

УДК 630.182.4(571.65)

<https://doi.org/10.25221/kl.66.6>

## ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОДЛЕСКА ИЗ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА (*PINUS PUMILA*) В ЛЕСАХ СЕВЕРНОГО ОХОТОМОРЬЯ

Т.А. Москалюк

*Филиал ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН  
Горнотаёжная станция им. В.Л. Комарова, Приморский край, г. Уссурийск,  
с. Горно-Таёжное*

Кедровый стланик (*Pinus pumila*) является основным видом подлеска в лиственничниках и каменноберезняках в южных районах Магаданской области (Северное Охотоморье). Интенсивное возобновление стланика на вырубках и гарях сопровождается развитием у него ярко выраженных средообразующих функций, позволяющих ему в возрасте 70–80 лет стать создателем главной лесообразующей породы или эдификатором экосистемы. Рассмотрены особенности формирования ценопопуляций кедрового стланика в разных типах леса от ювенильной стадии до возраста перестойности с учётом изменения эдификаторных функций древостоя. Даны характеристики исследованных фитоценозов. Описан процесс формирования чашевидной и стелющейся форм роста кедрового стланика в коренных и производных парцеллах перестойных каменноберезняков. Приведены биометрические показатели стланика и их трансформация за 20 лет в сухих и влажных экотопах; сведения о возрасте хвои в разных условиях произрастания.

**Ключевые слова:** *Pinus pumila*, особенности возрастного развития, экобиоморфы, производные леса, *Larix cajanderi*, *Betula lanata*, Северное Охотоморье

## THE UNDERBRUSH FORMATION PECULIARITIES OF DWARF PINE (*PINUS PUMILA*) IN THE FORESTS OF NORTHERN COAST OF THE SEA OF OKHOTSK

T.A. Moskalyuk

*Mountain-Taiga Station of the Federal Scientific Center of the East Asia  
Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, Ussuriisk, Gorno-Tayozhnoe village, Russia*

Dwarf pine (*Pinus pumila*) is a main species of underbrush in the larch and stone-birch forests of the southern part of Magadan region (Northern Okhotsk Sea Coast). Intensive renewal of dwarf pine on the cuttings over and burned-out forests is followed by development of its pronounced habitat-forming functions that allows to it to become co-aedificator of the major forest-forming species, or an aedificator of an ecosystem at the age of 70–80 years. The shaping peculiarities of *Pinus pumila* coenopopulations have been considered in different type's forests from juvenile stage to an overripe age, taking into account changes of the tree-stand habitat-forming functions. Characteristics of the explored phytocenoses are given. The shaping process of a cup-like and creeping ecobiomorphs of dwarf pine in the primary and derivative parcels of overmature stone-birch-forest are described. The biometric indexes of dwarf pine and their transformation for 20 years in dry and humid ecotops and information about pine-needles age in various growth conditions are adduced.

**Keywords:** *Pinus pumila*, renewal, particularities of ontogenetic development, ecobiomorphs, secondary forests, *Larix cajanderi*, *Betula lanata*, Northern Sea of Okhotsk Coast

---

Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) – самая распространённая лесообразующая порода в южной половине Восточной Сибири и на Северо-Востоке России. По данным государственного учёта лесного фонда на 01.01.2008 (Лесной план..., 2008) на стелющиеся кедровостланиковые леса в Магаданской области приходится 41,1 % лесопокрытой площади. Его ареал простирается от берегов Байкала (105° в.д.) до берегов Тихого океана (175° в.д.), отражая тяготение вида к районам с муссонным климатом. Северная граница распространения кедрового стланика уходит за пределы Полярного круга, достигая 71° с.ш., на юг кедровостланики по высокогорьям Сихотэ-Алиня проникают до 35° с.ш. Чрезвычайно широка и высотная амплитуда распространения стланика – по склонам гор он поднимается до 1900 м над ур.м. Высота верхней границы определяется суровостью зимних погодных условий и воздействием антропогенных факторов. На Чукотке в районе Пенжино-Майнского водораздела стланик поднимается отдельными кустами до 700 м, в бассейне р. Анадырь – до 1000 м над ур.м. (Стариков, Дьяконов, 1955). В пределах зоны бореальных лесов (45–65° с.ш. и 105–175° в.д.) средний предел верхней границы кедровостлаников составляет около 1260 м над ур.м. (Хоментовский, 1995). В южных районах

кедровый стланик вытесняется темнохвойными конкурентами в верхние высотные пояса, и нижняя граница кедровостлаников в горах Южного Сихотэ-Алиня начинается с 900 м над ур. м. (Усенко, 2009). С продвижением на север Дальнего Востока кедровый стланик спускается вниз, формируя леса на склонах гор, в долинах рек и на морских побережьях. В прибрежных районах он образует трудно проходимые заросли на крутых морских берегах.

