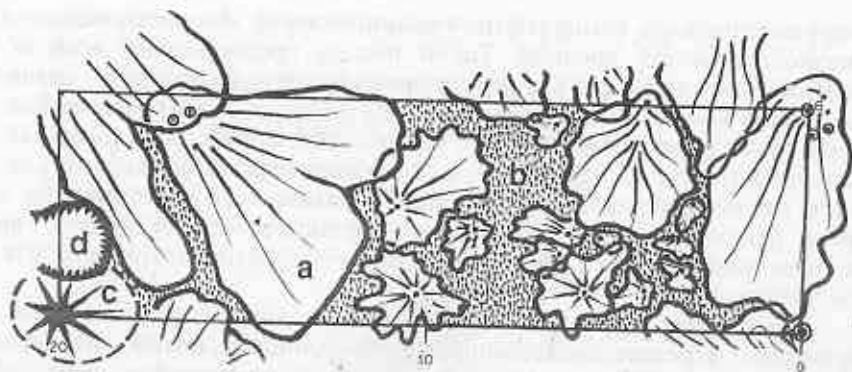
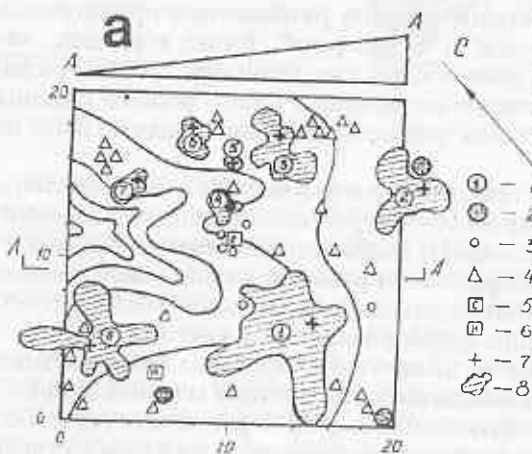


Рис. 68. Зарастание елланком пологого гребня (троговое плечо бывшей дельниковой долины) и верховьях Байдарной "сухой реки" (южное подножье вулк. Шивелуч, около 750 м над ур. моря, картирование площади 6 x 20 м поперек гребня). Елланк (а) развился по бортам выпуклости



2 и, простираясь вниз по макросклопу (с севера он экранирован вулканом), заселяет ее среднюю часть, еще занятую кустарничками, мхами и редкими злаками (b); c - лиственница (D = 16 см); d - рябина камчатская (D = 7 см)

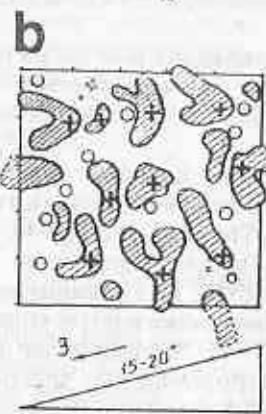


Рис. 69. Пространственное размещение елланка (а) под пологом лиственничника в приречной части долины р. Камчатка (дерево 1 показано на рис. 50) и под пологом камнетоберезника (b) на высоте 850 м над ур. моря в горах Среднего хребта. Обозначения: а: 1 - поперек деревьев елланка (7 - исходные точки роста, 8 - кроны), 2 - лиственничцы первого яруса, 3 - береза белая (камчатская) второго яруса, 4 - рябина камчатская в подлеске, 5 - подрост ели авианской, 6 - ива в подлеске; б: 1 - камчатская береза основного полога, 2 - деревья кедрового елланка; размер обеих проб 20 x 20 м

новительным". У елланковых сообществ, в принципе, есть три возможных направления развития: либо превращение в конечном итоге в *Picea-pinetum purum*, либо деградация и исчезновение среди тундры, либо новый этап снггенеза в обновленном (например, пирогенно) геотопе.

Принципиально схема развития сообществ елланка может быть представлена следующим образом (Хоментовский и др., 1991). В молодых насаждениях, только достигших возраста семеношения, но еще не сомкнувших кроны, часть семян, выпавших из шишек, прорастает на месте, формируя близквозрастные (различия в первых десятках лет) поколения. Другая часть семян распространяется птицами и млекопитающими, распределяясь по доступной территории случайным образом (частичная зоохория). В приемлемых по качеству местообитаниях (здесь не рассматривается участие елланка в ценозах прямоствольных деревьев), различающихся по целостности в зависимости от происхождения - гарь, плоский водораздел, каменная осыпь, тундра, вулканогенное шлаковое поле, наносы сухой реки, дна морского берега и др., формируется новая группа особей елланка, либо снггенетически осваивающего незаселенный геотоп, либо преодолевающего сопротивление уже существующей в этом месте пионерной травяно-моховой растительности.

Здесь эдификаторная функция елланка начинает развиваться "с нуля", конкурентное давление на его проростки со стороны поселившихся туземных растений травяно-мохового яруса может быть максимально, экологическая валентность последних высока и, следовательно, начальный период развития сеянцев может затянуться надолго. Например, в южных отрогах хр. Черского (Магаданская область) приходилось наблюдать, что 14-летний экземпляр елланка, растущий в кладониевой подушке среди разреженного сырого лиственничника, имел в среднем 3 мм годового линейного прироста (рис. 53).

На этих стадиях причинами, ограничивающими развитие елланка, могут быть: затенение, низкая температура почвы, недостаток минерального питания и гниения корней, аллелопатия. На протяжении следующих 40-60 лет кедровый елланк максимально интенсивно растет в длину (от 20 до 250 мм в год), формирует крону и корневую систему. Прирост по диаметру достигает максимума несколько позже. Постепенно затеняя подкоровное пространство и покрывая его толстым рыхлым слоем слаборазлагающегося кислого опада, богатого смолами, липидами, кремнеземом, и существенно меняя тем самым гидротермический режим и химизм верхних почвенных горизонтов, где он в основном развивается, елланк вытесняет свето- и влаголюбивые травы, кустарнички. Развивается новый моховой покров, также угнетающий действующий на кустарнички и злаки; впоследствии и он редуцируется до некоторого оптимального сочетания с эпифитными лишайниками.

Конечная стадия сукцессионных смен, если только они не будут прерваны извне, — мертвый покров под сомкнутыми более чем на 100% кронами стланика, лишайники-эпифиты на стволах и ветвях, фрагменты опушечных синузид из умеренно теневыносливых растений по "опушкам" крон. Стадия сомкнутого насаждения наступает, по очень грубой, требующей уточнения оценке, очевидно, в возрасте 100-150 лет (варьируя в зависимости от благоприятности условий произрастания), и затем длится столетиями.

Каковы же основные компоненты единого типа леса (по Б. П. Колесникову), или основные группы типов леса (по В. Н. Сукачеву), составляющие генетический ряд? Все многообразие типов леса (типов ассоциаций), насчитывающих десятки названий (я снова опускаю те случаи, когда стланик растет под пологом прямоствольных эдификаторов), может быть объединено в пять-шесть групп (Тихомиров, 1946, 1949; Моложников, 1975, 1986): лишайниковые, кустарничковые, зеленомошные, травяные, травяно-моховые, сфагновые.

Для Камчатки была составлена обобщенная схема хозяйственных групп типов леса, при разработке которой, основанной на доминантной типологической классификации (в идеологии В. Н. Сукачева), все многообразие сообществ исходно было разделено на два гомологичных класса: горных и равнинно-долинных кедровостлаников (Ефремов, Хоментовский, 1986), — различавшихся по геоморфолого-ландшафтным критериям, градиентам увлажнения и дренажа местообитаний (фрагмент ее приведен в табл. 13).

Таблица 13

Основные типы кедровостлаников на Камчатке в пределах хозяйственных групп типов леса (по: Ефремов, Хоментовский, 1986)

Стланики горные				
	Р-Л	К-З	К-Т	СФ
1	Лишайниковый, кустарничково-лишайниковый, редкостроново-лаховый	Разнокустарничково-зеленомошный, багульничково-зеленомошный, бруснично-зеленомошный, бруснично-рододендроновый, рододендрово-зеленомошный	Травяно-моховой, мелкотравно-моховой с ольховым стлаником и рябиной бузно-листной	Сфагновый, наскальный, багульничково-сфагновый, наскальный, багульничково-сфагновый
2	Верхние части и склоны гор выше 500 м над ур. моря, водоразделы, свежая тephра	Средние части склонов и гор, тephра или крупносkeletalный делювий и аллювий	Средние и нижние части пологих склонов в основном южных экспозиций, торф или мелкосkeletalный элювий или делювий	Нижние части склонов, плоские водоразделы, крупно-слабытский элювий и делювий

Окончание табл. 13

Стланики равнинно-долинные				
	Л-Р	К-З	К-Т	СФ
1	Кустарничково-лишайниковый, лишайниковый, редкотравно-лишайниковый, травянисто-злаково-приморский	Багульничковый, бруснично-багульничковый, шихаживый, зеленомошно-разнокустарничковый, травяно-зеленомошный, разнокустарничково-зеленомошный	Мелкотравно-моховой, травяно-моховой, с ольховым стлаником и рябиной бузно-листной	Сфагновый, осоковосфагновый, торфяно-бугристый, багульничково-голубично-сфагновый
2	Молодые конусы выноса, периферия старых лавовых потоков, крупносkeletalные речные или флювиогляциальные отложения, песчаные валы и гряды морских террас	Верхние части гряд и увалов, бортов ложбин и узких долин, флювиогляциальные или аллювиально-флювиогляциальные отложения	Полотые склоны и вершины гряд, плоские равнины, западины, борта и днища ложбин, обрывы террас на аллювии и пролювии	Широкие флювиогляциальные равнины с грядовыми вехолемениями

Примечание. Хозяйственные группы типов леса: Р-Л — редкотравно-лишайниковые, Л-Р — лишайничково-редкотравные, К-З — кустарничково-травяные, СФ — сфагновые. 1 — типы кедровостлаников, 2 — основные местообитания

Анализ показал, что на полуострове существуют те же основные группы типов (ассоциаций), что были описаны для других частей ареала. Почти те же группы ассоциаций выделены и В. Ю. Непатаева (1986). Разумеется, имеет место региональная специфика: например, лишь для Камчатки характерен редкостроново-злаковый кедровостланик на тephре (как для Курил — стланик с бамбуком), однако, в принципе, были абсолютно правы Б. А. Тихомиров и В. Н. Моложников, наиболее убедительно показавшие единообразие и транзитивность ценоотических структур стланика по всему ареалу.

Это вполне объяснимо инвариантностью условий субальпийского пояса boreальной зоны, определяющей не только организменный, но и ценоотический викарнат, что приходилось наблюдать на примере соснового стланика Р. туго в Альпах, формирующего сходные сообщества с европейскими видами стланиковой ольхи, можжевельника, рододендрона, вересковых, представителями травяно-мохового яруса. Впервые на это сходство в конце 40-х гг. обратил внимание Б. А. Тихомиров (1949).

Наиболее многообразной и распространенной на Камчатке, как и в целом по ареалу, оказалась группа типов кедровостлаников куст-

Опыт балльной оценки качества эдафотопы

Балл	Параметр					
	Макрорельеф, высота над ур. моря	Меторельеф, крутизна склона	Механический состав корлеобитаемого слоя	Наличие дернины	Характер увлажнения	Степень разрушенности ("возраст") эдафотопы
1	Равнина	Равнина, плакор	Глина и тяжелый суглинок	Развита	Гидроморфное	Высокая
2	Низкогорье	Склон до 10°	Средний и легкий суглинок, тяжелая суглесь	Не развита	Полугидроморфное	Средняя
3	Среднегорье	Склон до 40°	Легкая суглесь, песок, дресва, галька, глыбы	Отсутствует	Аутоморфное	Низкая
4	Высокогорье	Склон более 40°				

ножья вулкана (900 м над ур. моря) и багульшиково-голубичного на затундрованной надпойменной речной террасе (100 м над ур. моря): КСТЛ-900-Т: 4+2+3+3+3+3 (общий балл 18) и КСТ-100-А: 1+1+3+1+2+2 (общий балл 10). Они наглядно свидетельствуют о естественности для стланика условий субальпийского пояса.

## V. 2. КОНСОРТИВНЫЕ ОТНОШЕНИЯ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА

Во множестве сообществ, структура которых только что слегка обозначена, происходит взаимодействие стланика с сопутствующими ему или оказавшимися рядом растениями и животными. В контрастных условиях субальпийского пояса все организмы должны обладать теми же свойствами, которые характерны для стланика: богатым генотипом, из которого можно "выбрать" нужный вариант выживания в часто непредсказуемых условиях среды обитания, системой структурно-физиологических страховок выживания и воспроизводства.

Очевидно, при определяющем воздействии абиотических факторов риск конкурентного исключения в межвидовых отношениях будет снижен, а во внутривидовых возрастет (к сожалению, такие исследования никем не проводились). В среде с высоким уровнем энтропии "островки упорядоченности вокруг эдификатора" являются основны-

тарничково-зеленомошных, занимающая во многом пограничные позиции как на стыке формации с тундрой, так и, наоборот, с сообществами прямоствольных деревьев.

При традиционных геоботанических описаниях стлаников обычно приводят списки видов из нижних ярусов, растущих не под деревьями, а около них. Тем самым фактически описывают сопутствующую растительность, но отнюдь не компоненты стланикового ценоза, поскольку отличительной особенностью кедровостлаников в сравнении с прямоствольными эдификаторами является отсутствие горизонтальных синузальных структур в общепринятом значении. Это свойство экотона, в котором живет стланик.

Решающее значение здесь имеют два обстоятельства. Первое: кедровый стланик крайне автономен в широком спектре син- и аутоэкологических адаптаций, составляющих согласованную систему: развитие массы придаточных корней в подстилке, микотрофность, своеобразный режим водоснабжения и аэрации, специфика зимовки (эти особенности выше рассмотрены более подробно). Второе: в условиях подроновое пространство кедрового стланика может существовать крайне ограниченное число видов растений. Тот мертвый покров, что находится под кроной, и есть единственный макрокомпонент собственно кедровостланикового сообщества, сформированного им, находящегося в стабильном (климаксном) состоянии. Окружающие стланик растения являются компонентами тундровых или высокоствольных лесных ценозов, среди которых стланик лишь присутствует. Соответственно почти все известные группы ассоциаций кедровостлаников (группы типов леса в толковании В.Н.Сукачева) представляют собой метастабильные сообщества, стадии развития одной "макроассоциации", описание динамики которой более отвечает концепция Б. П. Колесникова.

Все группы типов (ассоциаций), или — что ближе — все генетические компоненты одного типа, инвариантно образуют экологический ряд, который можно попытаться оценить по схеме "признак - балл" (табл. 14) на основе ландшафтно-гидрологических свойств эдафотопы (Хоменговский, 1987).

Все балльные характеристики в этой схеме расположены в порядке, соответствующем возрастанию дрепированности корнеобитаемого слоя (т. е. чем выше балл, тем благополучнее жизнь древостоя). Их сочетания, сравнения, суммы могут быть использованы как грубые придержки в количественных оценках структуры биогеоценотического покрова. Баллы целесообразно дополнить смысловой индексацией типа отложений и гипсометрическим индексом: А — аллювий, Э — элювий, Т — тефра и т. д. В качестве примера приведу оценки двух типов кедровостлаников: редкопокровно-злакового на свежей тефре у под-

ми способами выживания, где должны бы преобладать отношения симбионтов, комменсалов и паразитов. Однако такая идиллическая картина едва ли может быть нарисована даже для растительных сообществ и формаций: в субальпийском поясе идет жесткая борьба между тундровыми и лесными сообществами, среди последних – за оптимальные (и дефицитные) условия развития (упоминавшаяся не раз мозаичность стадий и микростадий – подтверждение этому). Среди беспозвоночных и позвоночных если не преобладают, то чрезвычайно развиты отношения хищничества.

И все же при высокой напряженности отбора, а может быть и благодаря ему, большую роль в субальпийском поясе (и выше) играют те ограниченные в пространственном, компонентном и временном отношениях сообщества – группировки, скопления (теснота связей может быть различной, как и структуры), – которые можно обозначить как консорции.

Ниже приведены первые, во многом фрагментарные сведения о некоторых растительных (патогены и сапрофиты) и животных (первичные и вторичные консументы) организмах, так или иначе связанных с кедровым стлаником на Камчатке. Обзор имеет преимущественно инвентаризационный характер. Из-за недостатка материала я практически не затрагиваю таких сложных методологических вопросов, как понятие консорции в субальпийском сообществе (в его североазиатских и камчатских вариантах), структурная иерархия и функциональное взаимопроникновение ячеек экосистем. Лишь в тех случаях, когда взаимодействие стланика и сопутствующих ему организмов до некоторой степени понятно, выявленные закономерности описываются подробнее.

