

## СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭКОТОНА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА НА СОПКЕ ДАЛЬНЯЯ ПЛОСКАЯ (КАМЧАТКА)

*С. Ю. ГРИШИН*

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, Владивосток

В. Л. Комаров, чьи исследования растительного мира Камчатки составили целый этап в ее изучении, обобщил свои результаты не только во «Флоре Камчатки», но и в интересных очерках растительности. В лаконичной и содержательной форме им были освещены важнейшие формации, система высотной поясности и состав растительности. Отметив «полуальпийский» характер растительности Камчатки, В. Л. Комаров немало места отвел характеристике субальпийского пояса, в том числе и верхнего предела леса. Привлекают внимание сделанные им в дневнике путешествия (Комаров, 1912) описания верхней границы леса (ВГЛ). В них достаточно хорошо видно, что ВГЛ на Камчатке имеет вид переходного пояса — экотона — между лесной и нелесной растительностью.

К настоящему времени многие исследователи уже пришли к мнению о том, что ВГЛ является собой экотон (см., например, обзоры этого вопроса: Шнятов, 1985; Holtmeier, 1985). Структура растительности, понимаемая как закономерные сочетания различных растительных сообществ в пространстве (Грибова, Исаченко, 1972), в пределах экотона ВГЛ резко отличается от структуры близлежащих поясов растительности — лесного и горнотундрового (альпийского). Наблюдается усложнение структуры растительности, увеличение ее гетерогенности вследствие проникновения в экотон ВГЛ растительных сообществ прилегающих поясов, относящихся к разным типам растительности. Такое чередование растительных сообществ в условиях пересеченного рельефа характеризуется большой пестротой и сложностью. В связи с этим предлагалось рассматривать растительность экотона ВГЛ как комплексную и классифицировать ее на основе территориальных единиц (Голгофская, 1964; Горчаковский, Шнятов, 1985).

При изучении ВГЛ в Ключевской группе вулканов было вы-

яснено, что наиболее ярко комплексность растительного покрова экотона ВГЛ выражена на протяженных пологих склонах массивных вулканов в районах, не подверженных интенсивному воздействию современного вулканизма. Такие склоны характерны для вулканов Дальняя и Ближняя Плоские сопки, западного макросклона вулкана Толбачик, южного макросклона Удиных сопки, частично для Ключевской Сопки. С целью выяснения характерных особенностей экотона ВГЛ, в том числе и структуры растительности экотона, на западном макросклоне сопки Дальняя Плоская, приблизительно в 2 км к югу от Рыбразводской сухой речки, были проведены работы на ключевом участке (рис. 1).

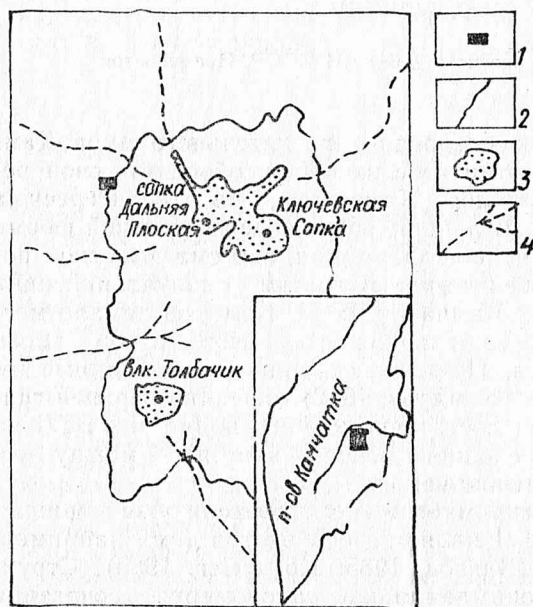


Рис. 1. Схема расположения ключевого участка. 1 — ключевой участок, 2 — верхняя граница леса, 3 — ледники, 4 — сухие речки

Сопка Дальняя Плоская — верхнеплейстоценовый вулкан высотой около 4000 м, находящийся в стадии слабой сольфатарной деятельности. Последние извержения боковых (латеральных) прорывов на склонах были около 2000 лет назад (Мелекесцев и др., 1970). Высотная поясность лесной растительности центральной части Камчатки наиболее четко выражена на западном макросклоне этого гиганта и представлена чередованием лиственничных из *Larix kamtschatica*<sup>1</sup> и производных от них лесов (до 200 м<sup>2</sup>), еловых из *Picea ajanensis* (200—400 м) и ка-

менноберезовых из *Betula ermanii* лесов (400—800 м). Экотон ВГЛ располагается в среднем на высоте 800—1000 м; до 1200 м поднимается подгольцовый пояс, в котором господствуют ольховый (*Duschekia kamtschatica*) и кедровый (*Pinus pumila*) и стланики; выше тянутся обширные пространства горных тундр (Гришин и др., 1985). Горные склоны, в пределах которых располагается экотон ВГЛ, имеют относительно небольшую крутизну (от 3—5° до 15—20°). Рельеф холмисто-котловинный, поверхность выполнена отложениями второй фазы позднелайстоценового оледенения (Мелекесцев и др., 1970).