По ботанико-лесоводственным характеристикам и ценотической роли в растительном покрове кедровый стланик очень сильно отличается от всех деревьев и кустарников и издавна привлекает к себе внимание исследователей. В работах В.Н. Моложникова (1975) и П.А. Хоментовского (1985) подробно изложены история изучения и происхождения вида, описаны его жизненная форма и распространение, проанализированы спорные вопросы по типологии и классификации кедровостлаников, формированию начальных онтобиоморф, механизма полегания стланика при наступлении зимних холодов. Оба автора приводят интересные фактические данные по экологии и биоморфологии кедрового стланика в Северном Прибайкалье (Моложников, 1975), включая острова оз. Байкал, и на Крайнем Северо-Востоке России (Хоментовский, 1985), в основном на п-ове Камчатка. По Магаданской области наиболее полные сведения о кедровом стланике и его адаптациях к суровым условиям Крайнего Севера содержатся в монографиях Б.А. Тихомирова (1949) и Г.Э. Гроссета (1959), в работах А.А. Меженного (1976) и И.И. Котлярова (1973). Последним автором описаны морфологические особенности вида в чистых зарослях на прибрежных склонах Охотского моря. На основе информации в указанных и других первоисточниках показано, что он обладает особыми адаптационными качествами, практически одинаковыми в пределах всего ареала. К ним относятся формирование придаточных корней, обеспечивающее возможность стланику существовать бесконечно долго; особое строение древесины в базальной части стволов-побегов, позволяющее растению расплываться по поверхности с наступлением морозов и благополучно перезимовывать под снегом; преимущественное направление роста побегов вниз по склону и др. Наилучшим развитием кедровый стланик характеризуется в хорошо освещённых дренируемых экотопах при высокой влажности воздуха и мощном снежном покрове.

Об экологии кедрового стланика разными авторами приводятся противоречивые сведения. Как правило, все они подчёркивают его высокую экологическую пластичность. При этом Тихомиров (1949) называл его растением горного приморского климата, Б.В. Гроздов (1960; цит. по: Меженный, 1976) – высокогорным растением резкоконтинентального климата. По мнению Г.Ф. Старикова (1958) и Т.М. Панченко (1987), кедровый стланик теневынослив, а Меженный (1976: 73), как и Моложников (1975), считает, что «... он совершенно не выносит сколько-нибудь значительного затенения...». Все эти разногласия, на наш взгляд, только подтверждают высокий адаптационный потенциал стланика. Ни одна лесообразующая порода не может сравниться с ним по многообразию занимаемых местообитаний и разнообразию адаптаций к неблагоприятным условиям среды.

Несмотря на большой объём имеющейся информации, этот интересный вид изучен ещё недостаточно. Имеющиеся сведения по биоморфологии, способам расселения стланика в первую очередь касаются формирования чистых кедровостланиковых сообществ, причём за пределами Магаданской области. Нами была поставлена цель – изучить особенности возобновления и развития кедрового стланика, выявить его формы роста в подлеске производных лесов и редколесий на юге Магаданской области – в Северном Охотоморье.

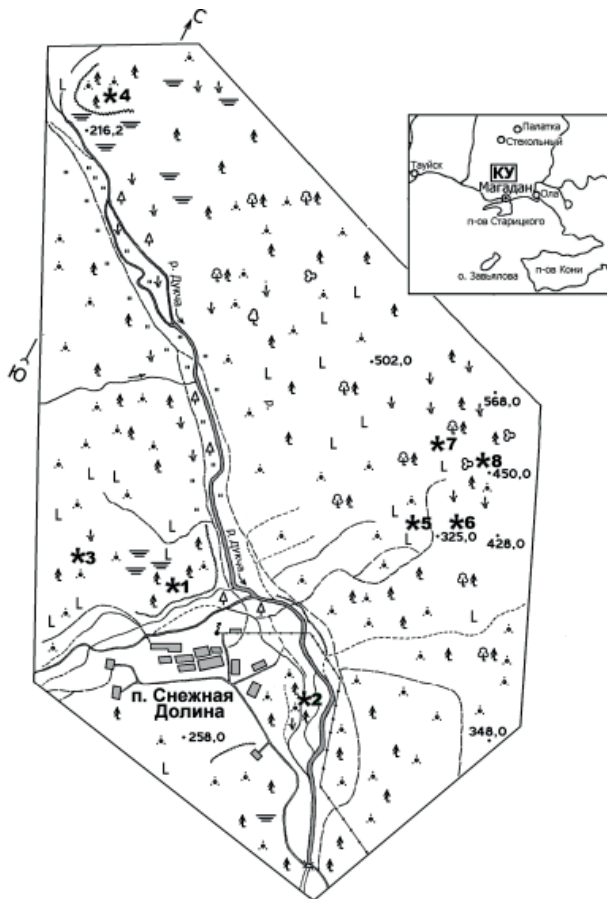
## **РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