Под консорцией я понимаю вслед за В. Н. Беклемишевым и Л. Г. Раменским (Быков, 1973; Корчагин, 1977) особую систему в пределах биоценоза, характеризующуюся большей теснотой связей, сложившихся в ходе коадаптации организмов, т. е. "сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы" (Л. Г. Раменский), не усложняя формулировку более поздними построениями и детализацией. Очевидно, многие, если не все, определения консорции имеют равные права на существование, и ни одно не имеет права претендовать на роль истинного и конечного, поскольку приоритетной здесь является методология или даже философия, как и в случае с другим призрачным состоянием и понятием – климаксом (Negre, 1982).

Сочетания особой немногочисленных видов – космополитов и эврибионтов могут быть разрознены и даже изолированы в пространстве, и тогда, видимо, справедливо мнение В. В. Мазинга (Корчагин, 1977) о том, что в Арктике выделение консорций не имеет

смысла, ибо определяющей является абиотическая среда. Подобный подход правомерен только к самым крайним условиям жизни растений и животных, чаще же отсутствие взаимодействия организмов в субарктических и тем более в субальпийских условиях – кажущееся.

Группировки организмов могут быть мелкими по объему и весьма дискретными во времени, но функциональная цельность этих мелких ячеек почти неизбежно высока, поскольку они приурочены к немногочисленным и столь же дискретным микростадиям – единственно возможным местам выживания из-за наличия относительно благоприятных условий (тем "островкам низкой энтропии", которые упоминались выше). Это хорошо иллюстрируется жизнью насекомых-ксилофагов хвойных на Камчатке (Хоменковский, 1981б, в, 1983а), в предыдущей главе было продемонстрировано на примере развития конофагов.

Очевидно, таковы свойства любого экотона как "поля конфликтов", и в нем, как нигде, может быть прослежена клинальная изменчивость тесноты связи микроструктур (консорций) внутри мезоструктур (биоценозов) и фашиальных макроструктур (биогеоценозов), их динамичное взаимопроникновение и транзитивность. Детальные инструментальные исследования, основанные на комплексном подходе, смогут уточнить эти предположения.

#### V. 2. 1. Консорты растительного мира

Отказавшись от идеи подробного анализа типологии кедровостлаников в этой работе, нет смысла приводить подробные списки растительных консортов, входящих в состав нижних ярусов сообществ. Они достаточно широко известны и представлены арктоальпийскими, трансальпийскими, циркумполярными, притихоокеанскими видами. Как правило, многие имеют зональных или региональных विकариантов в горах Европы и Северной Америки. Проведенный В. Ю. Нешатаевой (1983а, б) анализ видового состава формации кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике показал, что 72% видов могут быть отнесены к гомарктическим, 53% – к бореальным, 30% – к азиатским.

Гораздо меньше известно о патогенных организмах, связанных с кедровым стлаником. Большинство их являются космополитами северного полушария, некоторые обычны в викарных стланиковых сообществах Альп, Японии и Скалистых гор Америки – например, ржавчина *Cronartium gibicola* Deitrich (Uredinales), известная из работ Дж. У. Петерсона (Peterson et al., 1976). Рекогносцировочные наблюдения, проведенные в горах центральной Камчатки (автор благодарен Т. В. Галасевой и Т. В. Шарапа за любезно предоставленные в рамках научного сотрудничества результаты), показали, что на стланике

обычно развиваются не менее 14 видов грибов - возбудителей болезней, принадлежащих четырем порядкам двух классов (табл. 15). Интересным оказался факт относительной массовости (60-80% встречаемости) возбудителя рака ветвей-стволов еланика *Dasyyscypha chrysophthalama* (Pers) Rehm, северотасежного транспалеарктического вида (Соколова, 1985; Соколова, Галаева, 1985; Соколова, Колганихина, 1986), пораженность которым стволов и ветвей кедрового, сосны обыкновенной, кедрового еланика в континентальных частях арсала не превышает нескольких процентов.

Таблица 15

Некоторые виды грибов-патогенов на кедровом еланике в горах центральной Камчатки

Класс	Порядок	Вид	Особенности поселения	Встречаемость	
Ascomycetes	Helotiales	<i>Dasyyscypha chrysophthalama</i> (Pers) Rehm	Стволы сухостой	Вместе, массово	
		<i>D. pini</i> Dennis	Стволы живых деревьев	Обычен	
	Phacidiales	<i>Lophodermium pinastri</i> Chev.	Отмершая хвоя	" "	
		<i>L. conigenum</i> (Brunard) Hilts	" "	" "	
Basidiomycetes	Aphyllophorales	<i>Coriulus semiosus</i> Bond. et Sing.	Валеж, сухостой	Редок	
		<i>Gloeoporus uralensis</i> Fries.	Сухостой	" "	
		<i>Hirshiporus abietinus</i> Donk	Валеж, сухостой	Обычен	
		<i>Inonotus cuticularius</i> Karst.	" "	Редок	
		<i>Phellinus chrysoloma</i> Karst.	Живые деревья, сухостой	Обычен	
		<i>Poria lenis</i> Karst.	Валеж	Редок	
		<i>Stereum hirsutum</i> Pers.	Валеж, сухостой	Обычен	
		<i>Tyromyces cinerascens</i> Bond. et Sing.	" "	Редок	
		Uredinales	<i>Coleosporium pinicola</i> Arth. Jack.	Хвоя	Обычен локально
			<i>Stonartium ribicola</i> Deitrich	Живые деревья	Обычен

О том, что связи кедрового еланика с консортами-патогенами изучены крайне недостаточно, говорят, в частности, результаты работ, проведенных в Японии: там анализируют иммунные системы сосен при инокуляции *Peridermium yamabense*, взятым с кедрового еланика, и исследуют цитологию гриба (Saho, 1985; Hiratsuka, 1986); из раковых язв, вызванных *Stonartium ribicola* на нем же, высеяли 85 видов грибов и 5 видов бактерий (Wicker, Yakota, 1982).

## V. 2. 2. Консорты мира насекомых

Беспозвоночные животные, тесно связанные со елаником трофически или топически, изучены также недостаточно. Основная сложность здесь заключается в их эврибионтности и широте пищевого спектра - чертах, необходимых для выживания в не слишком благоприятной среде. Кроме того, развитие распылительного покрова Северо-Востока Азии проходило в столь драматических условиях (похолодания, оледенения, трансгрессии), что можно говорить лишь о новейшем, голоценовом эндемизме фауны, ее локальных вариаций. Об этом не раз писал в свое время А. И. Куренцов (1967, 1968 и др.). Ему же (Куренцов, 1966) принадлежит утверждение о том, что энтомофауна хвойных на п-ове Камчатка имеет черты фауны темнохвойной тайги, хотя, как известно, ель и лиственница вместе занимают не более 8% покрытой лесом площади (см. гл. II).

К темнохвойным, как было показано выше, относится формация кедрового еланика, очевидно в некоторой степени унаследовавшая фауну ельников. Пожалуй, более всего это заметно по фауне короедов (*Scolytidae*), успешнее других переживших климатические катаклизмы и развивающихся также на лиственнице (Хоментовский, 1983а).

Не имея возможности детально проанализировать здесь состав фаунистических, стациональных и трофических группировок насекомых, так или иначе связанных с кедровым елаником, я приведу список их видов, составленный по известным литературным источникам (пользуясь случаем, выражаю искреннюю благодарность Т. В. Павленко, внесшей существенный вклад в систематизацию материала, Б. А. Коротяеву, А. Б. Егорову, Г. С. Медведеву, В. И. Кузнецову, В. Н. Кузнецову и И. М. Кержнеру за ценные консультации).

Список видов насекомых, в большей или меньшей степени являющихся консортами кедрового еланика (табл. 16), составлен как на основании всех уже упоминавшихся выше работ А. И. Куренцова и Л. А. Ивлиева, самого автора, так и по материалам других литературных источников (Бессолицына, 1987; Данилевский, Компанцев, 1979; Егоров, Бережных, 1987; Егоров, 1976; Матис, 1986; Кержнер, 1979,

1987; Коротяев, 1976; Криволицкая, 1958, 1973; Криволицкая, Ивановская-Шубина, 1966; Криволицкая, Медведев, 1966; Кузнецов, 1976; Кузнецов, 1975, 1981, 1984; Кузнецов, Семьянов, 1983; и др.).

Таблица 16

Насекомые, связанные в своем развитии с кедровым стлаником

N п/п	Отряд	Семейство	Вид	Известен на п-ве Камчатка
1	Homoptera	Lachnidae	<i>Cinara cembra</i> Seitner	*
2			<i>C. pinihabitans</i> Mordv.	?
3			<i>C. brauni</i> Börner	?
4			<i>Eulachnus pumilae</i> Inouye	
5			<i>E. thunbergii</i> Wilson	
6		Adelgidae	<i>Pincus cembrae</i> Chol.	
7	Hemiptera	Miridae	<i>Plesiadema sitaniki</i> Kerzhner	*
8			<i>Psallus ermolenkoi</i> Kerzhner	c?
9			<i>Plagiognathus pini</i> Vin.	c?
10		Anthracoridae	<i>Acomporis brevis</i> Kerzhner	*
11		Pentatomidae	<i>Chlorochroa juniperina</i> L.	*
12	Coleoptera	Elateridae	<i>Eanus costalis</i> Payk.	
13			<i>Selatossus gloriosus</i> Kishii	?
14		Hymenoptera	<i>Trachypterus acuminata</i> De Geer	*
15			<i>Anthaxia quadripunctata</i> L.	c?
16			<i>Melanophila cyanea</i> F.	*
17		Coccinellidae	<i>Seymus (Seymus) abietis</i> Payk.	
18			<i>Ajalala conglomerata</i> L.	
19			<i>A. bipunctata</i> L.	*
20			<i>Coccinella septempunctata</i> L.	*
21			<i>C. nivicola</i> Muls.	*
22			<i>Coccinella trifasciata</i> L.	*
23			<i>C. hieroglyphica mannerheimi</i> Muls.	*
24			<i>C. transversoguttata</i> Fald.	*
25			<i>Calvia quatuordecimguttata</i> L.	*
26			<i>C. duodecimmaculata</i> Gebl.	*
27			<i>Propylaea quatuordecimputata</i>	c?
28			<i>Myzia gebleri</i> (Crotch.)	*
29			<i>Anatis ocellata</i> L.	*
30			<i>A. halonis</i> Lewis	*

Продолжение табл. 16

N п/п	Отряд	Семейство	Вид	Известен на п-ве Камчатка
31		Tenebrionidae	<i>Corticeus linearis</i> F.	
32		Cerambycidae	<i>Acmaeops pratensis</i> L.	*
33			<i>A. marginata</i> F.	c?
34			<i>A. smaragdula</i> F.	
35			<i>A. septentrionis</i> Thoms.	
36			<i>A. angusticollis</i> Gebl.	*?
37			<i>Cornomutilla semenovi</i> Pl.	*
38			<i>Nivellia sanguinosa</i> Gyll.	
39			<i>Brachyta variabilis</i> Gebl.	
40			<i>Judolia sexmaculata</i> L.	*
41			<i>Oedocnema dubia</i> Fabr.	*
42			<i>Leptura succedanea</i> Lew.	
43			<i>Azemum amurense</i> Kr.	*?
44			<i>Callidium violaceum</i> L.	
45			<i>C. acneum</i> Deg.	
46			<i>Monochamus sutor</i> L.	*
47			<i>M. urusovi</i> (Fisch.)	c?
48			<i>M. impluviatus</i> Motsch.	c?
49			<i>Pogonocherus fasciculatus</i> Deg.	c?
50			<i>Rhagium japonicum</i> Bat.	
51			<i>Strangalia arcuata</i> Panz.	
52		Curculionidae	<i>Pissodes gyllenhalii</i> Gyll.	*
53			<i>P. pini</i> L.	
54			<i>Hylebius albosparsus</i> Boh.	c?
55			<i>Magdalis duplicata</i> Germ.	
56			<i>Anthonomus luckjanovitschi</i> Ter-Minassian	c?
57		Scolytidae	<i>Pityogenes foveolatus</i> Egg.	*
58			<i>P. baicalicus</i> Egg.	c?
59			<i>P. chalcographus</i> L.	?
60			<i>P. gracilis</i> Nils.	
61			<i>Polygraphus polygraphus</i> L.	*
62			<i>P. jezoensis</i> Nils.	*
63			<i>P. subopacus</i> Thoms.	*
64			<i>P. sachalinensis</i> Egg.	*

N п/п	Отряд	Семейство	Вид	Известен на п-ве Камчатка
65			<i>Dryocoetes pini</i> Niis.	
66			<i>Orthotomicus suturalis</i> Gyll.	
67			<i>Hylurgops glabratus</i> Zett.	
68			<i>Pityophthorus lichtensteini</i> Ratz.	
69			<i>Dryocoetes orientalis</i> Kurenz.	
70			<i>Cryphalus piceus</i> Egg.	
71			<i>Crypturgus hispidulus</i> Thoms.	*?
72			<i>Crypturgus pusillus</i>	
73		Pythidae	<i>Pytho depressus</i> L.	*
74		Dascillidae	<i>Macropogon pubescens</i> Motsch.	*
75	Lepidoptera	Geometridae	<i>Bupalus vestalis</i> Stg.	*
76			<i>Xanthorhoe kamtschatica</i> Djak.	*
77			<i>Eupithecia abietaria</i> Goeze	*
78			<i>Odontopera bidentata</i> Cl.	
79		Noctuidae	<i>Xestia sincera</i> H. Schafl.	c?
80		Lasiocampidae	<i>Cosmotriche lunigera</i> Esper	c?
81			<i>Dendrolimus superans sibiricus</i> Tschw.	c
82		Tortricidae	<i>Semasia (Zeiraphera) diniana</i> Gn	*
83			<i>Epinotia pinicola</i> Kuzn.	*
84			<i>Petrova immanitana</i> Kuzn.	
85		Lymantriidae	<i>Orygia antiqua</i> L.	
86	Hymenoptera	Xyelidae	<i>Xyela kamtschatica</i> Gussak.	*
87		Diprionidae	<i>Diprion pini</i> (L.)	
88			<i>D. similis</i> Htg.	
89			<i>Gilpinia pallida</i> (Klug.)	
90			<i>G. laevis</i> Jur.	
91			<i>G. variegata</i> Htg.	
92		Pteromalidae	<i>Dinotiscus eupterus</i> Wik.	
93			<i>Roptrocerus xylophagorum</i> Ratz.	
94		Siricidae	<i>Urocerus gigas taiganus</i> L.	*
95			<i>Sirex juvenis</i> L.	*

Обозначения: \* — вид известен из полуостровной и континентальной (северной) частях области, c — вид известен только из континентальной части области, ? — данные нуждаются в подтверждении

При всей неполноте и неравномерной представленности приведенных данных очевидно, что, как и в описанной выше ситуации с грибами-патогенами, насекомые-консорты представлены в основном голарктами и палеарктами (около 50% видов), региональный дальневосточный эндемизм выражен слабо. Это вновь подтверждает молодость кедровостланиковой формации, суровые условия ее становления и транзитивность массо-энергетических потоков. В группировках или сообществах сопутствующих стланику насекомых действует как бы "принцип временной оптимальности", отличающийся, как и все развитие стланика, своей стохастичностью и выражающийся в способности организмов пройти все необходимые этапы онтогенеза за краткие теплые месяцы в среде, благоприятность которой варьирует слабопредсказуемо.

### V. 2. 3. Позвоночные и кедровый стланик

Роль позвоночных животных в жизни стланиковой формации и стланика как организма исследована в наименьшей степени, что выглядит в общем парадоксально: большинство экономически важных промысловых пушных млекопитающих обитают в пределах его ареала. В отечественной литературе почти отсутствуют количественные характеристики структурных и функциональных моделей взаимодействующих популяций, хотя редкая работа, начиная с брошюры Б. А. Тихомирова и С. А. Пивник (1961), обходится без упоминания о важности стланика как одной из основ существования многоуровневой сети консументов, и это действительно так.

Распространению семян кедровых сосен кедровкой (*Nucifraga ssp.*), обитанию белки и медведя в экотопах белоствольной сосны (*P. albicaulis*) посвящены десятки детальных исследований в США, Канаде, Европе. В России отчет, вероятно, можно вести с работ Г. И. Коисва (1951) и Н. Ф. Реймера (1953, 1966), но, к сожалению, большая их часть имеет преимущественно зоологический характер (Кищинский, 1980; Воробьев, 1982; Бабенко, 1984) и не уделяет достаточно внимания собственно принципам, экологическим и этологическим механизмам коадаптации, их эволюционному становлению. Много разрозненных сведений содержится в работах по семенишению кедров сибирского и корейского и иногда попутно кедрового стланика — здесь, наоборот, преобладает лесоведческий акцент в ущерб описанию собственно зоохории.