Ключевой участок размером 300×600 м располагается на склоне западной экспозиции со средней крутизной около 12°. Нижняя граница участка была определена таким образом, что крайняя нижняя пробная площадь заложена в каменноберезовом лесу на его верхнем пределе, выше которого количество деревьев резко падает (см. табл.). Верхняя граница экотона отмечена небольшими группами деформированных лиственниц и является крайним пределом распространения деревьев по высотному профилю участка. Рельеф участка был грубо отснят при помощи барометрического нивелирования; центральная часть его (100×600 м) оконтурена визирами и представляет собой серию примыкающих друг к другу пробных площадей (рис. 2). На пробных площадях были выполнены перечеты древостоев, сбор гербарных материалов, геоботанические, почвенные описания и другие работы. В полевых условиях на рабочую основу (рис. 2) переносились контуры выделов растительности с черно-белых аэрофотоснимков масштаба 1:15 000. Эти контуры привязывались к сетке визиров. В пределах контуров проводились геоботанические описания. Особое внимание уделялось границам сообществ и переходам. Было выявлено разнообразие растительных группировок и произведена их классификация. В итоге была построена крупномасштабная (1:5000) схема растительности (рис. 3).

Заданный масштаб картирования определил объем картируемых единиц. Их можно определить как комплексы «а» и «б» в понимании К. Ю. Голгофской (1964). Комплексы «а» — относительно гомогенные территориальные выделы в ранге групп ассоциаций. К ним отнесены фрагменты сомкнутого каменноберезового леса (языки леса и край леса на контакте со стланиками), островки леса, заросли ольхового и кедрового стлаников, луга субальпийского типа, горнотундровые травяно-кустарничковые группировки. Комплексы «б» — гетерогенные территориальные выделы, «истинные» комплексы. Они включают переменные флористически горнолуговые мезогигрофитные группировки в комплексе с зарослями *Salix parallelinervis*, а также комплекс *Pinus pumila* — *Salix parallelinervis* — горнотундровые группировки (нередко с небольшими группами лиственниц).

Рассмотрим подробнее эти сообщества.

<sup>1</sup> Названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

<sup>2</sup> Здесь и далее — абсолютная высота, м.

№ пробной площади	Высота над уровнем моря, м	Число деревьев на пробной площади шт./га			
		каменная береза	лиственница камчатская	ель аянская	всего
1	830	340	—	—	340
2	840	290	2	2	294
3	850	72	2	—	74
4	860	142	—	—	142
5	870	134	2	—	136
6	880	—	—	—	—
7	890	—	—	—	—
8	910	2	2	—	4
9	920	—	—	—	—
10	930	—	8	—	8
11	930	—	16	—	16
12	940	—	16	—	16

1. Сообщества сомкнутого каменноберезового леса на верхнем пределе.

Верхняя граница этих сообществ определяется по резкому контакту с зарослями ольхового стланика, реже с фрагментами субальпийского луга. В идеальном случае, приближение к которому в природе наблюдается на относительно крутых ровных склонах, границы между этими сообществами представляют собой прямую линию (линия АБ на рис. 4, а), если рассматривать контакт в картируемом масштабе, без эффекта «окраинного уклонения» А. А. Ниценко (1948). Экотон в таком случае отсутствует. Значительно чаще наблюдается ситуация, изображенная на рис. 4, б. В этом случае языки леса, вклинивающиеся в заросли ольховника, мы включаем в экотон ВГЛ и относим к

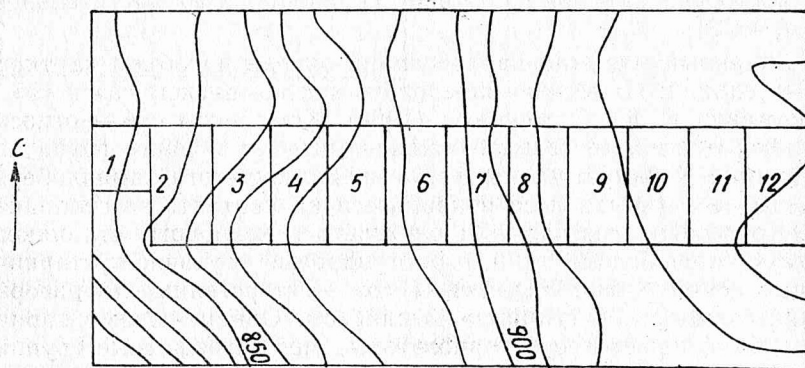


Рис. 2. Положение пробных площадей в рельефе ключевого участка. 1—12 номера пробных площадей, 850—900 м—высота над ур. м., горизонтали проведены через 10 м

Средняя высота деревьев, м			Средний диаметр ствола на высоте груди, см		
береза	лиственница	ель	береза	лиственница	ель
10,9	—	—	29,5	—	—
8,9	3,4	4,5	22,6	4	8
7,9	Не измерялась	—	22,6	48	—
9,8	—	—	26,9	—	—
8,3	10,3	—	19,7	24	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
5,9	3,1	—	—	8	—
—	—	—	—	—	—
—	1,5	—	—	6	—
—	2,3	—	—	4	—
—	2,2	—	—	3	—

описываемым сообществам. Линия, «сглаживающая» эти языки по их нижней границе (линия ВГ на рис. 4, б), и будет условной нижней границей экотона ВГЛ. Такое определение границ оправдано, на наш взгляд, при работе с материалами аэрофото-съемки и картировании в подобном масштабе.

Рассмотрим особенности данного сообщества на примере пробной площади 1. Это сомкнутый (0,5—0,8) лес без участия других древесных пород. К характеристикам древостоя, приведенным в таблице, добавим следующее. Сумма площадей сечений стволов на высоте груди — 19,4 м<sup>2</sup>/га; при средней высоте деревьев 10,9 м наиболее высокие достигают 16—18 м. Возобновление березы крайне слабое — 145 шт./га. Кроны деревьев диаметром 5—9 м начинаются от высоты 3—4 м. Стволы обычно искривлены, нередко нижняя часть наклонена и даже стелется над землей. Большое число деревьев (до 50%) поражено болезнями; сердцевинными гнилями, начиная с возраста 50—60 лет (к этому времени деревья достигают высоты 6—9 м при диаметре на высоте груди 12—16 см), поражено почти 100%, что не позволяет точно определить возраст наиболее старых деревьев.