**Район исследований.** В Северном Охотоморье кедровый стланик образует густой подлесок в большинстве типов леса, выступая соэдификатором главных пород: лиственницы (*Larix cajanderi* Mayr) и берёзы шерстистой (*Betula lanata* (Regel) V.N. Vassil.), нередко и эдификатором фитоценоза. Нами изучались состояние и формы роста кедрового стланика в разном возрасте в подлеске и на обезлесенных участках в водосборном бассейне р. Дукча (Ямско-Тауйская депрессия). От прямого влияния моря речной бассейн защищён южными отрогами Хасынского хребта. Абсолютные высоты вершин сопков, обрамляющих долину, варьируют от 250 до 700 м над ур.м. Протяжённость р. Дукча небольшая – около 70 км. Долина слабо разработанная, в верховьях узкая – 50–100 м, в нижней части расширяется до 1,5–2,0 км (Игнатенко и др., 1977).

Природные условия района исследований типичны для всего Северного Охотоморья. По лесорастительному зонированию Д.И. Назимовой (1995) он входит в северную подзону тайги Дальневосточного муссонно-континентального сектора, а по климатическому районированию Н.К. Ключкина (1970) – в зону климата тундры и лесотундры (в пределах леса). Ему соответствует умеренно континентальный климат с морозной снежной зимой и коротким прохладным летом. А.П. Хохряков (1976) относит Северное Охотоморье к Прибрежно-Охотскому флористическому району Магаданской области. Главным аргументом для выделения этого района послужило своеобразие растительности, придаваемое каменноберёзовыми лесами, роль которых в биогеоценотическом аспекте гораздо сложнее, чем других типов сообществ. Для данной территории характерно не только самое большое разнообразие, но и самая высокая степень нарушенности лесной растительности.

В начале 40-х годов прошлого столетия в долинах и на склонах сопок были вырублены все доступные лесные массивы, за исключением слишком удалённых от населённых пунктов или не имеющих промышленного значения редколесий. Большие площади вырубок неоднократно пройдены огнем. Антропогенные нарушения растительного покрова в долине р. Дукча и на склонах окрестных сопек были столь велики и разнообразны (Шаткаускас, Звезденко, 1977), что территорию бассейна было решено использовать в качестве базовой для исследований по проблемам антропогенной динамики биогеоценозов в Северном Охотоморье. В 1972 г. за пос. Снежная Долина в 28 км к северо-западу от г. Магадана был создан стационар Института биологических проблем Севера ДВО АН СССР с одноименным названием для проведения биоценологических исследований.

**Объекты исследований** – производные типы леса в долине Дукчи по обе стороны реки (лиственничники) и на одном из южных макросклонов Хасынской гряды (каменноберезняки), ограничивающим долину Дукчи (рис. 1). К концу минувшего столетия в долине и на нижних частях макросклона с частично сохранившимися почвами сформировались фрагменты лиственничных ценозов разного состояния. На гаях южных склонов активно расселяется берёза шерстистая вперемешку с лиственницей, кедровым стлаником и берёзой Миддендорфа (*B. middendorffii* Trautv. et C.A. Mey.). Там, где не было повторных



**Рис. 1.** Ключевой участок (KV) и объекты исследований.

Лиственничники: 1 – разнотравно-вейниковый, 2 – зеленомошный, 3 – кустарничково-лишайниковый, 4 – осоково-кустарничково-сфагновый;

Каменоберезняки: 5 – кедровостланиковый зеленомошно-брусничный (сухой), 6 – кедровостланиковый бруснично-разнотравно-осоковый (влажный), 7 – кедровостланиковый разнотравный, 8 – лиственнично-берёзовый лес с подлеском из кедрового стланика и ольховника плауно-осоково-разнотравный. \*1-8 – постоянные пробные площади.

[**Fig. 1.** Key polygon (KV) and object of researches.

Larch (*Larix cajanderi*) forest: 1 – herbaceous-woodreed, 2 – hairmosses, 3 – fruticulose-lichen, 4 – sedgy-fruticulose-peat-mosses;

Stone-birch (*Betula lanata*) forest: 5 – dwarf pine hairmosses-lingonberry, 6 – dwarf pine lingonberry-herbaceous-sedgy, 7 – dwarf pine herbaceous, 8 – larch-stone-birch forest clubmoss-sedgy-herbaceous with underbrush of dwarf pine and shrubby alder. \*1-8 – permanent test plots.

пожаров, склоны сопок, независимо от экспозиции, заняты сплошными зарослями стланика.

Для изучения особенностей развития подлеска из кедрового стланика в производных лесах были выбраны четыре лиственничника и четыре каменноберезняка, представляющих основное типологическое разнообразие лесов региона. Все они находятся на разном удалении друг от друга, но не далее 6 км от поселка.