Наверное, одну из самых полных (при всей ее краткости) сводок о стланичных связях млекопитающих и птиц с кедровым стлаником

дал В. Н. Моложников (1975). Доступные автору устные, рукописные, отчетные и опубликованные материалы о пицевых и стациальных связях позвоночных с кедровым стлаником на Камчатке, равно как и собственные наблюдения, позволяют представить в общем виде следующую картину.

При исключительной пищевой ценности семян ("орехов") кедрового стланика, занимающего не менее трети лесной территории Камчатки, роль его для животного мира региона огромна, если не основополагающая (принимая во внимание почвозащитную и водорегулирующую функции растения, которые я в настоящей работе не затрагиваю). Образно выражаясь, можно сказать, что если благополучие растительного мира Камчатки держится на горном рельефе и на вулканическом пепле, то благополучие ее животного мира держится на пососе, кедровом стланике и ягодниках.

Стланик, производя по сотне килограммов семян на гектаре почти ежегодно и образуя во время зимовки "подснежные термосы" – воздушные полости между слоем полегших ветвей и поверхностью земли (см. гл. IV), – предоставляет уникальные возможности перезимовки и питания млекопитающим, особенно грызунам, составляющим основу питания средних и крупных хищников. Даже после очень обильного урожая семян на следующую весну невозможно найти сколько-нибудь значительного их количества под деревьями: они полностью использованы животными.

Летом и осенью кедровостланиковый пояс служит для животных экологическим аналогом темнохвойного леса. Основным убежищем медведи считает заросли кедрового и ольхового стлаников А. С. Валенцев (личное сообщение), кедровый стланик дает укрытие в случае опасности черношапочному сурку (Моложников, 1975; А. С. Валенцев, личное сообщение), снежному барану (П. С. Вяткин, личное сообщение).

Встречаемость семян стланика в экскрементах бурого медведя на Восточной Камчатке достигает 6-8% случаев от общего числа учетов (при этом ягод – 30-40%); в экскрементах лисенцы – от 3 до 36%, в экскрементах соболя – от 3 до 13% в центральной части полуострова (ягод – до 60%), до 35% на севере (Михалева, 1960; Жукова, 1986; А. П. Никаноров, личное сообщение).

К сожалению, эти фиксации находок остатков семян (и хвоя) стланика в пище не сопровождаются указаниями на потребляемые объемы. Представление о последних могут дать сведения о питании медведя гризли (*Ursus arctos horribilis*) семенами викарианта кедрового стланика белоствольной сосны *Pinus albicaulis* в Северной Америке

(Mattson, Reinhart, 1994): в течение года среднее содержание семян сосны в экскрементах медведя превышало 80% (снижаясь до 75% лишь в июле). Переоценить значение этих цифр трудно.

### У. З. О ГОМЕОСТАЗЕ СОЮЗА "РАСТЕНИЕ - НАСЕКОМОЕ" НА ПРИМЕРЕ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА И ЛИСТОВЕРТКИ

В контексте сказанного в двух предыдущих разделах интересно рассмотреть некоторые особенности саморегуляции кедровостланикового сообщества при нарушении структурного и функционального равновесия. Такая возможность предоставилась в ходе имевшей место несколько лет назад вспышки массового размножения филлофага *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera, Tortricidae). Излагаемое ниже является краткой интерпретацией результатов исследования, выполненного автором совместно с Л. С. Ефремовой, Т. В. Павленко, Е. М. Маричевой (материалы находятся в печати).

На Камчатке вспышки массового размножения филлофагов прежде не были отмечены. В 1987 г. мы столкнулись с резким ростом численности этой, неизвестной до тех пор листовертки, развивавшейся на стланике в центральной части полуострова, в окрестностях с. Эссо (55° с. ш., 158° в. д., 460 м над ур. моря) в высотных пределах 450-1100 м над ур. моря.

Вид *Zeiraphera griseana* Hubner – синонимы: *Sphaleroptera diniana*, *Grapholita pinicolana*, *Poecilochroma occultana*, *Tortrix griseana*, *Steganoptycha diniana*, *Eparmonia diniana*, *Semasia diniana*, *Zeiraphera diniana* (Baltensweiler et al., 1977) – известен питанием хвоей лиственниц, елей, кедровых сосен в Палеарктике.

Вспышки его массового размножения в альпийских лиственничниках известны в Европе на протяжении двух последних столетий (Baltensweiler, 1964), методами дендрохронологии удалось продлить шкалу вероятных градаций до конца XIV в. (Schweingruber, 1979). Вспышки эти не носят катастрофического характера, поскольку система взаимоотношений между кормовыми растениями и насекомыми этого вида, сформировавшаяся в течение столетий, имеет высокий уровень саморегуляции (Furniss, Carolin, 1977; Плешанов, 1982; Baltensweiler, Rubli, 1984; Holsten et al., 1985).

Распространение листовертки на Камчатке носило характер мигрирующего очага. Его центр в 1988-1991 гг. находился почти на водоразделе восточного макросклона Среднего хребта, в верхнем течении р. Быстрая (бассейн р. Камчатка), с расширением границ вдоль долин рек на запад и восток от водораздела между западной и цент-



ральной частями полуострова. Общий характер развития очага был сходен с восточно-сибирским: его ежегодное пространственное смещение, резкое увеличение численности насекомых и столь же быстрый ее спад.

Насекомые во время вспышки массового размножения заселяли внешне вполне здоровые или незначительно ослабленные предыдущим объеданием, но отнюдь не усыхающие деревья кедрового стланика, выбирая самые крупные, выступающие ветви. Повреждаемость крон в разных растительных поясах, формациях и типах леса была неодинакова при естественном снижении по мере подъема в горы. Основное объедание хвой было отмечено на высотах 400-900 м над ур. моря, а в этих пределах максимум повреждений (до 100% числа крон в 1989 г. и до 60% в 1990 г.) был зафиксирован на высоте 550-700 м, в среднегорных и субальпийских редкостойных лиственничниках, где стланник растет в подлеске, в нижней и средней частях соответственно кедровостланикового пояса, т. е. в наиболее благоприятных для кормового растения экотопах. При этом часто склоны южной экспозиции (особенно крутые) как чрезмерно прогреваемые были заселены насекомыми менее северных. Очень мало поврежденных было отмечено и на рассредоточенных в подлеске слабосоменного "паркового" каменистоберезняка одиночных клонах стланика. При низкой численности в конце градиции стациональная (микrokлиматическая) избирательность листовертки проявилась более явно (рис. 70).

На Камчатке *Z. griseana* питается исключительно молодой (текущего года) хвоей кедрового стланика, не только игнорируя хвою лиственницы в природных условиях, но и погибая при вынужденном питании ею в лаборатории. В Палеарктике же этот вид является олигофагом, объедающим хвою лиственницы, кедра, сосны и ели (Baltensweiler, 1978). О причинах региональной камчатской монофагии насекомых пока можно только гадать.

Хвойные в различной степени устойчивы к потере листового аппарата. Ель и пихта усыхают при потере более 50% хвой, лиственница способна выдерживать неоднократную дефолиацию (Гирс, 1982), кедр сибирский усыхает при двукратной потере хвой (Плешанов, 1982). На Камчатке объедание листоверткой хвой кедрового стланика не привело к его гибели вообще.

Проиллюстрирую хронологию питания гусениц усредненной картиной детальных наблюдений 1988 г. Оказалось, что фенология листовертки на Камчатке на высоте 400-600 м над ур. моря была почти идентична наблюдавшейся на высоте 1800 м и выше в Швейцарских Альпах (последние данные по: Baltensweiler, 1966), что кроме прочего свидетельствует о субальпийском характере климатических условий полуострова даже на этих незначительных высотах.

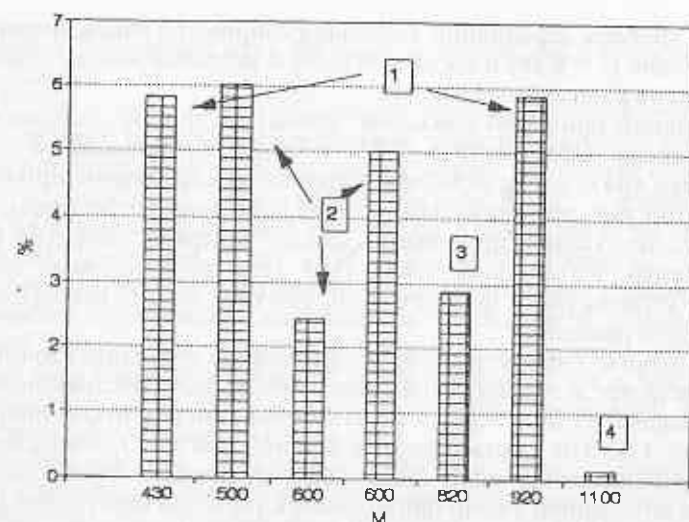


Рис. 70. Диаграмма объедания листоверткой хвой кедрового стланика в различных растительных формациях на конечном этапе развития вспышки численности (1991 г.): 1 - в относительно чистом поясе кедрового стланика, 2 - в субальпийских лиственничниках различной сомкнутости, 3 - в горном каменистоберезняке, 4 - в горной лесотундре (отдельные крупные стланики). По горизонтальной оси - высота положения экотопа над ур. моря, м; по вертикальной оси - процент поврежденных побегов от общего числа.

Первое появление и начало питания гусениц было отмечено 17 июня, когда свежая хвоя еще находилась в чешуях (освобождение от них началось 20 июня и продолжалось до конца месяца). Массовый выход гусениц проходил с 22 по 28 июня. Первой была повреждена и к концу июня полностью уничтожена хвоя верхушечных побегов, повреждены их неотвердевшие ткани. Гусеницы стали переходить к питанию хвоей боковых побегов и уничтожили ее за три-четыре дня. После этого (2-3 июля) плотность поселения листовертки резко упала, а с 5 по 14 июля на ветвях, представлявших собой голые оси, оплетенные паутиной, смешанной с экскрементами, встречались лишь единичные, в основном большие гусеницы - их основная масса перешла к окукливанию.

При умеренной численности гусеницы съедали хвоинки не полностью: длина оставленных пеньков составляла около 45% от нормальной. Эта частично объеденная хвоя после ухода листовертки продолжала расти и могла достичь половины нормальной длины.

Сравнение ежегодного линейного прироста побегов, уровней дефолиации в 1987-1991 гг. с метеоданными показало, что максимальный урон был нанесен стланику в 1989 г. и что в течение трех лет

вспышки уровень дефолиации тесно коррелировал с изменениями температур июня ( $r = 0,66$ ) и июля ( $r = 0,78$ ) и несколько менее с выпадением осадков в июле ( $r = 0,35$ ).

Основной причиной снижения линейного прироста стланика на 30-35% явилась дефолиация ( $r \text{ LI/BW} = -0,97$ ; обозначения см. в табл. 17). Однако сразу после ослабления пресса обесхвоивания прирост не только стал восстанавливаться до преградиционных величин, но и превзошел их, компенсируя вынужденную задержку развития (Гирс, 1982; Крамер, Козловский, 1983). При этом рост боковых побегов почти не уступал росту центрального, что тоже можно отнести к компенсаторной реакции.

Некоторые параметры, характеризующие охвоение стланика, в течение всех лет вспышки оставались относительно постоянными, мало зависящими от интенсивности наносимых листоверткой повреждений (табл. 17). Это длина неповрежденной хвои (NL), общее количество брахибластов на один побег (BQ), количество брахибластов с частично объеденной хвоей, приходящееся также на один побег (BD).

Таблица 17

Параметры, характеризующие объедание хвои кедрового стланика листоверткой *Zeiraphera griseana*

	1987 г.	1988 г.	1989 г.	1990 г.	1991 г.
LI	50,73±/4,00	46,67±/4,53	35,18±/2,25	40,50±/3,64	55,40±/3,33
NL	66,60±/4,02	60,87±/2,80	62,28±/1,60	57,83±/3,67	56,60±/2,74
BQ	35,00±/1,95	36,40±/1,75	31,03±/1,39	29,37±/3,52	34,37±/2,59
BN	28,67±/3,99	14,87±/4,71	5,70±/2,26	7,35±/2,16	31,57±/2,62
BD	2,80±/1,67	7,80±/2,78	2,88±/0,64	6,90±/1,45	1,10±/0,77
BW	3,55±/1,98	13,07±/3,92	22,78±/2,58	16,97±/2,16	1,40±/0,74

Примечание. LI – линейный прирост побегов, мм; NL – длина неповрежденной хвои, мм; BQ – суммарное число брахибластов на одном побеге; BN – число брахибластов с нормальной хвоей, на одном побеге; BD – число брахибластов с поврежденной хвоей, на одном побеге; BW – число брахибластов, полностью лишенных хвои на одном побеге

Если первые два показателя можно считать близкими к некоторой "норме" для стланика, произрастающего в условиях, подобных описываемым, то третий является косвенным свидетельством постоянного (во всяком случае, в последние годы) присутствия некоторого количества листовертки в насаждении. Наблюдения 1993 г. показали, что в отдельных местообитаниях, обозначенных выше как оптимальные для стланика (например, нижняя и средняя части высотного стланикового пояса), листовертка продолжает существовать с плотностью

поселения, по крайней мере, вчетверо меньшей, чем в последний (1991) год вспышки.

В 1991 г. было отмечено массовое преждевременное пожелтение и опадение хвои прежних лет, внешне не имевшей патологических изменений и повреждений. Обычно хвоя держится на побегах стланика 4-6 (до 8) лет, понемногу опадая каждой осенью. В 1991 г. в массе опадала не только самая старая, но и хвоя средних возрастов (1988 и 1987 гг.). Известно (Плешанов и др., 1978; Гирс, 1982; Плешанов, 1982), что хвоя, отрастающая на следующий после повреждения насекомыми год, отличается пониженным количеством пигментов и меньшей активностью фотосинтеза, а донором пластических веществ для растения служит хвоя старших возрастов. Она в данном случае и опала раньше положенного срока как следствие истощения чрезмерной нагрузкой при ежегодном объедании гусеницами.

Таким образом, кедровый стланик, в отличие от иных хвойных, часто гибнущих в результате объедания хвои насекомыми, показал исключительную устойчивость и не только выдержал имевшее место в 1988, 1989, 1990 гг. ежегодное обесхвоивание в среднем на 60-80% (в т. ч. ее полное уничтожение на 36, 73, 58% соответственно годам), но и сразу после прекращения пресса насекомых стал успешно восстанавливать продуктивность. Это лишний раз говорит о высокой степени саморегуляции субальпийских экосистем. Другой пример быстрой саморегуляции как сообществ насекомых, так и поврежденных ими деревьев наблюдался при гибели субальпийского леса от пеплопада извержения вулк. Толбачик в 1976-1977 гг. (Хоментовский, 1983б).

#### V. 4. ВМЕСТО ЗАКЛЮЧЕНИЯ

Кедровый стланик – растение, формация которого возникла и утвердилась в таких субэкстремальных и экстремальных условиях абиотической среды (к которым позже добавилась жесткая межвидовая конкуренция других эдификаторов), что единственный способ выживания для него – гибкость фенотипической реализации богатого генотипа. Чередование периодов арогенеза и идиоадаптаций таково, что последние имеют значительно меньшую длительность, чем у видов, существующих в среде с более или менее предсказуемыми изменениями. Соответственно интенсивность отбора новых форм, обогащение генотипа растений, в каждом новом поколении могущих оказаться в новой "норме" окружающих условий (Берг, 1977), должны быть велики. И это относится не только к морфогенезу и физиологии самого растения, но и к эволюции сообществ, формирующихся вокруг

него. Принцип образования короткодискретных во времени и в пространстве группировок для эффективного использования недолго существующих в благоприятном сочетании пищевых ресурсов дает возможность широкого развития наряду с хищническими симбиотическими, комменсальными или паразитическими межвидовыми отношениями. Изложенный выше материал подтверждает это прямо или косвенно.

Другое свойство стланика, позволяющее ему выжить, – максимальная автономность при начале развития на любом субстрате. Это обеспечивается микоризой, особенностями корневой системы, максимально возможным развитием фотосинтетического аппарата и способностью улавливать огромное количество солнечной энергии.

В силу генетической готовности реализовать оптимальный вариант выживания в каждой новой ситуации кедровый стланик не может рассматриваться как индикатор благоприятности условий развития для определенного (скажем, горного) набора видов растений. Исключением являются два состояния среды, где стланик просто не выживет изначально (и это может служить индикатором их неблагоприятности) – заболоченные почвы (отсутствие кислорода в верхних горизонтах) и существенное затенение кроны.

Однако стланик именно по причине наличия механизма быстрого экологического реагирования обладает другой, уникальной по чувствительности особенностью: он очень уязвим при резких изменениях состояния среды, и это проявляется не только при таких естественных катаклизмах, как вулканические извержения (Егорова, Хоментовский, 1988), но и при многогранном антропогенном воздействии (пожары, рубки леса, горные разработки, нарушения гидрологического режима, атмосферное загрязнение).