В подлеске нередок ольховник в виде разреженных зарослей и отдельных кустов. Высота его достигает 3—4 м, диаметр основания стволов — 6—10 см. Кедровый стланик участвует в меньшей степени, обычно в виде отдельных куртин или кустов высотой до 2—3 м. Реже присутствует кустарниковая рябина *Sorbus sambucifolia*, высотой до 1—2 м, в виде разреженных зарослей. Из кустарников обычны *Rosa acicularis*, *Lonicera caerulea*, *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*. Высота их до 0,5—1 м, общее покрытие до 10—20%.

Травянистый ярус обычно сомкнут (покрытие 100%), высотой от 50—80 до 100—120 см. В его составе мезофильное разно-

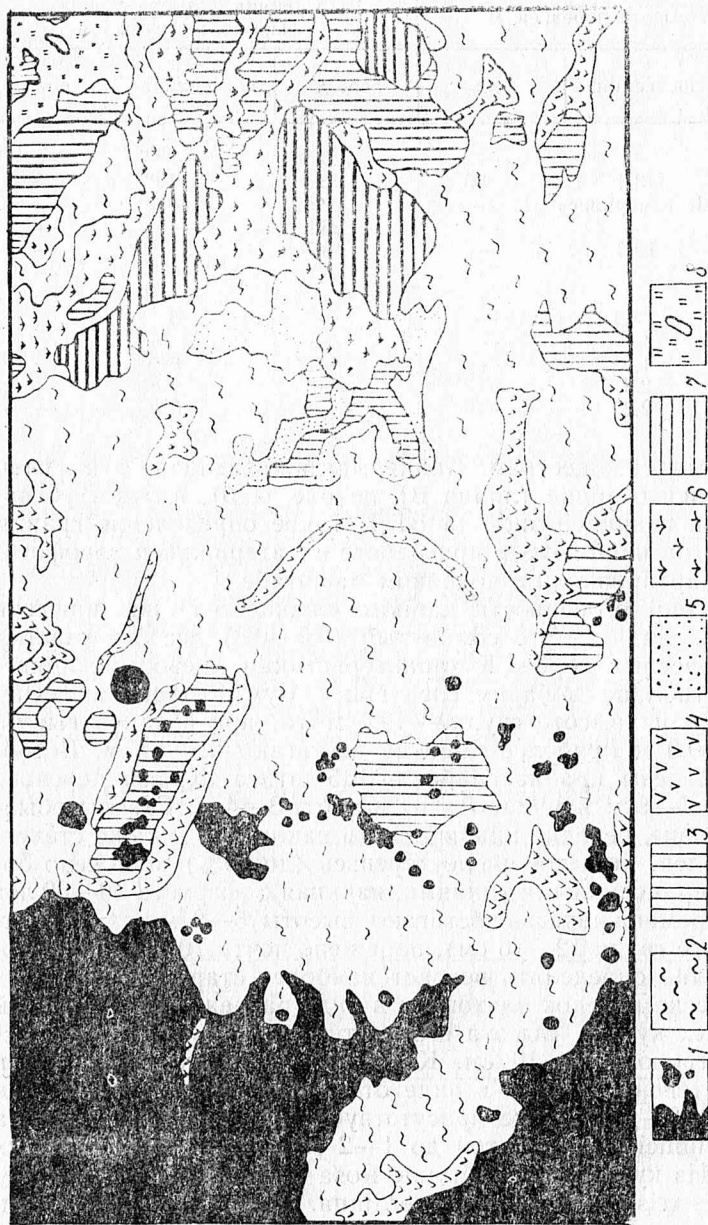


Рис. 3. Схема растительности ключевого участка экотона верхней границы леса.

1 — каменноберезовый лес, островки леса и отдельные деревья, 2 — заросли ольхового стланика, 3 — заросли кедрового стланика, 4 — луга субальпийского типа, 5 — горнолуговые травяно-кустарничковые сообщества, 6 — горно-луговые сообщества, в комплексе с зарослями *Salix parallelinervis*, 7 — комплексе *Pinus pumila* — *Salix parallelinervis* — горнолуговые сообщества, 8 — болотно-озерковый комплекс

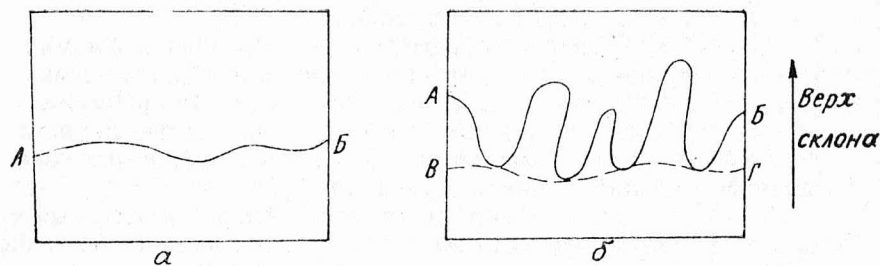


Рис. 4. Типы нижних границ экотона верхней границы леса (объяснения в тексте)

траве с элементами крупнотравья. Наиболее характерные виды *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Thalictrum contortum*, *Veratrum oxycepalum*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*, *E. silvaticum*, *Solidago spiraeifolia*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Delphinium brachucentrum*, *Allium ochotense*, *Trisetum sibiricum*, *Majanthemum kamtschaticum* и другие — всего до 25 видов. Мхов мало, обычно они приурочены к валежу и основаниям стволов деревьев. Разнообразие типов каменноберезников на верхнем пределе их распространения невелико. Исходя из классификации Н. Е. Кабанова (1972), можно выделить: 1) каменноберезник с подлеском из ольхового стланика; 2) каменноберезник кустарничковый; 3) каменноберезник травяной; 4) каменноберезник вейниковый. Размеры участков, принадлежащих к одному типу леса, невелики (0,1—0,2 га).