Лиственничники произрастают в долине реки. Все они одинакового – среднего возраста, возобновились после сплошных лесозаготовок 1940–50-х гг. и являются типологическими аналогами ранее изученных нами климаксовых лиственничников в долине р. Яна (охотская). Как и «янские» лиственничники, «дукчинские» занимают разные элементы рельефа в пределах долины. Лиственничник разнотравно-вейниковый располагается в пойме реки. Участки этого типа леса перемежаются с сенокосными угодьями и закустаренными лугами. Зеленомошный и бруснично-лишайниковый лиственничники приурочены к надпойменным террасам с разной степенью дренированности. К террасе с зеленомошным лиственничником примыкает ложбина стока на шлейфе восточного склона. В заболоченной части ложбины на торфяных мерзлотных почвах произрастает четвёртый из лиственничников – осоково-кустарничково-сфагновый.

Каменноберезняки в северных широтах приурочены к склонам южных экспозиций. Эти склоны отличаются наилучшей теплообеспеченностью; суммы положительных температур на них на 200–300° больше, чем на ровных участках, и на 400–600° больше, чем на северных склонах (Хлыновская, 1982). Коренная растительность здесь представлена наиболее требовательными к теплу и влаге лиственнично-каменноберёзовыми лесами с подлеском из кедрового стланика.

В каменноберезняках были подобраны насаждения среднего и перестойного возраста. Средневозрастные каменноберезняки произрастают в средней части макросклона. Один из них располагается на участке с выпуклой поверхностью (*каменноберезняк кедровостланиковый зеленомошно-брусничный*), другой – в ложбине стока (*каменноберезняк кедровостланиковый бруснично-разнотравно-осоковый*). Перестойные каменноберезняки произрастают в верхней части склона: в верховье распадка (*каменноберезняк кедровостланиковый разнотравный*) и по

линии перегиба лесистой верхней части склона и каменистой приводораздельной с транзитными выходами подземных вод (*лиственнично-каменноберезовый лес с подлеском из кедрового стланика и ольховника плауново-осоково-разнотравный*).

**Методы исследований.** В фитоценозах каждого из перечисленных типов леса в 1985–1986 гг. заложены постоянные пробные площади, на которых была детально изучена растительность всех ярусов. Таксационно-лесоводственные и геоботанические описания фитоценозов, все учётные работы выполнялись в соответствии с общепринятыми методикой и программой биогеоценологических исследований (Сукачёв, 1961; Уткин, 1974) с учётом рекомендаций по изучению предтундровых лесов (Чертовской и др., 1977). Для всех пробных площадей были охарактеризованы местоположение и экологические условия, состояние окружающих территорий, выявлен полный флористический состав и по возможности дана характеристика каждой ценопопуляции, детально изучена растительность всех ярусов.

Кедровому стланику уделялось особое внимание. В 2006 г. – в лиственничниках, в 2007 г. – в каменноберезняках были проведены ревизия пробных площадей. В зарослях выполнялся пересчёт ветвей по диаметру и длине на конкретных участках определенной величины, отражающих строение и состояние ценопопуляции. При дискретном произрастании подлеска производился сплошной подсчет особей, а затем в модельных кустах разного габитуса и размера определялись длина, высота и диаметр скелетных побегов (побеги первого и второго порядков), прирост по годам за последние 5–10 лет. Одновременно отмечалось жизненное состояние побегов: здоровые, сомнительные, неблагонадежные, сухие. По возможности указывалась причина усыхания или неблагонадежного состояния побегов (обмерзание, механическое повреждение и пр.). Сомкнутость определялась по картам проекций крон.

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

**В лиственничной формации** Северного Охотоморья выделены четыре природно-хозяйственные группы типов леса (Котляров, 1976): 1 – травяных, 2 – брусничных и зеленомошных, 3 – лишайниковых, 4 – сфагновых, багульниковых и осоковых. Леса каждой группы занимают сходные местообитания и обладают



сравнительно однородным пространственным строением, жизненными формами растений и производительностью.

*Травяные листовничники* составляют всего 3 % от лесопокрытой площади самого облесённого субрегиона Магаданской области – Северного Охотоморья. Они формируются, как правило, в самых благоприятных лесорастительных условиях – в поймах рек, почвы которых отепляются подрусловыми водами и пополняются элементами питания во время высоких паводков. Им свойственны разнообразный видовой состав и двухъярусное строение древостоев. В спелых насаждениях обычна незначительная примесь *Betula platyphylla* Sukaczew во втором ярусе. Для древостоев характерны самые высокие таксационные показатели (класс бонитета II–III, полнота – 0,8–0,9). Ярус подлеска отсутствует. В напочвенном покрове преобладают вейник (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.) и мезофитное разнотравье.