Другой областью, где может быть использована экологическая гибкость и чувствительность стланика, является мониторинг глобальных (а за ними и региональных) изменений климата. Составляя верхний предел распространения древесной растительности, стланик своей возрастной структурой, динамикой продуктивности и распространения может быть хорошим диагностом экологических последствий климатических изменений, отличаясь этим, скажем, от лиственницы, более пригодной для прямых дендроклиматологических построений (Шиятов и др., 1991).

Следовательно, использование перечисленных особенностей растения в прикладных целях имеет хорошую перспективу. Мало того, этот способ утилизации стланика как вида, формации и растения должен быть признан едва ли не единственно целесообразным. Несмотря на то, что стланик имеет достаточно уникальных компонентов, пригодных для пищевой и химической переработки, стратегическим принципом в отношении к нему должно быть правило мини-

мальной нарушенности его естественной среды. Кедровому стланику мы в огромной степени обязаны как всем богатством пушных, рыбных и иных пищевых ресурсов, так и отсутствием экологических бедствий – загрязнения воды, ветровой эрозии, эпизоотий. Веками сложившаяся на его основе стабильность экосистем – благо, переоценить которое невозможно.

При единственно разумной, на мой взгляд, стратегии эксплуатации любых природных ресурсов Камчатки (как во многом и всего Северо-Востока Азии), которая должна ставить во главу угла минимизацию их сырьевого потребления и максимизацию невещественного (в частности, рекреационного) использования, сохранность стланика, а с этим и сохранность не только природных комплексов, но и самой возможности жизни человека на этих территориях, вполне достижима. В противном случае сегодняшние призрачные экономические выгоды завтра обернутся как огромными материальными затратами на исправление содеянного, так и многими духовными потерями.

Это, впрочем, касается не только отношения к кедровому стланику. Известно (хотя в повседневной практике человек постоянно опровергает эту очевидность, движимый инстинктом потребления), что то, что мы знаем о строении и функционировании организмов и экосистем, гораздо меньше того, чего мы не знаем. Поэтому заведомо верными в отношении природных объектов могут быть лишь два банальных правила – больше изучать и меньше разрушать. В полной мере они приложимы к кедровому стланику.

Код	Дата	Фамилия	Форма 1-1
-----	------	---------	-----------

**Полная паспортизация пробной площади кедрового стланика**

Внести в форму данные либо зачеркнуть значок: (\*) в знак совпадения признаков, ненужное оставить без изменения

Пояснения. Пробная площадь закладывается в типичном массиве стланика (желательно плодоносящего). При сплошном стланиковом покрове ее размер 10х10 м, при куртинном расположении площадь последних необходимо умножить на коэффициент покрытия территории куртинами. Размер пробы указывать всегда.

<b>Общая административная и географическая характеристика</b>				
Область	Район	Лесхоз	Лесничество	Квартал
Привязка на местности (расстояние от населенного пункта – указать, какого)		Широта	Долгота	
		Высота над ур. моря (как можно точнее)		
Остров (*), название	Побережье (*)	Полуостров (*), название	Континент (*)	
<b>Место в рельефе</b>				
Характеристика местообитания по первому впечатлению (произвольно)				
Равнина (*)	Предгорье (*)	Низкогорье (*)	Среднегорье (*)	Высокогорье (*)
Широкая долина (*)	Пологий (градус ?) шлейф макросклона (*)		Начало крутого подъема (градус ?) макросклона (*)	
Завершение макросклона (*)	Плато (*)	Гребень водораздела (*)	Останец (*)	
Дюны побережья (*) или широких долин (*)	Морская (*) или речная (*) коса	Берег (*) реки, остров и река (*) или дельта (*)	Редки в равнинной (*) или приморской (*) тундре	
Междорная котловина (*)	Узкая (*) или широкая (*) долина ручья	Ледниковый цирк (*)	Водораздел между долинами ручьев (*)	
Примечания.				

<b>Форма 1-2</b>			
<b>Положение в ландшафте</b>			
Речной (*) или озерный (*) береговой вал	Тип отложений: аллювий (*), делювий (*), пролювий (*), коллювий (*), элювий (*) флювиогляциальные (*), лавовый поток (*), пирокластика (*), лахар (*). Возраст		
Пойма (*) или край болота (*)	Конус выноса (*)	Троговая долина (*)	Торфяники (*)
Надпойменная терраса (*), какая?	Часть склона коренного берега: шлейф (*), низ (*), середина (*), верх (*), уступ (*), бровка (*), иное (*)		Конечная (*) или боковая (*) морена
Экспозиция	Крутизна	Относительная высота над _____	
Примечания			
<b>Почвенно-грунтовые условия</b>			
Почва не выражена: скала (*), каменистая осьпь (*), песчано-галечные отложения (*), иное (*)	Почва выражена: мощность, см характер и мощность подстилки, см	Рабочее название почвы	
Почва подстилается: глиной (*), суглинком (*), супесью (*), песком (*), мелкообломочным (*) или крупнообломочным (*) материалом			
Ближайший ледник (название _____) или снежник (*) удален на _____ км к С,Ю,В,З; его размеры (_____) и состояние			
Почвенная мерзлота: сезонная (*), длительная (*); глубина верхней границы, см _____; глубина нижней границы, см _____; мощность слоя, см _____; характер ледяных включений:			
Основной тип увлажнения (в процентах): атмосферное (* _____), атмосферно-склоновое (* _____), напорное (* _____), пойменное (* _____)			
Дренаж: нормальный (*), затрудненный (*), слабый (*)			
Примечания.			

Форма 1-3							
Сообщество кедрового стланика							
Рабочее название ассоциации (типа леса, насаждения, биогеоценоза)							
Характер стланикового древостоя: цельный пояс (*) или его фрагменты (*), куртины среди тундры (*), подлесок в прямостоячем насаждении (*), инверсионное инграциональное "поле" на склоне (*), иное (*)							
Затенение стланика: незначительно (отдельные деревья среди стланика (*), фрагментарное (чередование куртин прямостоячих и стланика (*), умеренное (*) или угнетающее (*) - стланик в подлеске прямостоячего древостоя							
Средние таксационные показатели полога прямостоячих (указать источник):							
Высота, м (макс. )	Диаметр на 1,3 м		Сомкнутость (*) или полнота (*)		Бонитет ; макс. возраст, лет		
Смежные фитоценозы (кратко перечислить)							
Сомкнутость (проективное покрытие) полога стланика, %							
Усредненные таксационные характеристики стланика на пробной площади:							
СВ - сезонная высота (перпендикуляр от вершины ветвей-стволов к земной поверхности) м в т.ч. макс.		ДК - диаметр кроны отдельного дерева или группы (если визуально выделить особь невозможно), м		Рисунок очертаний кроны (план и профиль)			
NB - число скелетных ветвей (ветвей-стволов) на единицу площади пробы или куртины		ДО - диаметр ветви-ствола у основания (если возможно - у корневой шейки), см макс.		ДС - диаметр ветви-ствола у выхода на дневную поверхность, см макс.		ЛВ - длина скелетной ветви от точки измерения ДО, м (для обоих измерений подять подстилку)	
Диаметры ветвей-стволов (ВС) через каждый метр, считая от ДО; обязательно указать длину оставшейся вершинки, м							
№№	ВС-1	ВС-2	ВС-3	ВС-4	ВС-5	Срди	
1							
2							
3							
...							
Число строк увеличить соответственно числу измеряемых стволов							
Примечания.							

Форма 1-4					
Геоботаническая характеристика растений нижних ярусов сообщества стланика (количество строк определяется количеством учитываемых видов в каждой группе, с приложением дополнительных ведомостей)					
Вид	Обилие	Покрытие	Высота	Размещение	№ образца
Кустарники					
Кустарнички и травы					
Мхи					
Лишайники					
Примечания.					

Код	Дата	Фамилия	Форма 2-1
-----	------	---------	-----------

**Учет семеношения кедрового стланика**

**Пояснение**

Учет проводится по скелетным ветвям стланика (не по деревьям!) на нескольких площадках от 1 до 4 м<sup>2</sup> в пределах пробы (форма 1), с последующим пересчетом на всю площадь последней. Площадки до начала учета *окаймляются* веревками или иными метками по углам, на них фиксируется *специфика микростанции и собственно стланика*. *Необходимо указывать размер каждой площадки и процент покрытия плодоносящим стлаником данной территории в целом (форма 1)*.

С каждой пробы собрать не менее 30 шишек, сразу (в сыром виде) измерить их диаметр, длину и массу. Зафиксировать все образцы повреждений и аномалий.

**Процедура подсчета**

В пределах учетной площадки (размер ее должен быть записан *заранее*) на каждой скелетной ветви (ветви-стволе), а на ней - на каждом плодоносящем побеге подчитывается число шишек по схеме "О-Ш" (О - ошник, или шишки урожая будущего года, Ш - шишки урожая текущего года). Запись (пара чисел) делается по каждому побегу отдельно. Когда измерены все побеги на данной скелетной ветви, колонка пар чисел подчеркивается жирной линией.

Пройденные измерения ветви обязательно помечаются во избежание повтора. Недопустимо складывать или смешивать учетные данные с разных площадок. При подсчете шишек по формуле О-Ш желательно указать число поврежденных (в круглых, квадратных скобках и др.), входящих в общее число шишек. Пример: "(2)1 - [1]3" означает, что на этом побеге мы имеем 3 шишечки ошники, из которых одна повреждена галлицей, и 4 шишки второго года, из которых одна повреждена видницей

Код	Дата	Фамилия	Форма 2-1				
Общая административная и географическая характеристика (из формы 1)							
Область	Район	Лесхоз	Лесничество	Квартал			
Привязка на местности (расстояние от населенного пункта)				Широта		Долгота	
				Высота над ур. моря (точные)			
Остров (*)	Побережье (*)	Полуостров (*)	Континент (*)				
Размер учетных площадок (АхВ), м (в сумме они составляют размер пробы)				Код и полный размер всей пробной площади			
УП1	УП2	УП3	УП4	УП5	УП6	УП7	УП8
Учет семеношения на побегах в пределах одной учетной площадки (показана "шапка"). Число столбцов в ведомости определяется числом скелетных ветвей, число строк - числом плодоносящих побегов. Для каждой площадки в пределах пробы желательна отдельная ведомость учета							
СВ1	СВ2	СВ3	СВ4	СВ5	...	СВn	
О-Ш	О-Ш	О-Ш	О-Ш	О-Ш	О-Ш	О-Ш	
Примечания.							

## Литература

- Абаимов А. П., Коропатский И. Ю. Лиственница Гмелина и Каяктра, Новосибирск, 1984. 121 с.
- Абатуров А. В., Ефремов Д. Ф. Характеристика снежного покрова и сезонного промерзания почв в лесах центральной части полуострова Камчатка // Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1965. Вып. 7. С. 158-182.
- Алафанос Л. И. Сезонный рост кедра в Северном Приобье // Экология лесов Севера. Тез. докл. I всесоюз. совещ. Сыктывкар, 1989. Т. 1. С. 7-8.
- Александрова А. Н. Спорно-пыльцевые спектры современных отложений Сахалина // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1978. С. 77-82.
- Александрова А. Н. Плейстоцен Сахалина. М., 1982. 192 с.
- Алфимов А. В. Термическая дифференциация геонетом верховий Колымы // Автореф. дис. ... канд. геогр. наук ИГ СО АН СССР. Иркутск, 1989. 18 с.
- Андреев Д. П., Пугачев А. А. Трансформация растительного опада в почвах Охотской горной провинции // Экология. 1983. Вып. 2. С. 8-13.
- Архангельский А. А., Карташова Г. Г. Палеогеография Колымской низменности в позднем плейстоцене // Климаты Земли в геологическом прошлом. М., 1987. С. 206-214.
- Атлас лесов СССР. М.: ГУТК, 1973. 222 с.
- Атроскин В. Г., Казуцкий К. К., Тюрников Ф. Т. Древесные породы мира. Т. 3. Древесные породы СССР. М., 1982. 264 с.
- Бабенко В. Г. О населении птиц кедрового стланика в нижнем Приамурье // Орнитология. 1984. Вып. 19. С. 171-172.
- Баркалов В. Ю. Сосудистые растения высокогорий Курильских островов // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 9-11.
- Бейдеман Н. И. Эколого-биологические основы смен растительного покрова // Ботан. журн. 1953. Т. 38. Вып. 4. С. 476-484.
- Бере Л. С. Опыт разделения Сибири и Туркестана на ландшафтные и морфологические области // Сб. в честь Д. Н. Анучина. М., 1913. С. 1-37.
- Бере Л. С. Основы климатологии. Л., 1938. 455 с.
- Бере Л. С. Труды по теории эволюции. Л., 1977. 387 с.
- Беспалый В. Г., Давидович Т. Д. Стратографы плейстоцена Камчатки // Вопросы стратиграфии плейстоцена Камчатки. Магадан, 1974. С. 26-82.
- Бессолупина Е. П. Щелкуны (Coleoptera, Elateridae) горно-таежных районов // Насекомые зоны БАМ. Новосибирск, 1987. С. 17-28.
- Бискс С. Ф. Палеоген и неоген крайнего северо-востока СССР. Новосибирск, 1978. 264 с.
- Бобринев В. П., Рычков В. Ф. Семенная продуктивность кедрового стланика при низких урожаях. Информ. листок Читинского ЦНТИ. Вып. 76-84. Чита, 1984. 5 с.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.
- Боярская Т. Д., Малаева Е. М. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде. М., 1967. 201 с.
- Боярская Т. Д., Черняк А. В. Субфоссильные и голоценовые спорно-пыльцевые спектры долины нижнего течения Амура // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1978. С. 72-76.
- Брайцева О. А., Мелехесцев И. В., Ефеева И. С., Луникина Е. Г. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М., 1968. 227 с.
- Брайцева О. А., Егорова И. А., Сулержицкий Л. Д. Тефрохронологические исследования вулкана Карымский // Вулканология и сейсмология. 1979. № 1. С. 48-58.
- Брайцева О. А., Егорова И. А., Сулержицкий Л. Д. Тефрохронологические и палинологические исследования в районах активного вулканизма // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1983. Вып. 6. С. 84-91.
- Брайцева О. А., Сулержицкий Л. Д., Литасова С. Н., Гребзда Э. И. Радиоуглеродные даты отложений почвенно-пирокластических чехлов Ключевской группы вулканов // Вулканология и сейсмология. 1984. № 2. С. 110-116.
- Брайцева О. А., Кирьяков В. Ю., Сулержицкий Л. Д. Маркирующие прослойки голоценовой тфыры Восточной вулканической зоны Камчатки // Вулканология и сейсмология. 1985. № 5. С. 80-96.
- Брайцева О. А., Литасова С. Н., Сулержицкий Л. Д. и др. Радиоуглеродное датирование и палинологическое изучение почвенно-пирокластического чехла подтожий вулканов Карымский и Малый Семячик // Вулканология и сейсмология. 1989. № 1. С. 19-35.
- Будников Ф. Описание лесов Приморской области // Сб. по управлению Восточной Сибирью. 1898. Т. 5., вып. 1. 488 с.
- Будников В. А., Мархинин Е. К., Овсянников А. А. Количество, распространение и петрохимические особенности пирокластики Большого трещинного Толбачинского извержения // Геологические и геофизические данные о Большом трещинном Толбачинском извержении. М., 1978. С. 32-43.
- Буканов Б. А. Геоботанический словарь. Алма-Ата, 1975. 214 с.
- Былинкина А. А. К исследованию сухих речек Ключевского вулкана // Тр. Лаборатории вулканологии АН СССР. М., 1954. Вып. 8. С. 236-242.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М., 1975. Т. 3. 428 с.
- Васильев В. Н. Каменистая береза (*Betula ermanii* Cham. S.L.) // Ботан. журн. 1941. Т. 26, вып. 2-3. С. 172-208.
- Васильев В. Н. К систематике и географии дальневосточных берез // Ботан. журн. 1942. Т. 27, вып. 1-2. С. 3-19.
- Васильев В. Н. Растительность северной части вулканического кольца Тихого океана // Изв. ВГО. 1944а. Т. 76, вып. 5. С. 223-240.
- Васильев В. Н. Несколько слов к вопросу о происхождении тайги // Природа. 1944б. № 3. С. 71-72.
- Васильев В. Н. Краткий очерк растительности Курильских островов // Природа. 1946. Вып. 6. С. 40-53.
- Васильев В. Н. Растительность Анадырского края. М.; Л., 1956. 218 с.
- Васильев В. Н. Флора и палеогеография Командорских островов. М.; Л., 1957. 260 с.
- Васильев Н. Г. Особенности распределения высокогорной лесной растительности северо-западной Пацифики // Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей: Тез. докл. всесоюз. конф. Апатиты, 1984. С. 6-7.
- Васильев Н. Г., Куренцова Г. Э. Поясность растительного покрова на горе Ко в среднем Сихотэ-Алине // Комаровские чтения. Владивосток, 1960. Вып. 8. С. 21-40.
- Васильев Н. Г., Прозоров Ю. С., Хаментовский А. С. Природные особенности леса, болота и заболоченные земли бассейна реки Гимой // Комаровские чтения. Владивосток, 1967. Вып. 14. С. 3-42.
- Васильев Н. Г., Степанова Ю. Д. Высотная поясность растительности вулкана Шивелуч // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток, 1971. Т. 1. С. 164-168.
- Васильев Н. Г., Ефремов Д. Ф., Розенберг В. А. и др. Краткий очерк растительности бассейна р. Яй (Северный Сихотэ-Алинь) // Комаровские чтения. Владивосток, 1976. Вып. 24. С. 3-29.