Почвы под этими сообществами слоистые вулканические с хорошо выраженными прослойками вулканических пеплов и погребенных горизонтов. На поверхности почвы подстилка средней мощности 5—7 см. Гумусовый горизонт мощностью 18—20 см буровато-черной окраски, комковато-порошистый, рыхлый. О сезонном переувлажнении этих почв свидетельствуют бурые и ржавые пятна с глубины 48 см.

К этим же сообществам могут быть отнесены и изолированные, достаточно крупные островки леса, картируемые в избранном масштабе. Небольшие группы (2—5 стволов) мы не относим к данным сообществам, обычно они несут все признаки той группировки, в пределах которой располагаются.

Крупные островки каменноберезового леса расположены недалеко от нижней границы экотона — десятки, реже первые сотни метров среди зарослей ольховника. Тут же немало и одиночных деревьев. Размеры деревьев в островках и характер нижних ярусов этих фитоценозов почти не отличаются от таковых на верхней границе сомкнутого леса. Почвы также аналогичны. На верхней границе сомкнутого леса и в островках из каменной березы ольховник в качестве подлеска весьма часто располагается непосредственно под кронами берез.

## 2. Сообщества ольхового стланика.

В горах Ключевской группы вулканов ольховник формирует вместе с кедровым стлаником обширную полосу растительности, маркируя собой границы подгольцового пояса. По преимуществу он образует почти сплошные покровы, рассекаемые лишь местами луговыми сообществами. Приурочен исключительно к склонам, особенно северной экспозиции.

Почвы под ольховником достаточно богатые, гумусовый горизонт достигает мощности 20 см. Этому способствует обильный опад листвы ольховника и травянистых растений.

Встречаемость деревьев в пределах этих сообществ резко ограничена. Причиной, видимо, является мощное конкурентное воздействие ольховника на возобновление и рост деревьев. В средней части закартированного участка деревья совершенно отсутствуют и выше появляются лишь там, где покров ольховника разреживается. Эта центральная часть — место оптимального развития ольховника. Размеры стволов (рис. 5) и общее покрытие площади, занимаемое ольховым стлаником (рис. 7) здесь максимальны. Следовательно, здесь можно говорить о фитотенотическом факторе, лимитирующем ВГЛ.

Травяной покров под пологом ольховника, как правило, сплошной, сомкнутость 50—100%. Наиболее обычны под пологом ольховника *Calamagrostis langsdorffii*, *C. purpurea*, 3 вида *Equisetum*, *Veratrum oxycarpum*, *Majanthemum kamtschaticum*, *Rubus arctica*, в небольших количествах обычны *Hieracium dulce*, *Aruncus kamtschaticus*, *Thalictrum kontortum*, *Aconitum fischerii*. Отмечена также *Boschniakia rossica*. Высота травостоя 0,3—1 м. Из кустарников единично встречаются *Ribes triste*, ре-

же другие виды. Мхов мало, небольшими латками. Группировки довольно однообразны в фитоценоотическом отношении, что уже отмечалось ранее (Комаров, 1940). Преобладает вейниковый (*Calamagrostis langsdorffii*) ольховник, в благоприятных условиях (нижние части теневых склонов) — с доминированием высокотравья: *Sacalia auriculata*, *Aruncus kamtschaticus* и других видов, реже встречается хвощевый (*E. pratense*), папоротниковый (*Dryopteris austriaca*) ольховник.

Границы сообществ ольхового стланика почти всегда резко очерчены; контактируют они со всеми другими сообществами.

## 3. Сообщества кедрового стланика.

Кедровый стланик близок к ольховнику по положению в системе высотной поясности. Однако он распространен шире и произрастает от долины р. Камчатка (30—40 м над ур. м) до верхней части подгольцовой зоны (1200—1300 м).

Максимального развития его заросли достигают в подгольцовом поясе. В пределах закартированного участка кедровый стланик встречается от нижней до верхней границы экотона ВГЛ, входя в состав почти всех сообществ. Сомкнутые заросли, однако, не образуют обширных покровов, и участки, покрытые кедровым стлаником, немногочисленны. В основном они приурочены к вершинам холмов и гряд, особенно к крутым гривкам и перегибам склонов; небольшими участками встречаются также на склонах, среди ольховника, образуя с последним иногда смешанные заросли. Во всех других случаях кедровый стланик растет в виде отдельных кустов или куртин диаметром до 5—10 м или входит в состав комплексов. В целом заметно, что экологически он более пластичен, чем ольховник. Размеры стволов кедрового стланика в пределах экотона меняются: длина от 1,5 до 4,5 м, диаметр основания от 4 до 10 см. Набор видов под пологом кедрового стланика крайне ограничен. Наиболее обычны *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana*, *Ribes triste*, *Linnaea borealis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum* sp., *Lycopodium annotinum*, *Pyrola incarnata*. В сообществе, как правило, отмечается не более 10 видов. Высота этого яруса 10—20 см, покрытие до 20—30%. Под смешанными с ольховником зарослями примерно такой же набор видов. Мхи покрывают до 10—20% площади. Среди зарослей кедрового стланика иногда встречаются отдельные, обычно небольшие, березы и лиственницы.