*Брусничные и зеленомошные листовничники* приурочены к надпойменным террасам и подножиям горных склонов. Их насаждения отличаются некоторым снижением производительности (класс бонитета обычно IV, полнота – 0,6–0,7), так как в надпойменных террасах плодородие почв хоть и незначительно, но меньше по сравнению с почвами высоких пойм. Сходными условиями с надпойменными террасами обладают подножия склонов, в почвы которых регулярно привносятся питательные элементы транзитными водами с вышерасположенных участков склона. В почвенном профиле обоих местоположений содержится длительно-сезонная мерзлота (Наумов, 1971).

*Лишайниковые листовничники* являются зональными и самыми распространёнными типами леса в регионе (Котляров, 1974). Они приурочены к различным элементам мезорельефа – от речных террас до водоразделов, но обязательно к дренированным экотопам с маломощными Al–Fe-гумусовыми почвами. Длительный дефицит влаги и питательных веществ обуславливает редкостойность и невысокую производительность их древостоев (класс бонитета V–V<sup>a</sup>, полнота 0,3–0,4).

*Сфагновые листовничники* произрастают в крайне суровых условиях – на крутых северных склонах и элементах рельефа с небольшим уклоном и слабодренированными заболоченными почвами с многолетней мерзлотой в почвенном профиле.

Древостои насаждений сильно разрежены, низкорослы (класс бонитета V<sup>a-b</sup>, полнота 0,2).

Формированию подлеска в фитоценозах травяных лиственничников препятствуют очень высокая сомкнутость кронового полога и задернение почв, в фитоценозах сфагновых – застойное переувлажнение мерзлотных почв. В них кедровый стланик растёт отдельными кустами или небольшими куртинами на разных микроповышениях. Благоприятные условия для него складываются на надпойменных террасах в долинных ландшафтах. В зеленомошных и брусничных лиственничниках, в связи с прекращением отепляющего влияния подрусовых вод, ухудшается тепловой режим почв, и в почвенном профиле появляется длительно-сезонная мерзлота, что негативно сказывается на жизненном состоянии лиственницы. Уменьшение сомкнутости крон и полноты древостоя способствует разрастанию кедрового стланика. Густой подлесок из стланика в этих лиственничниках выступает создателем древостоя (Москалюк, 1986). Стлаником наравне с лиственницей определяются структура напочвенного покрова и размещение сильно угнетённого и немногочисленного подроста лиственницы и кустов берёзы Миддендорфа.

С переходом на дренированные речные террасы происходит дальнейшее ухудшение лесорастительных условий. Оно заключается в периодически высоком дефиците влаги и низком плодородии почв. Древесно-кустарниковые ярусы в сообществах этих экотопов испытывают сильно угнетение. Острая конкуренция за влагу и питательные элементы в корнеобитаемом слое, мощность которого составляет 15–20 см, приводит к утрате лиственницей эдификаторных функций. Слаборазвитые ажурные кроны деревьев незначительно затеняют поверхность и не мешают росту кедрового стланика. Несмотря на то, что в лишайниковых редколесьях у стланика размеры и сомкнутость меньше, чем в предыдущих типах леса, он становится главным эдификатором фитоценоза (Москалюк, 1986).

**Средневозрастным лиственничникам** присущи те же особенности, что и климаксовым, несмотря на их различия в возрасте. Принадлежат к одной из четырёх природно-хозяйственных групп типов леса, они занимают соответствующие местообитания в

пределах долины и их насаждения характеризуются показателями, присущими только этим группам.

*Лиственничник разнотравно-вейниковый* занимает среднюю пойму правого берега р. Дукча около пос. Снежная Долина. Ближе к реке он граничит с чозенником и зарослями ивняка на низкой пойме. Для его экотопа, как и в целом для пойм рек, характерен хорошо выраженный бугристо-западинный микрорельеф с ямами–промоинами. Во время высоких паводков лиственничник затапливается и в промоинах откладывается довольно большое количество ила.

Во время проведения рубки и последующего пожара поверхность в лиственничнике во многих местах была минерализована. Это способствовало активному возобновлению лиственницы и обусловило крайне неравномерное размещение древостоя по площади, но кедрового стланика не было даже на прогалинах. Лишь на одном из участков с разреженным древостоем, занимавшим всего 3,3 % площади фитоценоза, расположенном дальше других по отношению к реке и уступающим им по влагообеспеченности и плодородию почв, росли небольшие компактные кусты кедрового стланика высотой до 1,2 м. Основу напочвенного покрова в лиственничнике составляли *Calamagrostis langsdorffii* и лесное разнотравье с доминированием *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker Gawl. Под кустами кедрового стланика располагались микрогруппировки с *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Empetrum androgynum* V.N. Vassil.