- Васильев Н. Г., Розенберг В. А. Высотные пределы распространения древесной растительности на Курильских островах // Пробл. ботаники. 1977. Вып. 13. С. 69-74.
- Васильев Н. Г., Розенберг В. А. Подгольцовые леса Советского Дальнего Востока // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. 9-го всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 64-65.
- Васильев Н. Г., Чумин В. Т. Высокогорная растительность южного побережья Охотского моря // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 101-105.
- Васильковский А. П. Граница тундровой растительной зоны на северном побережье Охотского моря // Ботан. журн. 1950. Т. 35, вып. 3. С. 298-300.
- Васильковский А. П. Новые данные о границах распространения деревьев и кустарников-мелкообразователей на Крайнем Северо-Востоке СССР // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1958. Вып. 13. С. 187-204.
- Велижегин А. Г. Пути становления фауны Курильских островов // Бюл. МОНП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 4. С. 5-15.
- Вехов В. П. Поведение кедрового стланика (*Pinus pumila*) в условиях лесостепи // Науч. докл. высш. шк. Сер. биол. наук. Вып. 4. 1958. С. 143-146.
- Вехов В. П., Вехов В. П. Хвойные породы Лесостепной станции (итоги интродукции). М., 1962. 148 с.
- Визулидзе Н. А., Карпачевский Л. О. Характеристика водно-физических свойств и водного режима лесных почв центральной части долины р. Камчатки // Почвоведение. 1961. Вып. 10. С. 30-43.
- Вирсов В. А. Кедровый стланик // Леса Дальневосточного края. М., 1933. 246 с.
- Витницкий Г. Н., Воробьев Д. П., Кабанов И. Е. Характеристика физико-географических районов // Дальний Восток, физико-географическая характеристика. М., 1961. С. 301-378.
- Вихров В. Е., Костарева Л. В. Анатомическое строение древесины корней некоторых хвойных пород // Ботан. журн. 1960. Т. 45, вып. 9. С. 1259-1269.
- Воробьев Д. П. Растительность южной части побережья Охотского моря // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. М., Л., 1937. Т. 2. С. 19-102.
- Воробьев Д. П. Растительность Курильских островов. М., Л., 1963. 42 с.
- Воробьев Д. П. Дендрофлора северо-восточных районов Дальнего Востока // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток, 1971. Т. 1. С. 137-158.
- Воробьев В. Н. Кедровка и ее взаимосвязи с кедром сибирским. Новосибирск, 1982. 113 с.
- Ворошилова Г. И. Морфолого-анатомическое строение хвоя некоторых хвойных пород Севера // Сб. тр. ЯФ СО АН СССР. 1974. Вып. 5. С. 56-59.
- Гизалий Г. И., Моложников В. Н. История ботанических исследований на Байкале (Итоги и перспективы эколого-ботанических работ). Новосибирск, 1982. 153 с.
- Гире Г. Н. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск, 1982. 246 с.
- Гиперман Р. Е. История растительности восточной части Советской Арктики в миоцене и плейстоцене // Стратиграфия и палеогеография антропоцена. М., 1982. С. 91-100.
- Гудюков С. И. Субальпийское редколесье Саян // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1966. Т. 4, вып. 1. С. 3-6.
- Голубева Л. В., Караулова Л. П. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР // Тр. ГИН АН СССР. М., 1983. Вып. 366.
- Горовой И. Г., Шаповал И. И., Васильев Н. Г. Высокогорная флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская обл.) // Комаровские чтения. 1974. Вып. 21. С. 5-42.
- Горюхов Е. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М., Л., 1935. 141 с.
- Горюхов К. Б. Фаунистические связи между Сибирью и Центральной Европой // Тез. докл. VII междунар. симпози. по энтомологии Средней Европы. Л., 1977. С. 32-33.
- Горчаковский П. Л., Шиптов С. Г. Верхняя граница леса в горах бореальной зоны СССР и ее динамика // Ботан. журн. 1977. Т. 62, вып. 11. С. 1560-1571.
- Горчаковский П. Л., Шиптов С. Г. Фитондикация условий среды в природных процессах в высокогорьях. М., 1985. 209 с.

- Гравков В. К., Берлан А. П., Алексеева Л. М., Григоров А. Н. Вертикальное распределение растительности в высокогорье вулканов Титя и Приво (Курильские острова) // Изучение и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. 9-го всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 72-73.
- Грибков П. Ф. Кедровый стланик древовидной формы на Камчатке // Вопр. географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1964. Вып. 2. С. 114-115.
- Гришин С. Ю. Верхняя граница леса в Ключевской группе вулканов (Камчатка) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток, 1988а. С. 193-201.
- Гришин С. Ю. Структура растительности экотона верхней границы леса на сопке Дальняя Плеская (Камчатка) // Комаровские чтения. Вып. XXXV. Владивосток, 1988б. С. 159-175.
- Гришин С. Ю. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Тодбашинского Дола // Ботан. журн. 1992. Т. 77, вып. 1. С. 92-100.
- Гроссет Г. Э. Кедровый стланик (материалы к изучению и хозяйственному использованию). М., 1959. 143 с.
- Гулиашвили В. Э. Альпийская граница древесной растительности на Кавказе в связи с почвенно-климатическими условиями // Изв. ВГО. 1958. Т. 90, вып. 2. С. 158-163.
- Гуцуко И. И. Извержения вулканов мира (каталог). М., 1979. 474 с.
- Давидович Т. Д. Развитие растительности Камчатки в плейстоцене по данным пыльцевого анализа // Вопросы стратиграфии плейстоцена Камчатки. Магадан, 1974. С. 93-108.
- Дашинский М. Л., Колтанцев А. В. Новые данные о жуках-дровосеках (Coleoptera, Cerambycidae) острова Кунашир, с описанием отдельных личиночных форм // Насекомые-разрушители древесины и их энтомофаги. М., 1979. С. 216-235.
- Дороница Ю. А. Растительность бассейна реки Уды (Хабаровский край): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1966. 20 с.
- Егоров А. Б. Обзор фауны долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Приморского края // Энтомол. обозрение. 1976. Т. 55, вып. 4. С. 826-841.
- Егоров А. Б., Березных Е. Д. Фауна жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) западного и центрального участков БАМ // Насекомые зоны БАМ., Новосибирск, 1987. С. 29-40.
- Егорова И. А. Палеонтологическая характеристика вулканогенно-осадочных отложений в применении к стратиграфии // Вулканический центр: строение, динамика, вещество (Карымская структура). М., 1980. С. 52-76.
- Егорова И. А. История развития растительности Камчатки в голоцене // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 220-223.
- Егорова И. А. Палеогеография района Карымского залива в позднем плейстоцене // Вопросы географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1990. Вып. 10. С. 135-140.
- Егорова И. А., Хоментовский П. А. Кедровый стланик как индикатор вулканической активности // Вулканология и сейсмология. 1988. Вып. 6. С. 82-88.
- Егорова И. А., Лушквина Е. Г., Озоркина С. П., Лошмакова В. В., Сорокина В. К. Новые палеоботанические исследования эоплейстоценовых и плейстоценовых отложений Центрально-Камчатской депрессии // Материалы междунар. симпози. "Стратиграфия и корреляция четвертичных отложений Азии и Тихоокеанского региона". М., 1991. С. 48-62.
- Евсипов И. Н. Длительность фенологических фаз у лиственных на верхнем и нижнем пределах ее распространения в горах Камчатки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1964. Т. 8, вып. 2. С. 57-59.
- Ермаков Е. А., Алыпина О. М., Егорова И. А. Состав и возраст алпийской серии и платобазальтов Юго-Восточной Камчатки // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1969. Вып. 4. С. 115-123.
- Ефремов Д. Ф. Корневые системы лиственницы курильской на Камчатке // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1964. Т. 8, вып. 2. С. 47-55.
- Ефремов Д. Ф. Леса Камчатки // Леса Дальнего Востока. М., 1969. С. 212-227.



- Ефремов Д. Ф. Типы лиственных лесов центральной части Камчатки // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока: Сб. тр. ДальНИИЛХ. М., 1973а. Вып. 13. С. 130-160.
- Ефремов Д. Ф. О генезисе лиственных лесов центральной части Камчатки // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока: Сб. тр. ДальНИИЛХ. М., 1973б. Вып. 13. С. 68-84.
- Ефремов Д. Ф., Хоменковский П. А. Хозяйственные группы типов леса формации кедрового стланика на Камчатке // Экологическая роль горных лесов: Тез. докл. всесоюз. конф. Бабушкин, 1986. С. 59-61.
- Ефремова Л. С., Ивлиев Л. А. О плодородии кедрового стланика на Камчатке // Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока: Тез. докл. всесоюз. конф. Ч. 2. Хабаровск, 1972. С. 158-159.
- Жуков В. М. Основные черты структуры климата в погодах разных физико-географических районов южной части полуострова Камчатка // Природные условия и районирование Камчатской области. М., 1963. С. 69-87.
- Жукова Л. А. Биотическое распределение и питание личицы Кроноцкого заповедника: Дипломная работа. Биол.-почв. фак. ДВГУ. Владивосток, 1986. 37 с. (рукопись).
- Зайцев Г. А., Игнатов Е. И., Поспелова Е. Б. Индикация воздействий моря на берега по растительности // Роль географии в ускорении научно-технического прогресса: Тез. докл. VIII совещ. географов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1986. Вып. 1. С. 50-51.
- Зони С. В., Карпачевский Л. О., Стефин В. В. Лесные почвы Камчатки. М., 1963. 254 с.
- Зубаков В. А., Борзенков Н. И. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л., 1983. 214 с.
- Ивлиев Л. А., Колотов Д. Г. О некоторых массовых вредителях лесов Камчатки // Тез. докл. IV съезда ВЭО. Т. 2. М.; Л., 1959. С. 120-122.
- Ивлиев Л. А. О некоторых экологических особенностях дендрофильной энтомофауны Камчатки // Тез. докл. Второго науч. совещ. географов Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1962. Вып. 2. Секц. биогеогр. С. 22-26.
- Ивлиев Л. А., Колотов Д. Г. О некоторых массовых вредителях семян хвойных пород на Камчатке // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1962. Вып. 15. С. 83-88.
- Ивлиев Л. А. Вредители лесов Камчатки и меры борьбы с ними // Защита зеленых насаждений от вредителей и болезней: Сб. тр. ЦНИИЭИ. М., 1963. С. 68-73.
- Ивлиев Л. А., Колотов Д. Г. Дровосеки Камчатки // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1963. Вып. 19. С. 117-123.
- Ивлиев Л. А., Колотов Д. Г. Новые данные о короедах (Coleoptera, Iridae) Магаданской области // Вредные насекомые советского Дальнего Востока. Владивосток, 1966а. С. 5-42.
- Ивлиев Л. А., Колотов Д. Г. Дровосеки (Coleoptera, Cerambycidae) Магаданской области // Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка и Магаданской области. М.; Л., 1966б. С. 112-124.
- Ивлиев Л. А., Колотов Д. Г. Насекомые - вредители стланиковых лесов Магаданской области // Вредные насекомые лесов советского Дальнего Востока. Владивосток, 1966в. С. 65-96.
- Исигатенко И. В., Котляров И. И., Пугачев А. А. Запасы и структура растительной массы в горных ландшафтах Северного Охотоморья // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток, 1979. С. 5-15.
- Исигатенко И. В., Пугачев А. А. Динамика растительной массы и биологический круговорот в горнотундровых и кедровостланиковых ландшафтах Северного Охотоморья // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток, 1979. С. 92-124.
- Игошина К. Н. Высокогорная растительность Среднего Урала // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16, № 1. С. 3-69.
- Ирошников А. И. Плодородие и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири // Плодородие лесных пород Сибири. Новосибирск, 1982. С. 98-117.
- Кабанов Н. Е. Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. Т. 2. М.; Л., 1937. С. 273-332.
- Кабанов Н. Е. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток, 1940. 212 с.
- Кабанов Н. Е. Камениоберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. М., 1972. 137 с.
- Кабанов Н. Е. Особенности ареала и высотные пределы распространения каменистой березы (*Betula stamii* Cham.S.L.) в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке // Проблемы биогеоэкологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 75-88.
- Капорина Г. А. Формирование пионерных ландшафтов на аккумулятивных берегах дальневосточных морей // Роль географии в ускорении научно-технического прогресса: Тез. докл. VIII совещ. географов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1986. Вып. 1. С. 11-12.
- Калитин Н. Н. Актинометрия. Л., 1938.
- Кальке Х. Д. Южная граница позднелайтоценевого европейско-сибирского фаунистического комплекса в Восточной Азии // Берингия и кайнозой: Сб. материалов всесоюз. симпозиума. Владивосток, 1976. С. 263-272.
- Каппер О. Г. Хвойные породы (лесоводственная характеристика). М.; Л., 1954. 304 с.
- Каревская И. А. Спорово-пыльцевые спектры флювиогляциальных и аллювиальных отложений в районе верхнего течения реки Колымы // Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. М., 1971. С. 74-89.
- Каревская И. А. Особенности позднелайтоценовых ландшафтов северного побережья Охотского моря // Палеонтологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток, 1978. С. 46-52.
- Карташова Г. Г., Архангельская А. А., Пиримова Л. Г. Олигоценное похолодание в Северной Якутии (низовья Колымы) // Климаты Земли в геологическом прошлом. М., 1987. С. 165-174.
- Кержнер И. М. Новые полужесткокрылые (Heteroptera) с Дальнего Востока СССР // Новые виды насекомых Сибири и Дальнего Востока. Л., 1979. С. 14-65.
- Кержнер И. М. Полужесткокрылые (Heteroptera) Камчатской области // Таксономия насекомых Сибири и Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1987. С. 56-62.
- Кищенко И. Т. Сезонный рост сосны в различных условиях местопроизрастания в связи с температурным режимом воздуха и почвы // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1978. С. 12-30.
- Кищинский А. А. Птицы Корякского нагорья. М., 1980. 336 с.
- Колесников Б. П. Вечная мерзлота на Сихотэ-Алине // Вести ДВФ АН СССР. 1939. Т. 33, вып. 1. С. 85-95.
- Колесников Б. П., В. Л. Комаров и ботанико-географическое районирование советского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток, 1957. Вып. 6. С. 3-26.
- Колесников Б. П. Растительность // Дальний Восток (физико-географическая характеристика). М., 1961. С. 183-245.
- Колесников Б. П. К вопросу о классификации форм динамики лесного покрова // Материалы по динамике растительного покрова: Тез. докл. всесоюз. совещ. Владимир, 1968. С. 33-36.
- Колесников Б. П. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1969. 106 с.
- Колесникова Р. Д., Чернотубов А. И., Деряжский Р. И. Содержание основных масел в некоторых видах *Pinus* и *Sedrus* // Растительные ресурсы. 1980. Т. 16, вып. 1. С. 108-112.
- Колычек В. Г. Верхняя граница леса в Украинских Карпатах, ее современное состояние и динамика // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т ботаники АН УССР, 1960. 16 с.
- Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатка. Л., 1927. Т. 1. 339 с.
- Комаров В. Л. Растительность морских берегов полуострова Камчатка // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. М.; Л., 1937. Т. 2. С. 7-17.