## 4. Сообщества лугов субальпийского типа.

Горные луга в экотоне ВГЛ широко распространены в районах с субальпийско-альпийскими типами горных ландшафтов (Альпы, Карпаты, Кавказ, Тянь-Шань, Алтай — в Евразии, Скалистые горы в Северной Америке) (Troll, 1973; Hämet-Ahti, 1978). Во многих работах указывается на приуроченность субальпийских лугов к местам наибольшего скопления снега (Billings, 1969; Franklin et al., 1971; Daubenmire, 1981; Горчаковский, Шиятов, 1985).

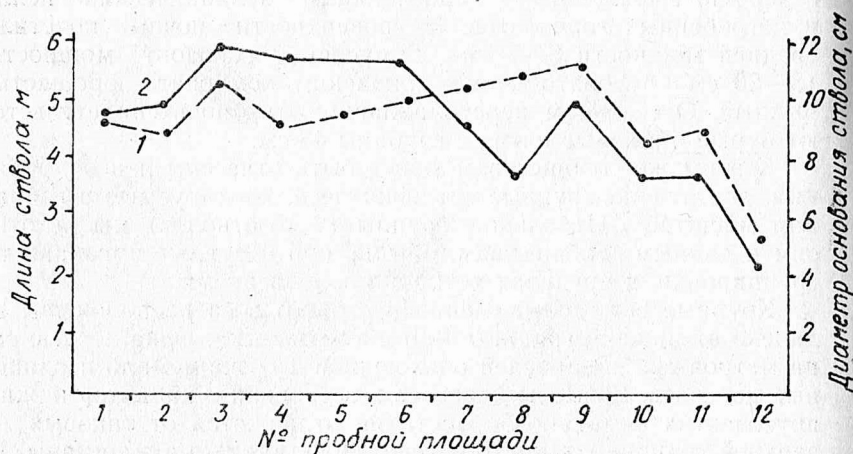


Рис. 5. Размеры стволов ольхового стланика (по измерениям на пробных площадях ключевого участка). 1 — длина ствола, 2 — диаметр основания ствола

В горах притихоокеанских районов Дальнего Востока встречаются луговые сообщества, сходные по наличию викарирующих видов флоры с субальпийскими лугами указанных горных систем. Условно мы называем их «луга субальпийского типа».

В пределах закартированного участка луговины образуют вытянутые контуры и приурочены исключительно к склонам, предпочтительно южным, а также к слабо выраженным ложбинам. Располагаются преимущественно среди зарослей ольховника, а также на нижней границе экотона ВГЛ, где луговины разделяют сообщества каменноберезового леса и ольховника, и в собственно каменноберезовом лесу. Эти сообщества представляют собой разнотравно-высокотравные мезофитные группировки. Иногда на луговинах встречаются небольшие кусты ольховника, изредка — отдельные стволы каменной березы и ее подрост. Другие древесные растения отсутствуют.

Размещение лугов субальпийского типа, вероятно, связано с такими факторами, как хорошее увлажнение и хороший дренаж, мощная аккумуляция снега на подветренных южных склонах, лучшее прогревание склонов в вегетационный период.

Для луговых почв характерен хорошо выраженный дерновый горизонт мощностью 5—10 см. Гумусовый горизонт достигает мощности 16 см.

Травяной покров луговин всегда сомкнут, его высота от 40—60 до 100—120 см. Ярко выраженных доминантов среди растений нет. Наиболее обычны *Chamerion angustifolium*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Polygonum viviparum*, *Equisetum silvaticum*, *E. pratense*, *Geranium erianthum*, *Allium ochotense*, *A. strictum*, *Pedicularis resupinata*, *Veratrum oxycepalum*, *Rumex alpestris*, *Mertensia pubescens*, *Hedysarum hedysaroides*, *Sanguisorba officinalis*, *Angelica gmelinii*, *Heracleum dulce*, *Aconitum fischerii*, *Bromopsis pumPELLIANA*, *Festuca altaica*, *Trisetum molle*, *Carex koraginensis*, *C. pallida* и др. Всего здесь отмечается до 30 видов растений.

#### 5. Горнотундровые травяно-кустарничковые сообщества.

Образуют небольшие полянки среди зарослей стлаников, приуроченные к повышенным элементам рельефа, преимущественно к слабонаклоненным наветренным склонам. Площади, занимаемые данными сообществами, обычно невелики. Участки по форме представляют собой вытянутые контуры.

Флористическое ядро этих сообществ образует шикшево-голубичный (*Empetrum sibiricum*, *Vaccinium uliginosum*) комплекс в сочетании с видами «альпийцами»: *Arctous alpina*, *Anemone sibirica*, *Ledum decumbens*, *Artemisia arctica*, *Hierochloë alpina*, *Tophildia coccinea*, *Pedicularis labradorica*, *P. lanata*, *Minnarcia arctica*, *Salix crassijulis*, *Pachypleurum alpinum* и др.

Сообщества подобного комплекса являют собой фрагменты сниженных горных тундр и широко распространены в высоко-

горьях. По терминологии экологов, работающих в Альпах, они называются «пустошами» — *Heide* (Walder, 1983).

Из других растений здесь отмечены *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum arvense*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Festuca altaica*, *Poa platyantha*, *Carex pallida*, *C. koraginensis*, *Betula exilis*, *Polygonum ellipticum*, *Lusula kjellmanniana* и др. Всего здесь отмечено до 25 видов. Общее покрытие этих группировок достигает 70—90%, высота до 10—20 см.

Кустарники, встречающиеся здесь — *Pinus pumila*, *Duschekia kamtschatica*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix parallelinervis*, обычно угнетены, их высота достигает 0,3—0,5 м. Приурочены к краям участков, занимаемых данными сообществами. Растут они чаще отдельными кустами или небольшими куртинками.