За 20 лет с момента закладки пробной площади заметно повысился уровень поймы за счёт намыва аллювия и незначительного врезания русла реки. В год проведения ревизии фитоценоз приобрёл облик паркового леса с густым травостоем из вейника Лангсдорфа высотой до 1,5–2,0 м, занимающим около 80 % площади фитоценоза. Лесное разнотравье сохранилось в самых густых куртинах лиственницы. В напочвенном покрове исчезла шикша. Сомкнутость крон за 20 лет увеличилась с 0,57 до 0,8. В 1997 г. лиственничник был пройден устойчивым низовым пожаром. Во время пожара сгорели кусты стланика, погиб частично тонкомер и весь малочисленный подрост лиственницы. В следующие 10 лет вейник заполнил всю территорию лиственничника, включая бывшую зеленомошную парцеллу, которая прежде занимала

небольшой, ближний к реке участок. На данном этапе, то есть в возрасте древостоя 80–85 лет, лиственничник разнотравно-вейниковый следует считать вейниковым. О поселении кедрового стланика в нём не может быть и речи.

В лиственничнике *осоково-кустарничково-сфагновом* крайне неблагоприятные водно-физические и физико-химические свойства болотных мерзлотных почв обуславливают полную деградацию эдификаторных функций древесно-кустарниковых ярусов. Как и в климаксовых лиственничниках, в фитоценозах сфагновой группы типов леса любого возраста эдификатором выступает сфагнум. Сфагновый покров обладает высокой водоудерживающей способностью, способствуя застою переувлажнению и усилению холодности почв. Даже в самые тёплые месяцы лета многолетняя мерзлота под ним располагается близко к поверхности (Пьявченко, 1985; Wilcox, Amorus, 1987). Основная масса корней у растений в сфагновых фитоценозах располагается в живом напочвенном покрове. Кедровый стланник в описываемом лиственничнике приурочен к наноповышениям менее сырых участков с разросшейся голубикой (*Vaccinium uliginosum* L.) и кустарниковыми берёзами (*Betula exilis* Sukaczew, *B. middendorffii*). Как и 20 лет назад, он растёт единичными особями высотой не более 1,5 м. Им свойственно угнетение, проявляющееся в летнем пожелтении хвои, незначительном приросте побегов.

По тальвегу ложбины за счёт проточного увлажнения незначительно улучшается дренаж шлейфа. Этого оказалось достаточно для формирования на границе фитоценоза, проходящей близко к тальвегу, одиночных кустов стланика чашевидной формы. Нередко чаши кустов формируются вокруг стволов лиственницы, которая тоже предпочитает расти на повышениях.

Спустя 20 лет состояние кедрового стланика в ложбине изменилось мало. Он сильно угнетён, в кустах обычны полностью усохшие скелетные ветви. Лучшим жизненным состоянием, как и прежде, отличаются кусты с лиственницами в центре, высота их увеличилась до 2,0 м.

Нижняя часть ложбины выходит к надпойменным террасам Дукчи и её притока р. Жукча. Почти на всех террасах сформировались высокосомкнутые фитоценозы средневозрастных *лиственничников зеленомошных*. Высота террасы с лиственничником, в котором проводились исследования,

**Таблица 1.** Таксационные показатели древостоя в лиственничнике зеленомошном [Table 1. Valuate indices of the tree-stand in the larch forest with hairmoss cover]

Парцеллы	Средние		N, экз.·га <sup>-1</sup>	Полнота	S, м <sup>2</sup> ·га <sup>-1</sup>	M, м <sup>3</sup> ·га <sup>-1</sup>	Класс бонитета	Сомкнутость крон
	D, см	H, м						
Зеленомошная	7.2	8.7	4830	0.8	19.4	101.5	V	0.81
Зеленомошно-кустарничковая	6.7	8.3	4080	0.6	14.3	70.0	V	0.65

Примечание. D – диаметр ствола на высоте 1.3 м, N – число деревьев, S – сумма площадей сечений стволов, M – запас древесины.

составляет около 10 м над уровнем поймы. Бровка террасы вдоль опушки леса обрамлена узкой густой полосой зарослей кедрового стланика. Для её поверхности характерен слабый уклон в 2–3°; за пределами от 50 до 100 м от бровки он увеличивается до 5–6°, иногда до 7–10°.

Для лиственничника было характерно равномерно-групповое размещение древостоя и чрезвычайно высокая сомкнутость кронового полога. В группах наблюдалось 3–4-кратное перекрытие крон, способствовавшее интенсивному очищению стволов от сучьев и усыханию наиболее отставших в росте деревьев. Приживание лиственницы на террасе после вырубki и последующего пожара произошло в короткие сроки – возраст особей в ценопопуляции разнится не более чем на 10 лет. Тем не менее, различия в уклоне поверхности сказались на облике фитоценоза. В его структуре достаточно четко выделились две парцеллы: *лиственничная зеленомошная* и *лиственничная зеленомошно-кустарничковая*.