- Комаров В. Л. Избранные сочинения Т. 6. Ботанический очерк Камчатки. М.; Л., 1950. С. 461-525.
- Комаров В. Л. Избранные сочинения. Т. 7. Флора полуострова Камчатки. Ч. 1. М.; Л., 1951. 506 с.
- Копев Г. И. Кедр в сосновых лесах Сибири // Ботан. журн. 1951. Т. 36, вып. 4. С. 398-399.
- Коротяев Б. А. Обзор фауны жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Камчатского полуострова // Растительноядные насекомые Дальнего Востока: Тр. ЗИН АН СССР. Т. 62. Л., 1976. С. 43-52.
- Корчагин А. А. Понятие о консорции // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 15-25.
- Косы Н. И. О границе леса, кривоветель и стланика в высокогорьях Советских Карпат // Ботан. журн. 1962. Т. 47, вып. 7. С. 957-969.
- Котляров И. И. Поверхностный сток талых вод с площадей, занятых кедровым стлаником, и с вырубкой-гарей // Влагооборот и микроклимат лесных биогеоценозов. Владивосток, 1979. С. 43-54.
- Краева Г. С. Сухие реки районов Ключевской и Авачинской группы вулканов // Вопр. географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1964. Вып. 2. С. 56-62.
- Краева Г. С., Лукинина Е. Г., Егорова Н. А., Султрэстичкий Л. Д. Возраст последнего оледенения Камчатки // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1983. Вып. 6. С. 90-94.
- Крамар П. Ф., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.
- Кривошукан Г. О. Короеды острова Сахалин. М.; Л., 1958. 195 с.
- Кривошукан Г. О., Ивановская-Шубина О. И. Фауна тлей (Homoptera, Aphidoidea) Курильских островов // Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка, Магаданской области. М.; Л., 1966. С. 18-24.
- Кривошукан Г. О., Медведев Л. Н. Фауна жуков-щитоводов (Coleoptera, Chrysomelidae) Курильских островов // Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка, Магаданской области. М.; Л., 1966. С. 25-33.
- Кривошукан Г. О. Энтомофауна Курильских островов. Л., 1973. 315 с.
- Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Казакова Н. Ф. Кедр. М., 1983. 216 с.
- Крылов А. Г., Осипов С. В. Растительность субальпийско-подгольцового пояса хребта Ям-Алинь // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 80-81.
- Крылов А. Г. Спектры растительных зон советского Дальнего Востока // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. VIII делегат. съезда всесоюз. ботан. о-ва. Алма-Ата, 1988. С. 218.
- Крычков В. В. Факторы, определяющие верхние пределы растительных поясов в Хибинских горах // Тр. Хибин. геогр. станции. Вып. 1. М., 1960. С. 174-214.
- Куваев В. Б. Особенности высотного распределения растений в условиях резко континентального климата // Пространственная структура экосистем. Л., 1982. С. 85-95.
- Куваев В. Б. Холодные голышковые пустыни. М., 1985. 78 с.
- Куваев В. Б. Особенности высотного распределения флоры в районах с приморским и континентальным климатом Магаданской области (Кольимский хребет) // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 61-65.
- Кузнецов В. И. Листовертки-бурильщики трибы Eucostmini (Lepidoptera, Tortricidae) южной части Дальнего Востока // Растительноядные насекомые Дальнего Востока: Тр. ЗИН АН СССР. Т. 62. Л., 1976. С. 70-108.
- Кузнецов В. И. Фауна и экология кокцидид (Coleoptera, Coccinellidae) Приморского края // Энтомологические исследования на Дальнем Востоке: Тр. БПИ-ДВНИЦ АН СССР. Т. 28 (131). Владивосток, 1975. С. 3-24.
- Кузнецов В. И. Материалы по фауне кокцидид (Coleoptera, Coccinellidae) острова Кунашир // Пауки и насекомые Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1981. С. 65-72.

- Кузнецов В. И., Семьянов В. П. Эколого-фаунистический обзор кокцидид (Coleoptera, Coccinellidae) острова Сахалин // Систематика и эколого-фаунистический обзор отдельных отрядов насекомых Дальнего Востока. Владивосток, 1983. С. 3-15.
- Кузнецов В. И. Эколого-фаунистический обзор кокцидид (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока // Фауна и экология беспозвоночных Дальнего Востока (вредители и энтомофаги). Владивосток, 1984. С. 25-36.
- Кулакин Ю. З. О феномене экологической эквивалентности // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, вып. 5. С. 709-715.
- Кулакова О. Ю., Чурова Н. А., Пенях С. М., Барабан Н. Д. Химический состав хвои кедрового стланика // Химия древесины. 1982. Вып. 4. С. 107-108.
- Куницын Л. Ф. Очерк природного районирования Камчатки // Природные условия и районирование Камчатской области. М., 1963. С. 7-26.
- Купринова Л. А., Литвинцева М. В. Группа *Сembra* рода *Pinus*, ее объем и связи по палеонтологическим данным // Ботан. журн. 1974. Т. 59, вып. 5. С. 630-644.
- Куренцов А. И., Нелиев Л. А. О вредителях кедрового стланика на Камчатке // Изв. СО АН СССР. Вып. 11. С. 97-103.
- Куренцов А. И., Кополов Д. Г. Короеды (Coleoptera, Iridae) полуострова Камчатка // Энтомол. обозрение. 1961. Т. 40, вып. 3. С. 595-600.
- Куренцов А. И. О происхождении фауны Камчатки // Материалы Второго совещ. географов Сибири и Дальнего Востока. Секция биогеографии. Владивосток, 1962. С. 47-53.
- Куренцов А. И. К зоогеографии Камчатки // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. 1963. Вып. 18. С. 97-100.
- Куренцов А. И. Высокогорная фауна Дальнего Востока и ее происхождение // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 11. С. 1585-1600.
- Куренцов А. И. О зоогеографических особенностях фауны Камчатской области // Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка, Магаданской области. М.; Л., 1966. С. 63-76.
- Куренцов А. И. Энтомофауна горных областей Дальнего Востока СССР. М., 1967. 93 с.
- Куренцов А. И. О центрах эндемизма фауны на Дальнем Востоке СССР // Фауна и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток, 1968. С. 3-10.
- Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М., 1973. 204 с.
- Ландшафтная карта СССР / Под ред. Исаченко А. Г. М 1:4 000 000. М.: ГУГК, 1988.
- Леса Камчатки и их хозяйственное значение / Отв. ред. Н. Е. Кабанов. М., 1963. 370 с.
- Ливеровский Ю. А. Почвы равнины Камчатского полуострова. М., 1959. 130 с.
- Ливеровский Ю. А. Почвы СССР (географическая характеристика). М., 1974. 462 с.
- Литвинцева М. В. Особенности строения клеток паренхимы хвои у видов группы *Сembra* рода *Pinus* // Ботан. журн. 1974. Т. 59, вып. 10. С. 1501-1505.
- Лукичина А. Н. Ареалы растений Азии // Физико-географический атлас мира. М., 1964. С. 112.
- Любимова Е. Л. Камчатка (физико-географический очерк). М., 1961. 189 с.
- Малинин О. И. Вулканические почвы лиственничных лесов Камчатки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1981. 27 с.
- Малышев Л. И. Вертикальное распределение растительности на побережье Северного Байкала // Изв. ДВФ АН СССР. 1957. Вып. 10. С. 113-121.
- Матшко Ю. И., Сидельников А. Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 161 с.
- Матис Э. Г. Насекомые Азиатской Берингии. М., 1986. 312 с.
- Медведев Л. Н. О пределе леса на северо-восточном побережье Охотского моря // Ботан. журн. 1943. Т. 28, вып. 2. С. 53-59.
- Мезенский А. А. Некоторые различия в морфогенезе хвойных, определяющие экологическую приспособленность их и распространение на Северо-Востоке Азии: Тез. докл. VI всесоюз. симпозиум. "Биологические проблемы Севера". Якутск, 1974. Вып. 5. С. 62-65.

Мезенский А. А. Некоторые особенности морфогенеза и экологии хвойных и распространение их на Северо-Востоке Азии // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Магадан, 1976. С. 64-79.

Мелекесцев И. В. Особенности некоторых рельефообразующих процессов молодых вулканических районов (на примере Камчатки) // Вопросы географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1967. Вып. 5. С. 80-87.

Мелекесцев И. В., Брайцева О. А., Эрлик Э. П. и др. Камчатка, Курильские и Командорские острова. Сер. "История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока". М., 1974. 438 с.

Мелекесцев И. В., Сулержицкий Л. Д., Брайцева О. А., Липасова С. Н. Возраст покровных отложений Камчатки и заключенных в них пензол в катастрофических извержениях по результатам датирования костных остатков и погребенных почв // Геохронология четвертичного периода: Тез. докл. всесоюз. конф. М., 1985.

Михалевская О. Б. Кормовые растения пушных зверей Камчатки и разработка метода прогноза их урожая: Отчет. Петропавловск-Камчатский: Камчатская зональная станция Всесоюзного НИИ животного сырья и пушнина, 1956. 94 с. (рукопись).

Михалевская О. Б. О биологии кедрового стланика на Камчатке // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1960. Вып. 3. С. 136-141.

Моложенков В. Н. Нивальные явления на полуострове Святой Нос (оз. Байкал) и индикационные свойства растительного покрова // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства: Зап. Забайкал. фил. ГО СССР. Вып. 54. Чита, 1971. С. 36-38.

Моложенков В. Н., Паутова В. Н., Плетникова Т. А. Фитомасса и продуктивность кедрового стланика // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР: Материалы V всесоюз. симпози. "Биологические проблемы Севера". Магадан, 1973. С. 301-303.

Моложенков В. Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М., 1975. 203 с.

Моложенков В. Н. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск, 1986. 272 с.

Муратова М. П. История развития растительности и климата юго-восточной Чукотки в неоген-плейстоцене. М., 1973. 134 с.

Нелькае Г. П., Муратова М. П., Гречинникова Н. А. Историческая геология. М., 1974. 320 с.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листвен хвойных. Минск, 1986. 143 с.

Нешатаева Ю. Н., Нешатаева В. Ю. Закономерности размещения сообщества *Pinus pumila* (Pinaceae) в Кроноцком государственном заповеднике // Ботан. журн. 1985. Т. 70, вып. 3. С. 382-389.

Нешатаева В. Ю. Эколого-биологический анализ видового состава формации кедрового стланика в Кроноцком заповеднике на Камчатке // Вестн. ДГУ. Биология. 1983а. Вып. 9. С. 53-63.

Нешатаева В. Ю. Сообщества кедрового стланика Восточной Камчатки // Тез. докл. X всесоюз. симпози. "Биологические проблемы Севера". Ч. 1. Магадан, 1983б. С. 161-162.

Нешатаева В. Ю. Сообщества кедрового стланика Средней и Центральной Камчатки // Тр. 1-ой молодежной конф. ботаников г. Ленинграда. Ч. 2. Л., 1985. С. 107-134. Деп. в ВНИИПИ N 6847-8В.

Нешатаева В. Ю. Формация кедрового стланика на Камчатке. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1988. 21 с.

Нормативные материалы для таксации лесов Сахалина и Камчатки / Отв. ред. А. С. Агеевко. Южно-Сахалинск, 1986. 814 с.

Овсянников В. Ф. Хвойные породы: Пособие для учащихся и лесных специалистов. Хабаровск, 1930. 202 с.

Олкин В. Н. Некоторые вопросы геоморфологии Камчатки, связанные с геоморфологическим районированием // Природные условия и районирование Камчатки. М., 1963. С. 64-68.

Оноприенко Ю. И. Закон сохранения информации в биологии. Владивосток, 1985. 160 с.

Оноприенко Ю. И. Биологическая организация и наследственная информация. Владивосток, 1990. 170 с.

Определитель сосудистых растений Камчатской области / Отв. ред. С. С. Харкевич и С. К. Черепанов. М., 1981. 410 с.

Павлов Н. В. Дикое полезнае и технические растения СССР. М., 1942. 461 с.

Павлов Н. В. Ботаническая география. Алма-Ата, 1948. 704 с.

Панченко Т. М. Продуктивность кедрового стланика в фитоценозах юга Магаданской области // Ботан. журн. 1985. Т. 70, вып. 1. С. 67-76.

Пармулин Ю. П. Северо-Восток и Камчатка (очерк природы). М., 1967. 368 с.

Пармулин Ю. П. Тундра СССР. М., 1979. 293 с.

Петров М. Ф. Кедровый стланец // Маслободно-жировое дело. Вып. 8. М., 1934. С. 18-19.

Пивник С. А. К вопросу о плодоношении кедрового стланика // Ботан. журн. 1957. Т. 42, Вып. 5. С. 745-751.

Пивник С. А. Эколого-биологические особенности кедрового стланика в основных растительных ассоциациях северо-западной части его ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1958а. 16 с.

Пивник С. А. Растительность Приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.: Л., 1958б. Вып. 3. С. 128-153.

Пизуловский Г. В., Иванова М. А. О новом растительном масле из семян кедровника (*Pinus pumila* Rgl.) // Журн. прикл. химии. 1934. Т. 7, вып. 4. С. 569-571.

Писенковский Г. Растительные пояса в Татрах // Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. VII всесоюз. совещ. Новосибирск, 1977. С. 94-96.

Плещанов А. С., Щербатов А. С., Орехова Т. П., Эпова В. И. Особенности повреждения лиственницы в очагах лиственничной чехлоносости // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. Иркутск, 1978. С. 105-113.

Плещанов А. С. Насекомые-дендрофаги лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск, 1982. 209 с.

Полдыков Л. К. Древовидная форма кедрового стланика // Ботан. журн. 1952. Т. 37, вып. 5. С. 688-691.

Полдыков Л. К. Леса верхнего течения Яны // Материалы о лесах Якутии. Тр. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. Вып. 7. Якутск, 1961. С. 162-242.

Поломаренко В. М. Верхняя граница леса на горе Облачной в горном Сихотэ-Алине // Сообщн. ДВНЦ СО АН СССР. Вып. 13. Владивосток, 1960. С. 73-77.

Поломаренко В. М. О динамике верхней границы леса в горах южного Сихотэ-Алиня // Изв. СО АН СССР, 1961. Вып. 5. С. 100-109.

Поломаренко В. М. Верхняя граница леса в горах Южного Сихотэ-Алиня. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 1966. 23 с.

Пряхушина А. Ф. О растительности гольцов и подольдовой полосы Бикино-Иманского водораздела // Ботан. журн. 1958. Т. 43, вып. 1. С. 92-96.

Пузанов А. А. Продуктивность растительного покрова Крайнего Северо-Востока СССР // Тез. X всесоюз. симпози. "Биологические проблемы Севера". Ч. 1. Магадан, 1983. С. 209-210.

Раевских В. М. О сезонном росте древесных пород // Лесн. хозяй. 1979. Вып. 2. С. 43-44.

Раевских В. М., Тихомиров Е. А. Предтундровые леса Дальнего Востока // Лесн. хозяй. 1986. Вып. 7. С. 18-20.

Рассохина Л. И., Назменко А. Т. Место и роль лиственницы в фитоценозах на верхней границе леса в восточном горно-вулканическом районе Камчатки // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 101-102.

Растительный покров СССР. Пояснительный текст к "Геоботанической карте СССР". М 1:4 000 000 / Под ред. Е. М. Лавренко, В. Б. Сочава. М.: Л., 1956. 460 с.

Резель Р. Э. Карликовый сибирский кедр (*Pinus pumila* Rgl.) из Камчатки и к северу от нее // Тр. Бюро по прикладной ботанике. 1912. Т. 4, вып. 2. С. 42-45.

Реймер Н. Ф. Питание кедровок и их роль в распространении кедра в горах Хамар-Дабана // Лесн. хоз-во. 1953. Вып. 1. С. 63-64.

Реймер Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.: Л., 1966. 420 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 20. Камчатка / Ред. М. Г. Васьковский. Л., 1973. 261 с.

Розенберг В. А. Основные закономерности изменчивости верхнего предела лесов на Дальнем Востоке // Тез. докл. 2-го совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий. Л., 1961. С. 49-50.

Руденко Г. В. Особенности роста кедра и лиственницы в высокогорьях Восточного Саяна // Проблемы экологии Прибайкалья. Тез. докл. российского респ. совещ. Секция 4. Иркутск, 1979. С. 12-13.

Руш В. А., Татарченко М. И., Туровская М. Г. Физические свойства и биохимический состав кедрового елланника *Pinus pumila* (Pall.) Rgl. на северо-востоке его ареала // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973. С. 282-285.

Руш В. А. Биохимическая характеристика семян кедровых сосен // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск, 1974. С. 180-184.

Рыков В. Ф., Скворцов Н. И. Параметры шишек и семян кедрового елланника при низких урожаях: Информ. листок Читинского ЦНТИ. Вып. 72-84. Чита, 1984. 5 с.

Саввинова Л. И. Новейшая история лесов Западного Саяна. Новосибирск, 1976.

Савич В. М. Типы растительного покрова севера Приморья: Материалы для изуч. колонизационных районов ДВК. ДВ Краевое переселенческое управление, 1928. Вып. 1. 52 с.

Самбук Ф. В. Пределы лесов на Таймыре // Ботан. журн. 1937. Т. 22, вып. 2. С. 207-224.

Савосеников В. В. У верхней черты растительности // Сб. статей, посвященных Клименту Аркадьевичу Тимирязеву его учениками. Спб., 1916. С. 85-102.

Сверлова Л. И. Теплообеспеченность различных территорий Дальнего Востока // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток, 1971. Т. 1. С. 227-236.

Севрюгов А. И. Морфологические закономерности эволюции. М.: Л., 1939. 610 с.

Серебряков Н. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 51, вып. 7. С. 923-937.