Мохово-лишайниковый ярус горнотундровых сообществ покрывает до 30—50% площади. В его составе явно преобладают лишайники.

#### 6. Горнотундровые сообщества в комплексе с зарослями *Salix parallelinervis*.

Сообщества комплекса располагаются на пологих пониженных участках в верхней части экотона ВГЛ. К особенностям экотопов необходимо отнести застойный характер увлажнения, который меняется в зависимости от микрорельефа от умеренно-влажного до переувлажненного. О последнем свидетельствуют следы оgleения, высокий уровень сезонной мерзлоты (на конец июля 1985 г. — 56 см.). На отдельных участках наблюдаются аморфные переувлажненные почвогрунты со структурой, напоминающей полигональные тундры Севера или высокогорий.

Заросли кустарниковой ивы *Salix parallelinervis* окаймляют понижения и образуют плотные куртины округлой формы, достигающие 10 и более метров в диаметре. Высота зарослей 0,5—1 м.

Луговые сообщества комплекса меняют свой видовой состав в зависимости от местообитания. На умеренно влажных местах располагаются сообщества, флористически близкие лугам субальпийского типа. Травяной покров здесь имеет высоту 30—50 см, проективное покрытие до 100%. В его составе *Saussurea pseudo-tilesii*, *Veratrum oxycepalum*, *Bromopsis pumPELLIANA*, *B. ornans*, *Sanguisorba officinalis*, *Geranium erianthum*, *Pedicularis verticillata*, *P. resupinata*, *Mertensia pubescens*, *Polygonum ellipticum*, *P. viviparum*, *P. tripterocarpum*, *Artemisia furcata*, *Thalictrum contortum*, *Aconitum fischerii*, *Rhodiola rosea*, *Carex koraginensis*, *Trisetum sibiricum*. Кустарники представлены отдельными небольшими кустами *Pentaphylloides fruticosa*.

В пониженных, более влажных, местах травяной покров не сомкнут (покрытие до 80%), высота его до 25 см. Помимо доминирующей *Sanguisorba officinalis*, отмечены *Iris setosa*, *Valegiana capitata* и другие растения.

На нескольких открытых ветру местах появляются «альпий-

цы» (*Arctous alpina*, *Anemone sibirica*, *Aster* sp., *Diapensia obovata*, *Minuarcia arctica*, *Thalictrum alpinum*, *Salix crassijulis* и др.), и луговые сообщества постепенно переходят в горно-тундровые. Помимо последних с сообществами данного комплекса граничат заросли ольхового и кедрового стлаников, а также комплекс, описанный ниже.

7. Комплекс *Pinus pumila* — *Salix parallelinervis* — горно-тундровые группировки.

Занимает в верхней части экотона открытые ветру возвышенные выпуклые местообитания. Для почв характерен высокий уровень сезонной мерзлоты (на конец июля 1985 г. — 49 см), меньшая мощность гумусового горизонта по сравнению с почвами под лесными, стланиковыми и луговыми сообществами (12—14 см). Заметны следы оглеения.

Для растительного покрова характерны четко выраженная комплексность и полосчатая структура, формируемые микро-рельефом и динамикой растительности. Последняя определяется постоянным воздействием ветра. На несколько возвышенных местообитаниях находятся заросли кедрового стланика, расположенные полосами шириной 2—3 м, между ними наблюдаются тундроподобные группировки. Ориентация полос: север-юг и северо-восток — юго-запад. Она, вероятно, связана с преобладающими направлениями ветров. Здесь же нередко встречаются группы крайне угнетенных лиственниц. Морфология крон последних говорит о суровых ветровых условиях.

Заросли кедрового стланика имеют высоту до 1—2 м. Под его пологом встречаются *Phododendron aureum*, *Pyrola incarnata*, *Linnaea borealis*, *Empetrum sibiricum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Spiraea beauverdiana*, *Ledum decumbens*, *Atragene ochotensis*. Эти виды покрывают до 70% площади, высота яруса до 20—30 см. Мхи покрывают до 10% площади. По краю зарослей кедрового стланика также располагаются *Arctous alpina*, *Hedysarum hedysaroides*, *Salix parallelinervis*. Последняя часто окаймляет заросли стланика.

В горно-тундровых группировках значительное участие принимают злаки, часто образующие дерновнины: *Calamagrostis lapponica*, *Festuca altaica*, *Hierochloë alpina*, *Poa malacantha*, *P. platyantha*, *Trisetum molle*, *T. spicatum*. Относительно обильны кустарники и кустарнички: *Empetrum sibiricum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Arctous alpina*, *Salix crassijulis*, а также *Thalictrum alpinum*, *Androsace capitata*, *Hedysarum hedysaroides*, *Anemone sibirica*, *Polygonum tripterocarpon*, *P. viviparum*, *Carex koraginensis*, *Stellaria crassifolia*, виды рода *Equisetum* и др. Всего здесь отмечается до 25—30 видов сосудистых растений. Травяно-кустарничковый покров сомкнут, высота его до 20 см. Лишайники покрывают до 20—30% площади, мхи — до 5%.

По единичным лиственницам описанного комплекса мы оп-

ределяем верхнюю границу экотона ВГЛ. Следует отметить определенную условность и этого рубежа. Единичные лиственницы могут встречаться и выше — до 1000—1050 м. Стелющиеся экземпляры обнаруживаются в горной тундре до 1100 и даже 1200 м.

8. Болотно-озерковый комплекс.

Представлен всего лишь одним контуром в северо-западной части ключевого участка, где приурочен к слабовогнутой поверхности на водораздельном элементе рельефа.

В пониженной центральной части участка находится небольшое озерко (около 8 м длиной). Размеры и форма озера стабильны (параметры сравнивались по аэрофотоснимку) по крайней мере последние 20 лет.