Первая парцелла занимала участки с меньшим уклоном; полнота древостоя и сомкнутость крон в ней были выше, а деревья несколько крупнее, чем во второй (табл. 1). По сплошному моховому покрову (доминанты *Polytrichum commune* Hedw. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) рассеянно росли шикша, брусника и багульник (*Ledum palustre* L.). Ярус подлеска в парцелле отсутствовал, но в разных местах на зеленомошных синузиях встречался самосев стланика в количестве 7,5 тыс. экз.·га<sup>-1</sup> до трёх побегов в одном «гнезде».

В связи с бóльшим уклоном поверхности экотоп парцеллы *зеленомошно-кустарничковой* суше. По этой причине последствия пожаров в ней были выражены сильнее, чем в парцелле *зеленомошной*. Лиственница, поселяясь на минерализованных участках, изначально испытывала недостаток питательных элементов и влаги и отставала в развитии от лиственницы в парцелле *зеленомошной*. Куртины её деревьев были более разобщены, и самоизреживание в них протекало слабее, с «запозданием». Подлесок из берёзы Миддендорфа уже можно было выделить в самостоятельный ярус. На прогалинах его сомкнутость составляла 0,3–0,4. Единично, не образуя кустов, росли высокие (до 3,0 м) особи кедрового стланика одного возраста с древостоем (50–55 лет). В этой парцелле тоже началось внедрение стланика под полог леса, но, в отличие от парцеллы *зеленомошной*, самосева было гораздо меньше – 1,4 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>. Основу напочвенного покрова, отражая меньшую влажность почв, создавали кустарнички: шикша, багульник и брусника.

Успешнее возобновлялся кедровый стланик на брусничных микрогруппировках. Число особей стланика в них составляло от 2–3 до 10–12 экз.·м<sup>2</sup> в возрасте 1–5 лет. Независимо от возраста, размеров и места произрастания у них насчитывалось по 1–3 побега. Самые маленькие кустики, высотой до 0,25 м, представляли собой «гнезда», состоявшие из 2–5 (редко 5–8) самостоятельных особей. Особи в «гнездах» росли плотно одна к одной и потому воспринимались как побеги.

В 2006 г., как и 20 лет назад, лиственничник на надпойменной террасе состоял из двух парцелл, занимавших прежние участки. В парцеллах произошли существенные изменения во всех ярусах. Особенно они отличались по напочвенному покрову – повсюду сильно разрослась брусника. Парцелла *зеленомошная* стала *бруснично-зеленомошной*. Название парцеллы *зеленомошно-кустарничковой* оставлено прежним, но кустарничков (брусники и шикши) и осоки (*Carex globularis* L.) в ней стало гораздо больше, а обилие мхов снизилось; в наиболее светлых и сухих местах появились кустистые лишайники. Разрастание кустарничков свидетельствуют о снижении влажности почв и улучшении световых условий в лиственничнике, что, несомненно, связано с усилением внутривидовой конкуренции за свет и питательные вещества,

сопровождаемой дифференциацией и самоизреживанием древостоя.

Процессы самоизреживания, как и следовало ожидать, интенсивнее протекали в более густой парцелле *бруснично-зеленомошной*. Число растущих деревьев в ней снизилось на 420 экз. га<sup>-1</sup>, или на 9,5 % от их общего количества; весь бывший подрост и почти все деревья тоньше 6 см усохли. В парцелле *зеленомошно-кустарничковой* тонкомер усох частично. Многие особи лиственницы, ранее отнесённые к крупномерному подросту хорошего жизненного состояния, перешли в категорию древостоя. В обеих парцеллах средний диаметр древостоя стал больше на одну ступень толщины, а запас древесины вырос в 1,3 и 1,5 раза. Большие значения соответствуют парцелле *зеленомошно-кустарничковой* и обусловлены, несомненно, более благоприятными гидротермическим и световым режимами её экотопа.

Видовой состав подлеска в обеих парцеллах, как и прежде, был представлен *Pinus pumila*, *Betula middendorffii* и спиреей Бовера (*Spiraea beauverdiana* С.К. Schneid.). В каждой из парцелл произошли особые, присущие только ей изменения в состоянии и габитусе кустарников.

В парцелле *бруснично-зеленомошной* сомкнутость кустарников и в 2006 г. не превышала 0,1, но береза Миддендорфа росла уже не отдельными худосочными побегами, а кустами. Несмотря на слабое освещение внутри парцеллы, заметно увеличилось обилие спиреи, образующей редкие заросли размером 1,0–1,5 м<sup>2</sup>. Основная масса побегов спиреи «пряталась» в толще мохового покрова, на поверхности оставались тонкие одно–двулетние слабо облиственные побеги длиной до 0,5–0,7 м, некоторые с соцветиями. В парцелле *зеленомошно-кустарничковой* сомкнутость лиственных кустарников увеличилась до 0,5; на прогалинах она иногда достигала 1,0. Береза Миддендорфа – основной компонент подлеска и в этой парцелле, почти утратила форму кустов, приобретя зарослевый характер.