Сидельников А. Н. О высотной повности растительности на западном макроклоне сопки Плоской (Камчатка) // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток, 1981. С. 5-14.

Синицын В. М. Дрешии климата Евразии. Ч. 1. Палеоген и неоген. Л., 1965. 167 с.

Ситликовский В. И. Очерк высокогорной растительности Баргузинского хребта // Тр. Баргуз. гос. заповедника. М., 1967. Вып. 5. С. 65-130.

Соколов Н. А. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М., 1973. 224 с.

Соколова Э. С. Диагностика и распространение грибных болезней хвойного подроста // Экспресс-информация ЦБНТИ. Вып. 11. М., 1985. С. 9-16.

Соколова Э. С., Галасьева Т. В. Грибные болезни хвойного подроста в насаждениях Байкальского заповедника // Экология и защита леса (взаимодействие компонентов лесных экосистем). Л., 1985. С. 35-39.

Соколова Э. С., Колганкина Г. Б. Рак кедрового подроста в насаждениях Байкальского заповедника // Рациональное использование, охрана и воспроизводство лесных ресурсов: Науч. тр. Московского лесотехн. ин-та. Вып. 184. М., 1986. С. 52-55.

Сохина Э. Н., Боярская Т. Н., Окладников А. П. и др. Разрез новейших отложений Нижнего Приамурья. М., 1978. 105 с.

Сочава В. Б. О пределе лесов на крайнем северо-востоке // Природа. 1929. Вып. 12. С. 1070-1072.

Сочава В. Б. Причины безлесия гольцов в Восточной Сибири и в Приамурье // Природа. 1944. Вып. 2. С. 63-65.

Сочава В. Б. Тайга и гольцы северного Сихотэ-Алиня // Учен. зап. ЛПШ им. А. И. Герцена. 1946. Т. 49. С. 126-163.

Сочава В. Б. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. Т. 1. М.: Л., 1956. С. 139-216.

Сочава В. Б. Природное районирование Дальнего Востока. Иркутск, 1962. 24 с.

Сочава В. Б. Проблемы физической географии и геоботаники: Избр. тр. Новосибирск, 1986. 344 с.

Стадницкий Г. Я., Бертник А. М. О дискретности популяций // Защита леса: Сб. тр. Московского лесотехн. ин-та. М., 1974. Вып. 65. С. 19-34.

Стадницкий Г. Я., Юрченко Г. И., Сметанин А. Н. и др. Вредители шишек и семян хвойных пород. М., 1978. 168 с.

Станюкович К. В. Основные типы поясов в горах СССР // Изв. ВГО. 1955. Т. 87, вып. 3. С. 232-243.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР. Душанбе, 1973. 415 с.

Стариков Г. Ф., Дьяконов П. И. Леса полуострова Камчатки. Хабаровск, 1954. 152 с.

Стариков Г. Ф., Дьяконов П. И. Леса Чукотки. Магадан, 1955. 111 с.

Степанова Ю. Д. К растительности высокогорий Камчатки // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток, 1971. Т. 1. С. 159-163.

Сукачев В. И., Попловская Г. И. Ботанические исследования северного побережья Байкала в 1914 году // Изв. Акад. наук. Спб., 1914. Сер. 6. Т. 8, вып. 17. С. 1309-1328.

Тазильцев Ю. Г., Колесникова Р. Д. Исследование содержания и физико-химических характеристик эфирного масла кедрового елланника // Научные основы лесохозяйственного производства на Дальнем Востоке. Хабаровск, 1991. Вып. 33. С. 141-146.

Тихомиров Е. А. Жизнеспособность пыльцы типичных компонентов кедровостланниковых фитоценозов Северного Охотоморья // Почвы и лес: Тез. докл. XI всесоюз. симпози. "Биологические проблемы Севера". Вып. 1. Якутск, 1986. С. 188-189.

Тихомиров Е. А. К происхождению ассоциаций кедрового елланника (*Pinus pumila* Rgl.) // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.: Л., 1946. С. 491-537.

Тихомиров Е. А. Кедровый елланник, его биология и использование. М.: Изд-во МОИП, 1949. Н. С. Отд. ботан. Вып. 6 (XIV). 106 с.

Тихомиров Е. А., Пившик С. А. Кедровый елланник. Магадан, 1961. 37 с.

Тихомиров Е. А. Пути и приспособления растений к среде Крайнего Севера // Проблемы биогеографии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 288-297.

Толмачев А. И. О прохождении тундрового ландшафта // Природа. 1927. Вып. 9. С. 695-718.

Толмачев А. И. К вопросу о прохождении тайги как зонального растительного ландшафта // Сов. ботаника. 1943. Вып. 4. С. 8-23.

Толмачев А. И. О высокогорной флоре горы Лопатина (о. Сахалин) // Ботан. журн. 1950. Т. 35, вып. 4. С. 343-354.

Толмачев А. И. Вертикальное распределение растительности на Сахалине // Геогр. сб. М.: Л., 1956. Вып. 8. С. 15-48.

Толмачев А. И. О флоре острова Сахалин: Комаровские чтения. Вып. 12. М.: Л., 1959. 103 с.

Турков В. Г., Шашица В. А. Лесоводственно-таксационная характеристика каменноберезовых древостоев Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М., 1963. С. 259-296.

Турников А. П. Редкостойные леса и редколесья севера Западной Сибири // Эколого-ценологические и географические особенности растительности. М., 1983. С. 210-217.

Тюлина Л. Н. Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Ман. М., 1959. 222 с.

Тюлина Л. Н. Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учюра. М.: Л., 1962. 130 с.

Тюлина Л. Н. О типах поясов растительности на западном и восточном побережьях Северного Байкала // Геоботанические исследования на Байкале. М., 1967. С. 5-43.

Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поющей растительности. Новосибирск, 1976. 318 с.

Тюшов В. Н. По западному берегу Камчатки // Зап. ИРГО по общей географии. СПб., 1906. Т. 37, вып. 2.

Удра И. Ф. О возникновении *Pinus pumila* (Pall.) Regel (Pinaceae) и формировании его ареала // Ботан. журн. 1978. Т. 63, вып. 9. С. 1337-1340.

Флоренский И. В., Трифанов В. Г. Новейшая тектоника и вулканизм восточной вулканической зоны Камчатки // Геотектоника, 1985. Вып. 4. С. 78-87.

Флоров Д. И. Происхождение (становление) энтомофауны тайги // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 4. С. 789-799.

Хамет-Айти Л. Биотические подразделения бореальной зоны // Геоботаническое картографирование. Л., 1976. С. 51-58.

Харкевич С. С., Буч Т. Г. Основные черты высокогорной флоры Северной Корьяки // Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. VII всесоюз. совещ. Новосибирск, 1977. С. 51-52.

Харкевич С. С. Происхождение и состав флоры сосудистых растений Камчатской области // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск, 1984. С. 107-117.

Харкевич С. С., Вышин И. Б. Основные вехи становления высокогорной флоры Сихотэ-Алиня // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск, 1984. С. 5-21.

Хоментовский А. С. Природа // Дальний Восток (Советский Союз). Т. 22. М., 1971. С. 17-78.

Хоментовский П. А. Вулканические пеплопады Камчатки и насекомые-ксилофаги // Природа. 1979. N 8. С. 115-116.

Хоментовский П. А. Насекомые-ксилофаги в изолированном местообитании диктеницы курильской на Камчатке // Зоол. журн. 1981а. Т. 60, вып. 6. С. 937-940.

Хоментовский П. А. Освоение насекомыми-ксилофагами срубленных стволов ели алясской на Камчатке в первый год после рубки // Новые сведения о насекомых Дальнего Востока. Владивосток: БИИ ДВНЦ АН СССР, 1981б. С. 73-79.

Хоментовский П. А. Распределение субстрата между видами — один из способов существования насекомых-ксилофагов. // Фауна и экология членистоногих Сибири. Материалы V совещ. энтомологов Сибири. Новосибирск, 1981в. С. 106-107.

Хоментовский П. А. Насекомые-ксилофаги хвойных пород Камчатки. Владивосток, 1983а. 176 с.

Хоментовский П. А. Динамика численности насекомых-ксилофагов в верхних ярусах хвойной растительности, погибшей при извержении вулкана Толбачик (Камчатка) в 1975 г. // Тез. докл. X всесоюз. симпозиум. "Биологические проблемы Севера". Магдан, 1983б. Т. 2. С. 371.

Хоментовский П. А. О влиянии вулканических пеплопадов на развитие кедрового стланика на полуострове Камчатка // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX всесоюз. совещ. Владивосток, 1985. С. 111-112.

Хоментовский П. А. Архитектоника корневых систем кедрового стланика в равнинных и горных местообитаниях центральной Камчатки // Почвы и лес: Тез. докл. XI всесоюз. симпозиум. "Биологические проблемы Севера". Якутск, 1986. Вып. 1. С. 170-171.

Хоментовский П. А. О базальной оценке пригодности эдафотона для произрастания кедрового стланика // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. всесоюз. науч.-техн. конф. М., 1987. Сект. 2. С. 44-45.

Хоментовский П. А., Казаков И. В., Черныгина О. А. Тундролесы Камчатки: проблемы сохранности и использования // Проблемы природопользования в таежной зоне. Якутск, 1989. С. 30-46.

Хоментовский П. А. О возможности использования величины линейного прироста кедрового стланика в качестве экологического показателя // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии: Тез. докл. V всесоюз. совещ. по вопросам дендрохронологии. Свердловск, 1990. С. 158-159.

Хоментовский П. А., Егорова И. А. Очерк истории формации кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl. на Камчатке в позднем кайнозое // Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие: Докл. междунар. симпозиум. М., 1990. Ч. 3. С. 760-68.

Хоментовский П. А., Хоментовская И. Г. Географическая изменчивость семенности кедрового стланика на Камчатке // Вопр. географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1990. Вып. 10. С. 47-55.

Хоментовский П. А. Кедровый стланик как универсальный объект эколого-эволюционных исследований // Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона: Тез. докл. междунар. симпозиум. Петропавловск-Камчатский, 1991а. С. 85-86.

Хоментовский П. А. Перспективы исследований стланиковой древесной растительности бореальных лесов в составе программы "Глобальные изменения" // Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона: Тез. докл. междунар. симпозиум. Петропавловск-Камчатский, 1991б. С. 15-17.

Хоментовский П. А., Казаков И. В., Черныгина О. А. О направленности развития сообществ и проявлении эдификаторной функции кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.): цитотический аспект // Теория лесообразовательного процесса: Тез. докл. всесоюз. конф. Красноярск, 1991. С. 170-172.

Хотинский И. А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.

Хохряков А. П. Сравнительно-флористический анализ американской и азиатской частей Берингии (Мегаберингии) // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986. С. 19-34.

Храмов А. А., Валухин В. И. Необычная форма *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr на верховом болоте // Ботан. журн. 1970. Т. 55, вып. 2. С. 280-284.

Худяков В. В., Евдокимов В. Н. Сезонный рост побегов и древесины ствола сосны на осушенных площадях // Экология лесов Севера: Тез. докл. Первого всесоюз. совещ. Т. 2. Сыктывкар, 1989. С. 87-88.

Черновский В. Г., Семенов Б. А., Цветков В. Ф. и др. Претундровые леса. М., 1987. 168 с.

Чуреев В. К. Термические показатели для оценки сезонности и зональности // Изв. ВГО. 1970. Вып. 4. С. 326-333.

Шалиши В. А. Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1965. Вып. 3. С. 83-89.

Шейнгауз А. С., Доросеева А. А., Ефремов Д. Ф., Сапожников А. П. Комплексное лесохозяйственное районирование. Владивосток, 1980. 142 с.

Шейнгер Э. П. Витамин "С" в кедровом стланике (*Pinus pumila*) // Цитга и борьба с ней на Севере. М.: Л., 1935.

Шейнгер Э. П. Антицинготные свойства и химический состав хвоя кедрового стланика (*Pinus pumila*) // Проблема витаминов. Вып. 2. 1937.

Шемстова Н. С. Растительный покров юго-восточной части Тугуро-Чумиканского района Хабаровского края // Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока: Тр. Сихотэ-Алиня гос. заповедника. Владивосток, 1975. Т. 24 (127). С. 86-117.

Шитов С. Г. Снежный покров на верхней границе леса и его влияние на древесную растительность // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Свердловск, 1969. С. 141-156.

Шитов С. Г. О типах верхней границы леса и ее динамике на Подлярном Урале // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 73-81.

Шитов С. Г. Экологические типы верхней границы леса на Урале // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 133-135.

Шитов С. Г., Мазина В. С., Хоментовский П. А. Сравнительный анализ изменчивости индексов прироста у диктеницы курильской на Камчатке // Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона: Тез. докл. междунар. симпозиум. Петропавловск-Камчатский, 1991. С. 82-83.

- Шлотгауэр С. Д. Берингийский элемент во флоре высокогорий приполюско-океанского типа // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий. Тез. докл. IX всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 58-59.
- Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 224 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., 1968. 451 с.
- Щепотьев Ф. Л. Дендрология. М., Л., 1949. 347 с.
- Щербакоева Е. Я. Средняя из наибольших декадных высот снежного покрова // Физико-географический атлас мира. М., 1964. С. 220.
- Шукина О. Е. О климатических факторах формирования ландшафтной поясности в горных странах (на примере гор Средней Азии) // Изв. ВГО. 1960. Т. 92, вып. 1. С. 16-23.
- Юревич С. И. Об экологии роста *Pinus mugus* Scop. в Карпатах // Укр. ботан. журн. 1968. Т. 25, вып. 5. С. 40-45.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. М., Л., 1966. 93 с.
- Юрцев Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Берингия в кайнозое: Материалы всесоюз. симпозиума. Владивосток, 1976. С. 202-212.
- Юрцев Б. А. Дифференциация видов секции *Arctobia* рода *Oxytropis* в Мегаберингии // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 90-100.
- Якубов В. В. Высокогорная флора Кроноцкого государственного заповедника // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий. Тез. докл. IX всесоюз. совещ. Владивосток, 1985. С. 60.
- Яровой М. И. Растительность бассейна р. Яны и Верхонского хребта // Сов. ботан. 1939. Т. 1. С. 21-40.
- Ярошенко П. Д. О географических закономерностях динамики верхней лесной границы в горах Советского Союза // Бюл. МОНП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 1. С. 74-83.
- Ясманов Н. Я. Древние климаты Земли. Л., 1985. 293 с.
- Arno S. F., Hoff R. J. *Pinus albicaulis* Engelm. // *Silvics of North America. Agriculture Handbook 654*. USDA, Forest Service. Vol. 1. Conifers. 1990. P. 268-279.
- Arno S. F., Hammerley R. P. Timberline. Mountain and Arctic Forest Frontiers. Mountaineers. Wash., 1990. 304 p.
- Baltensweiler W. *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem of cycles // *Canad. Ent.* 1964. Vol. 96. P. 792-800.
- Baltensweiler W. Zur Erklärung der Massenvermehrung des Grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* Hb. = *diniana* Gn.) // *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*. 1966. N 7. P. 466-491.
- Baltensweiler W., Benz G., Hovey P., Delucchi V. Dynamics of larch bud moth populations // *Ann. Rev. Entomol.* 1977. Vol. 22. P. 79-100.
- Baltensweiler W. Die Massenvermehrungen des Grauen Lärchenwicklers im Alpenraum // *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*. 1978. Vol. 149, N. 9. P. 168-172.
- Baltensweiler W., Rubil D. Forstliche Aspekte der Lärchenwickler - Massenvermehrungen im Oberengadin // *Mitteilungen, Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen*. Switzerland, 1984. Vol. 60, N. 1. P. 3-148.
- Bradley R. S., Jones P. D. Climate since A.D. 1500: Introduction // *Climate since A.D. 1500*. Routledge; London; New York, 1992. P. 1-16.
- Brattseva O. A., Melekstseva I. V., Ponomareva V. V., Kriyanov V. Yu., Litsova S. N., Sulzerzhitsky L. D. Tephra of the largest prehistoric Holocene volcanic eruptions in Kamchatka // *Quaternary International*. 1992. Vol. 13/14. P. 177-180.
- Christensen K. A morphometric study of the *Pinus mugo* Turra complex and its natural hybridization with *P. sylvestris* L. (Pinaceae) // *Feddes report*. 1987. Vol. 98, N. 11-12. P. 623-635.
- Contandriopoulos J. Quelques reflexions a propos de la vicariance // *C. r. Soc. biogeogr.* 1981. Vol. 57, N. 4. P. 155-167.
- Critchfield W. B., Little E. L. Geographic distribution of the pines of the world // *USDA, Forest Service. Misc. Publ.* N. 991. Wash., 1966. 97 p.