Озерко окаймляют заросли осок, далее наблюдается нечетко выраженная кайма мохового покрова с преобладанием *Sphagnum* sp. и участием *Eriophorum vaginatum*. Их сменяет растительность мохово-кустарничковой тундры на слабокочковатой поверхности. На небольших кочках, образованных осоками и пушицей, поселяются мхи, затем *Empetrum sibiricum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Salix* sp. и другие виды, а также кустики ольховника, поселение которого связано, вероятно, с тонким слоем вулканического пепла вулкана Безымянный, выпавшего в 1979 г. Покрытие травяно-кустарничковой растительности (высотой 10—15 см) здесь не превышает 70%.

К краевым, повышенным частям участка появляется более разнообразная растительность с участием *Calamagrostis purpurascens*, *Hedysarum hedysaroides*, *Pedicularis labradorica*, *Polygonum viviparum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Anemone sibirica*, *Arctous alpina* и других видов. Постепенно уменьшается количество мхов, увеличивается доля лишайников.

Выше участок ограничивает стена ольхового стланика, а на ветробойных местах растет невысокий кедровый стланик с единичными стелющимися лиственницами.

Существование болотно-озеркового комплекса с его своеобразной микропоясной структурой обусловлено застойным переувлажнением на водораздельном ветробойном участке. Такого характера комплексы нередко встречаются в верхней части подгольцового пояса и в горно-тундровом поясе на пониженных участках пологих склонов.

Флора ключевого участка, по собранным гербарным материалам, насчитывает около 120 видов сосудистых растений и включает в себя как типично лесные виды, так и растения подгольцового пояса и высокогорные виды. Для количественного сравнения отметим, что флора экотона ВГЛ всей Ключевской группы вулканов, по нашим данным, насчитывает около 200 видов.

Описанные основные сообщества и комплексы сообществ относятся как к единицам фитоценотической классификации (на уровне групп ассоциаций), так и к территориальным единицам

на уровне комплексов и мезокомплексов К. Ю. Голгофской (1964), микрокомбинаций С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972). Всего, таким образом, для данного ключевого участка экотона ВГЛ выделено 8 таксонов фитоценологических и территориальных единиц. Выделенные таксоны не исчерпывают всего разнообразия сообществ. Наблюдаются, например, переходного характера группировки, а также серийные сообщества, связанные со сменами растительности под влиянием сильнодействующих факторов — ветра, навалов снега, вулканических пеллопадов. Воздействие их сказывается в основном в верхней половине экотона, где преобладает кустарниковая и травяная растительность.

Анализируя распределение выделенных таксонов, на схеме растительности ключевого участка (рис. 3), можно отметить, что в целом наблюдается закономерная приуроченность растительных сообществ по экотону ВГЛ. Эта приуроченность отражает изменение природных условий с увеличением высоты над уровнем моря (перепад высот составляет около 120 м) и положение сообществ в топологических рядах мезорельефа экотона ВГЛ (рис. 6). На разных высотных уровнях выделяются сообщества и комплексы сообществ, которые можно объединить в высотные группы, близкие по таксономическому статусу к мезокомплексам К. Ю. Голгофской (1964). Всего выделяются три высотные группы или мезокомплекса.

1. Стланиково-лесной мезокомплекс объединяет сообщества сомкнутого леса, которые в виде языков и крупных островков леса чередуются с зарослями стлаников. Расположен в нижней части экотона ВГЛ. В системе высотной поясности растительности соответствует верхнему пределу леса.

2. Лугово-стланиковый мезокомплекс объединяет сообщества ольхового и кедрового стлаников, субальпийских лугов с мелкими островками леса, группами и единичными деревьями среди

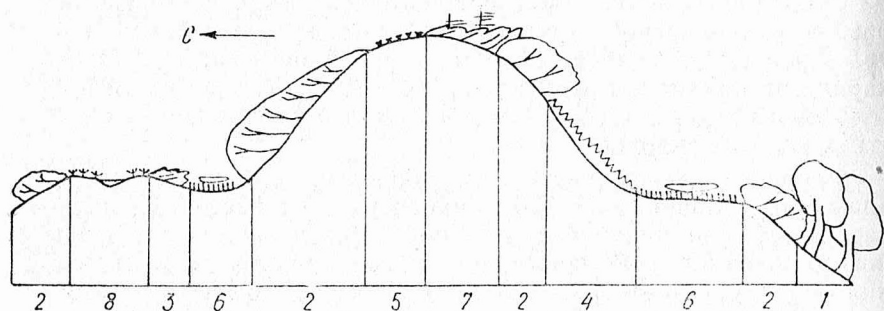


Рис. 6. Распределение растительности в топологическом ряду экотона верхней границы леса. Цифры соответствуют сообществам, указанным в подписи к рис. 3.

них. Расположен в средней части экотона, соответствует средней части подгольцового пояса.

3. Стланиково-лугово-тундровый мезокомплекс объединяет на данном ключевом участке, вместе с луговыми и стланиковыми сообществами на склонах комплексы подгольцовых кустарников с луговыми и тундроподобными группировками на выположенных поверхностях. Включает в себя небольшие группы и отдельные листовишцы. Приурочен к верхней части экотона ВГЛ, соответствует средней части подгольцового пояса.

Для наглядного отображения структуры растительности экотона ВГЛ можно графически выразить распределение сообществ или их высотных групп (мезокомплексов) по площадям, занимаемым ими в экотоне ВГЛ. В данном случае использованы «индикаторные» элементы мезокомплексов — сообщества и комплексы, наиболее характерные для своих мезокомплексов (рис. 7). Эти распределения объективно подтверждают правомерность выделения высотных комбинаций растительности в ранге мезокомплексов. Использование такого формализованного выражения структуры растительности полезно при сравнении разных типов структур.