- Critchfield W. B. Hybridization and classification of the white pines (*Pinus* section *Strobus*) // *Taxon*. 1986. Vol. 35, N. 4. P. 647-656.
- De Ferre Y. Validité de l'espece *Pinus pumila* et affinités systematiques // *Bull. Soc. de l'histoire Naturelle*. Toulouse, 1966. Vol. 102. P. 351-356.
- Elias Th. S. Whitebark Pine // *Trees of North America. Field Guide and Natural History*. Van Nostrand Reinhold company, 1980. P. 40-41.
- Familiar trees of North America. Western Region / Ed. Whitman A. H. New York: Alfred Knopf Publ., 1991. 192 p.
- Fernandes G. W., Price P. W. Insects galls: adaptations to hygothermally stressed environments? // *Proc. 18 Intern. Congr. of Entomology*. Vancouver, 1988. P. 168.
- Flora and vegetation of Japan / Ed. Numata M. Tokyo: Kodasha Ltd., 1974. 294 p.
- Frey W. The influence of snow on growth and survival of planted trees // *Arctic and Alpine Research*. 1983. Vol. 15, N. 2. P. 241-251.
- Furniss R. L., Carolin V. M. Western forest insects // *USDA, Forest Service. Misc. Publ.* 1977. N. 1339. 654 p.
- Hamet-Ahti L., Ahti T., Koponen T. A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions // *Ann Bot. Fennici*. 1974. Vol. 11. P. 59-88.
- Hamet-Ahti L. The dangers of using the timberline as the "zero line" in comparative studies on altitudinal vegetation zones // *Phytocoenologia*. 1979. N. 6. P. 49-54.
- Hamet-Ahti L. The boreal zone and its biotic subdivision // *Fennia*. 1981. Vol. 159, N. 1. P. 69-75.
- Hayashi Y. Taxonomical and phytogeographical study of Japanese conifers. Norin-Shuppan. Tokyo, 1960. 202 p.
- Hiratsuka Y. Cytology of an autoecious soft pine blister rust (*Peridermium yamabense*) in Japan // *Mycologia*. 1986. Vol. 78, N. 4. P. 637-640.
- Holsten E.H., Hennon P.E., Werner R.A. Insects and diseases of Alaskan Forests // *USDA, Forest Service. Forest pest management. Rep.* 181. 1985. 217 p.
- Holtmeier F.-K. Influence of wind on tree-physiognomy at the upper timberline in the Colorado Front Range // *Techn. Pap. Forest Res. Inst. N. Z. Forest Service*. 1980. N. 70. P. 247-261.
- Hosie R. S. Native trees of Canada. Fitzhery and Whiteside Ltd, 1990. 380 p.
- Hulten E. Eruption of a Kamtschatka Volcano in 1907 and its atmospheric consequences // *Geologiska Foreningens Stockholm forhandlingar*. 1924. May. P. 407-417.
- Hulten E. *Pinus pumila* Regel // *Die Pflanzenareale*. 1926. Heft 2, Reihe 1, Karte 19.
- Hulten E. The plant cover of Southern Kamchatka. *Arkiv for Botanik*. Band 7, N. 3. Stockholm, 1972. 257 p.
- Igarashi Y. Vegetation and climate during the maximum stage in the last glacial age of Hokkaido, Northern Japan // *Abstracts of XIII Intern. Congr. of INQUA*. Beijing, 1991. P. 145.
- Ito K. Brief comments on the forest vegetation of Hokkaido (1) // *Reports of the Taisetsuzan Institute of Science*. N. 15. 1980. 22 p.
- Kajimoto T. Aboveground biomass and litterfall of *Pinus pumila* scrubs growing on the Kiso Mountain Range in Central Japan // *Ecological Research*. 1989. Vol. 4. P. 55-69.
- Kajimoto T. Dynamics and dry matter production of belowground woody organs of *Pinus pumila* trees growing on the Kiso mountain range in central Japan // *Ecological Research*. 1992. Vol. 7. P. 333-339.
- Kajimoto T. Shoot dynamics of *Pinus pumila* in relation to altitudinal and wind exposure gradients on the Kiso mountain range, central Japan // *Tree Physiology*. 1993. Vol. 13. P. 41-53.
- Khomentovskiy P. A., Efremova L. S. Seed production and cone-feeding insects of *Pinus pumila* on the Kamchatka peninsula: aspects of coexistence // *Forest Insects Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees*. USDA, Forest Service. Gen. Tech. Rep. NE-153. 1991. P. 316-320.
- Khomentovskiy P. A., Egorova I. A. *Pinus pumila* formation at Kamchatka in late Cenozoic // *Abstracts of XIII Intern. Congr. of INQUA*. Beijing 1991. P. 163.
- Khomentovskiy P. A. A pattern of *Pinus pumila* (Pall.) Regel seed production ecology in the mountain of central Kamchatka // *Proceedings of Intern. Workshop on Subalpine Stone*

- Pines and Their Environment - The Status of Our Knowledge. USDA, Forest Service. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-309. Ogden, 1994. P. 67-77.
- Kajima S. Biogeoclimatic zones of Hokkaido Island, Japan // Journal of the College of Liberal Arts. Toyama University, 1979. Vol. 12. P. 97-141.
- Krutovskii K. V., Politov D. V., Altukhov Y. P. Genetic differentiation and phylogeny of stone pine species based on isozyme loci // Proceedings of Intern. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment - The Status of Our Knowledge. USDA, Forest Service. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-309. Ogden, 1994. P. 19-30.
- Kullman L. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915-1975 // Acta Phytogeogr. Suec. Uppsala, 1979. Vol. 65. 121 p.
- Kullman L. Recent retrogression of the forest-alpine tundra ecotone (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in the Scandes Mountains, Sweden // Biogeogr. 1989. Vol. 16, N. 1. P. 83-90.
- Lahner R. M. Biology, taxonomy, evolution, and geography of stone pines of the world // Proceeding-symposium on whitebark pine ecosystems: ecology and management of a high-mountain resource. Gen. Tech. Rep. INT-270, U.S. Intermountain Research Station, 1990. P. 14-24.
- Leak W. B., Graber R. E. A method for detecting migration of forest vegetation // Ecology. 1974. Vol. 55, N. 6. P. 1425-1427.
- Lucien R., Arquilliere S., Dorioz J.-M., Gillot Ph., Party J.-P. Les groupements vegetaux indicateurs de sensibilité. Applications aux études d'impact en montagne // Colloq. phytosociol. 1988. T. 15. P. 127-154.
- MacMahon J. A., Andersen D. C. Subalpine forests: a world perspective with emphasis on western North America // Progr. Phys. Geogr. 1982. Vol. 6, N.3. P. 369-425.
- Marr J. W. The development and movement of tree islands near the upper limit of the tree growth in the Southern Rocky Mountains // Ecology. 1977. Vol. 58. P. 1159-1164.
- Mattson D. J., Reinhart D. P. Bear use of whitebark pine seeds in North America // Proceedings of Internat. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment - The Status of Our Knowledge. USDA, Forest Service. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-309. Ogden, 1994. P. 212-220.
- May R. R. Mathematical models and ecology: past and future // Acad. Natur. Sci. of Philadelphia. Spec. Publ. 1977. No. 12. P. 189-201.
- Mirov N. T. The genus *Pinus*. New York: Ronald Press, 1967. 602 p.
- Miyabe K., Kudo Y. *Pinus pumila* // Icons of the essential forest trees of Hokkaido. Hokkaido University Press, 1984. P. 35-37.
- Negre R. Climax: utopia ou realite? // C. r. Soc. biogeogr. 1982. Vol. 58, No. 3. P. 99-100.
- Numata M. Ecological interpretation of vegetational zonation of high mountains, particularly in Japan and Taiwan // Erdwissenschaftliche Forschung. Bd. 4. Landschaftsökologie der Hochgebirge Eurasiens. 1971. P. 288-299.
- Numata M., Miyawaki A., Ito S. Natural and semi-natural vegetation in Japan // Blumea. 1972. Vol. 20, N. 2. P. 435-496.
- Okitsu S. Growth patterns of *Pinus pumila* in Hokkaido. Dynamics of *Pinus pumila* communities (2) // Proceedings of Hokkaido Branch of Japanese Society of Foresters, 1979. Vol. 28.
- Okitsu S. Biomass of *Pinus pumila* scrub (pp.) Нихон рингакукай хоккайдосенбу коэнго. 1981. Вып. 30. С. 149-151.
- Okitsu S. Control factors of the forest limit in Mt. Taisetsu, central Hokkaido, Japan // Jap. Journ. Ecol. 1984. N. 34. P. 439-444.
- Okitsu S. Geographical variation of annual fluctuations in stem elongation of *Pinus pumila* Regel on high mountains of Japan // Jap. Journ. Ecol. 1988. N. 38. P. 177-189.
- Okitsu S., Ito K. Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan // Vegetatio. 1984a. Vol. 58. P. 103-113.
- Okitsu S., Ito K. The relation of forest limit to the W115 in mountains of Hokkaido // Jap. J. Ecol. 1984b. Vol. 34. P. 341-346.
- Okitsu S., Ito K. Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, Northern Japan // Vegetatio. 1989. Vol. 84. P. 127-132.
- Pautou G., Vigny F. Etagement et connectivité, particularités des systèmes de montagne // Rev. Geogr. alp. 1989. N. 1-3. P. 29-38.
- Peterson G. W., Nicholls T. H., Yokota S., Uozumi T., La Y. J., Yi C. K., Rykowski K. Genetic resistance to insects and diseases. Pathology. Congress Group 5 // XVI IUFRO World Congress Proceedings. Division II: Forest plants and forest protection. Oslo, Norway, 1976. P. 310-359.
- Platnick N. I., Gareth N. G. Composite areas in vicariance biogeography // Syst. Zool. 1984. Vol. 33, N. 3. P. 328-335.
- Pravdin L. F., Irashniko A. I. Genetics of *Pinus sibirica* Du Tour, *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. and *P. pumila* Regel // Annales Forestales. 1982. Vol. 9, N.3. P. 79-123.
- Raev I., Ruzeva L. Influence of coniferous forests on snow cover // Gorsko Stopanstvo. 1984. N. 12. P. 21-27.
- Reasoner M. Paleoenvironmental reconstructions from adjacent alpine and subalpine sites, Yoho National Park, Canada // Swiss Climate Abstracts Internat. Conf. on Mount. Environ. in Changing Climates. Davos, Switzerland, 1992. P. 64.
- Saha H. Notes of the Japanese rust fungi VIII. Anatomical observation on the response of hard pines to a pine-to-pine stem rust of white pines // Transactions of the Mycological Society of Japan. 1985. Vol. 26, No. 1. P. 55-59.
- Sano Y., Matano T., Ujihara A. Growth of *Pinus pumila* and climate fluctuation in Japan // Nature. 1977. Vol. 266, N. 5598. P. 159-161.
- Schönenberger W. Die Wuchsformen der Baume an der alpinen Waldgrenze // Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen. 1981. Vol. 132, N. 3. P. 149-162.
- Schweingruber F. H. Auswirkungen des Larchenwicklerbefalls auf die Jahringstruktur der Lärche // Schweiz. Zeitschrift für Forstwesen. 1979. Vol. 130, N. 12. P. 1071-1093.
- Sepson W. L. *P. albicaulis* Engelm. White-bark Pine // Manual of Flowering Plants of California. 1951. P. 46.
- Strahler A. N., Strahler A. H. Modern Physical Geography. New York: John Wiley and Sons, 1978. 544 p.
- Stursa J. *Pinus mugo* Subsp. *Pumilio* (Haenke) Franco // Opera Corcontica. 1966. Vol. 3. P. 31-76.
- Sudworth G. B. Forest Trees of Pacific Slope. Wash.: US Department of Agriculture, 1908. P. 30-33.
- Tatewaki M., Samejima J. Alpine plants of the Central Mountain District, Hokkaido, Japan. Sapporo: Botanic Garden, Hokkaido Univ., 1959. 70 p.
- Tranquillini W. Winter desiccation as the cause for Alpine timberline // Techn. Pap. Forest Res. Inst. N. Z. Forest Service. 1980. N. 70. P. 263-268.
- Wardle P. Japanese timberlines and some geographic comparisons // Arctic and Alpine Research. 1977. Vol. 9, N. 3. P. 249-258.
- Webber P. J. Tundra primary productivity // Arctic and Alpine Environments. London et al.: William Clowes and Sons, 1974. P. 445-473.
- Wicker E. F., Yokota S. I. Fungi associated with blister rust cankers on *Pinus strobus* and *Pinus pumila* in Japan // Transactions of the Mycological Society of Japan. 1982. Vol. 23, N. 2. P. 143-148.
- Yanagimachi O., Ohmori H. Ecological status of *Pinus pumila* scrub and the lower boundary of the Japanese alpine zone // Arctic and Alpine Research. 1991. Vol. 23, N. 4. P. 424-435.
- Yoshino M. M. Wind-shaped trees in the subalpine zone in Japan // Arctic and Alpine Research. 1973. Vol. 5, N. 3. P. 115-126.

## Оглавление

<i>Предисловие</i> .....	6
<i>Введение. Обоснование выбора объекта и темы исследования</i> .....	13
<b>Глава I. Кедровый стланик: таксономическое положение, ареал, родственные связи в бореальных лесах Северного полушария</b> .....	20
I. 1. Таксономическое положение и ареал .....	20
I. 2. Филогенетический очерк вида .....	23
I. 3. Викарианты .....	29
<b>Глава II. Кедровый стланик в растительном покрове Северо-Восточной Азии и Камчатки</b> .....	36
II. 1. Общие положения. Уточнение понятий .....	36
II. 1. 1. Терминология .....	36
II. 1. 2. Положение стлаников в растительном покрове .....	40
II. 2. Кедровый стланик как самостоятельный компонент тундролесья .....	42
II. 2. 1. Широтно-долготное и высотное-поясное распространение стланика в ареале .....	42
II. 3. Кедровый стланик в растительном покрове Камчатки .....	51
II. 3. 1. Краткий очерк географии полуострова .....	51
II. 3. 2. Краткий очерк растительности Камчатки, место кедрового стланика в растительном покрове полуострова .....	63
<b>Глава III. История становления формации кедрового стланика на Камчатке в позднем кайнозое (по палинологическим данным)</b> .....	93
III. 1. Правомерность использования и репрезентативность спорово-пыльцевых спектров в процессе реконструкции истории растительного покрова регионов .....	93
III. 2. Кедровый стланик в плиоцене .....	96
III. 3. Кедровый стланик в плейстоцене .....	102
III. 4. Кедровый стланик в голоцене .....	105
<b>Глава IV. Адаптогенез кедрового стланика</b> .....	115
IV. 1. Строение тела растения .....	117

IV. 1. 1. Надземная часть: форма кроны, вегетативная продуктивность .....	117
IV. 1. 2. Корневые системы стланика .....	135
IV. 2. Сезонное развитие стланика .....	144
IV. 2. 1. Рост побегов и хвои .....	147
IV. 2. 2. Рост озими и шишек второго года развития .....	149
IV. 2. 3. О зимовке стланика .....	152
IV. 3. Семеношение кедрового стланика на Камчатке .....	157
IV. 3. 1. Особенности методики учета .....	161
IV. 3. 2. Параметры семеношения и их изменчивость .....	162
IV. 3. 3. Насекомые-конофаги и кедровый стланик .....	172
<b>Глава V. Очерк развития сообществ кедрового стланика</b> .....	176
V. 1. Контуры типологии и динамики сообществ стланика .....	176
V. 2. Консортивные отношения кедрового стланика .....	183
V. 2. 1. Консорты растительного мира .....	185
V. 2. 2. Консорты мира насекомых .....	187
V. 2. 3. Позвоночные и кедровый стланик .....	191
V. 3. О гомеостазе союза "растение - насекомое" на примере кедрового стланика и листовертки .....	193
V. 4. Вместо заключения .....	197
<i>Приложения</i> .....	200
<i>Литература</i> .....	206



*Петр Александрович ХОМЕНТОВСКИЙ*

**ЭКОЛОГИЯ КЕДРОВОГО СЕЛАНИКА  
(PINUS PUMILA (PALLAS) REGEL)  
НА КАМЧАТКЕ  
(общий обзор)**

Утверждено к печати Ученым советом  
Камчатского института экологии  
и природопользования ДВО РАН  
Сводный тираж издательства "Дальнаука" ДВО РАН 1995 г.  
(монографии)

Редактор *Ю. А. Симакова*  
Художник *И. В. Попович*  
Техн. редактор *В. М. Мошкина*  
Редактор электронной верстки *О. Ю. Полянская*

Лицензия ЛР N 040118 от 15.10.91 г.  
Подписано к печати 08.12.95 г.  
Формат 60x84/16. Печать офсетная  
Усл.л. 14,25. Уч.-изд.л. 15,04  
Тираж 300 экз. Заказ 330

---

Отпечатано в типографии  
издательства "Дальнаука" ДВО РАН  
690041, г. Владивосток,  
ул. Радио, 7