Из описанных Г. Кнаппом (Knapp, 1979) 3 основных типов

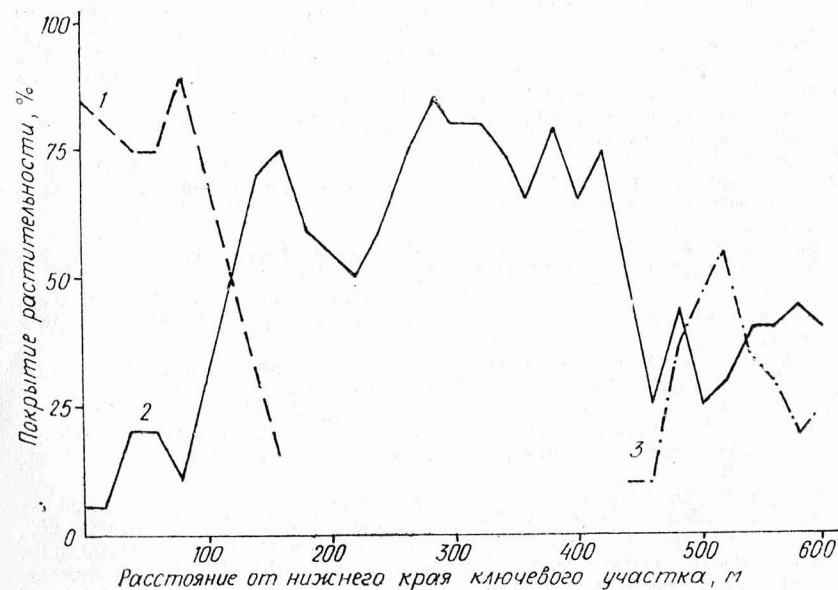


Рис. 7. Участие растительных сообществ в сложении растительности экотона верхней границы леса (% от общего покрытия растительности, принимаемого за 100%). 1 — сообщества каменноберезового леса, 2 — заросли ольхового стланика, 3 — комплекс *Pinus pumila* — *Salix parallelinervis* — горнотундровые сообщества

лесных пограничных биотопов — квазиконтинуум, дисконтинуум, мозаика — наблюдающийся экотон ВГЛ более всего приближается к последнему. Однако верхнюю границу экотона ВГЛ здесь маркирует не береза, а лиственница, приуроченная к «азональному» стланиково-лугово-тундровому мезокомплексу на пологих элементах рельефа. Нормальное поясное расположение растительности (сомкнутый лес на своем верхнем пределе, экотон ВГЛ, заросли подгольцовых стлаников) здесь, таким образом, нарушается из-за условий рельефа.

В заключение автор выражает благодарность к б. н. Г. А. Селивановой, принимавшей участие в сборе полевых материалов; А. П. Левусу, участвовавшему в обсуждении статьи; к б. н. В. В. Якубову, просмотревшему гербарные материалы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Голгофская К. Ю. К вопросу о комплексности растительности гор и классификации комплексов//Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 6. С. 786—798.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитондикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съёмочных масштабах//Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 137—330.
- Гришин С. Ю., Ефремов Д. Ф., Манько Ю. И., Павлова Н. С., Сидельников А. Н. Вертолетно-пеший маршрут из пос. Козыревск на сопку Плоскую Дальнюю (высокогорье, спуск к подножию сопки)//Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 183—193.
- Кабанов Н. Е. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М.: Наука, 1972. 137 с.
- Комаров В. Л. Путешествие по Камчатке в 1908—1909 гг.//Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского, снаряженная при содействии Русского географического общества. Ботанический отдел. М., 1912. Вып. 1. С. 1—456.
- Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки//Камчатский сборник. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 5—52.
- Мелекесцев И. В., Краевая Т. С., Брайцева О. А. Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки. М.: Наука, 1970. 104 с.
- Ниденко А. А. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе//Ботан. журн. 1948. Т. 33, № 5. С. 487—495.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.
- Шиятов С. Г. Понятие о верхней границе леса//Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 32—58.
- Billings W. D. Vegetational pattern near alpine timberline as affected by fire—snowdrift interactions//Vegetatio. 1969. Vol. 38, № 1/6. P. 192—207.
- Daubenmire R. F. Subalpine parks associated with snow transfer in the mountains of northern Idaho and eastern Washington//Northwest Science. 1981. Vol. 55, № 2. P. 124—135.
- Franklin J. F., Moir W. H., Douglas G. W., Wiberg C. Invasion of subalpine meadows by trees in the Cascade Range, Washington and Oregon//Arctic and Alpine Research. 1971. Vol. 3, № 3. P. 215—224.
- Hämäl-Ahti L. Timberline meadows in Well Gray Park, British Columbia, and their comparative geobotanical interpretation//Syesis. 1978. № 11. P. 187—211.

- Holtmeier F. K. Die klimatische Waldgrenze—Linie oder Übergangssaum (Ökoton)?//Erdkunde. 1985. Bd 39, № 4. S. 271—285.
- Knapp H. D. Geobotanische Studien an Waldgrenzstandarten des hercynischen Florengbietes. Teil 1//Flora. 1979. Bd. 168. S. 276—319.
- Troll C. Problems of the upper timberline in different climatic zones//Arctic and Alpine Research. 1973. Vol. 5, № 3, pt. 2. P. A3—A18.
- Walder Urs. Ausaperung und Vegetationsverteilung im Dischmatal//Mitt. Eidgenöss. Anst. Forstl. Versuchsw. 1983. Bd. 59, № 2. S. 81—212.