На всей территории террасы шло интенсивное расселение кедрового стланика. В парцелле *бруснично-зеленомошной* общее число его особей (бывший и вновь появившийся самосев) увеличилась с 7,5 до 12,9 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>. Число особей выше 0,5 м за минувший период составило 1,6 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>. Средняя высота побегов – 0,62 м, возраст хвои – 6–7 лет. Стланик рос повсеместно,



**Рис. 2.** Молодые особи кедрового стланика в зеленомошном лиственничнике [Fig. 2. Young individuals of dwarf pine shrub in the hairmosses larch forest].

одиночно и по 3–5 особей вместе, отличаясь хорошим жизненным состоянием (рис. 2). В парцелле *зеленомошно-кустарничковой* темпы расселения стланика были выше, чем в предыдущей. Как и раньше, для парцеллы *зеленомошно-кустарничковой* были характерны крупные одиночные кусты. Они имели угнетённый вид, не плодоносили; возраст хвои не превышал 4 лет.

Число кустов стланика выше 0,5 м к 2006 г. выросло в 3,2 раза, достигнув 1,94 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>; соответственно увеличилось и число особей самосева – с 1,4 тыс. экз.·га<sup>-1</sup> до 3,17 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>. Более чем втрое сократился разрыв по численности самосева стланика между парцеллами. В 1985 г. этот

показатель составлял 5,4, к 2006 г. снизился до 1,7. Среднее число ветвей в кустах составило 2,3, средняя длина побегов – 0,75 м (без учёта побегов в самых крупных кустах).

Средний возраст кедрового стланика в лиственничнике зеленомошном – 25 лет (максимальный – 33 года). Сопоставление возраста стланика с возрастом древостоя, достигшего в 2006 г. 75 лет, показало, что изначально стланик расселялся одновременно с лиственницей, но только по краю террасы. Под полог леса он стал проникать с началом плодоношения новообразовавшихся зарослей, то есть через 25–30 лет приживания на кромке террасы. Обильное плодоношение в благоприятных условиях у кедрового стланика наступает после 50 лет (Моложников, 1975, Стариков, 1958; и др.). В зеленомошном лиственничнике оно совпало с серединой 90-х годов минувшего столетия и началом активного расселения стланика внутри ценоза, о чём свидетельствует значительное количество его самосева в 1985 г. Увеличение численности, хорошее жизненное состояние и равномерное размещение стланика позволяют сделать вывод, что через



20–25 лет в лиственничнике сформируется густой подлесок, состав и структура которого будут типичны для коренных лесов зеленомошной группы типов леса.

*Лиственничник лишайниково-кустарничковый* расположен в месте, типичном для лишайниковых типов леса – на дренированной левобережной речной террасе 2-го порядка с уклоном до 5° в сторону русла р. Дукча и превышением 4,5–5,0 м над межленным уровнем реки. В противоположную сторону от реки, через 100–150 м от края террасы уклон резко увеличивается, и терраса переходит в крутой склон южной экспозиции, покрытый густыми зарослями кедрового стланика. Поверхность террасы более ровная, чем в любом из предыдущих лиственничников, в то же время микрорельеф развит в большей степени. Он образован плавно сменяющимися друг друга западинами и микроповышениями.

Из-за удаленности от посёлка (4 км), заболоченности окрестных угодий, плохой проходимости вышележащих кедровостланиковых зарослей лиственничник редко посещается людьми, и антропогенное влияние на растительность террасы минимально, но везде встречаются следы бывших лесозаготовок и пожаров: полузаросшие дороги, пни, сильно разложившиеся и обугленные порубочные остатки. Средний возраст вырубленного древостоя составлял 205 лет (диапазон варьирования – от 150 до 250 лет). Выражена приуроченность скоплений пней к микроповышениям.

Для древостоя, восстановившегося после вырубki, было присуще куртинное сложение с размещением куртин на ровных участках и в микропонижениях, то в более влажных местообитаниях. Отдельно растущие лиственницы были единичны. Сухостой отсутствовал. Средние диаметр и высота древостоя составляли соответственно 7,5 см и 7,8 м, запас 31,0 м<sup>3</sup>·га<sup>-1</sup>, средний возраст 46 лет, число деревьев 1532 экз.·га<sup>-1</sup>.

В силу молодости самоизреживание в древостое еще не наступило. Скелетные ветви у лиственниц были развиты слабо; кроны деревьев ажурные, легко продуваемые, большого затенения на нижние ярусы не оказывали. Сомкнутость крон в среднем составляла 0,37. В куртинах имело место двух- и более кратное перекрытие крон, но и в них условия освещения были достаточно благоприятными – за счёт смежных прогалов.

В распределении по площади пней и растущих деревьев явно прослеживалась история формирования современного

насаждения. Заготовка древесины на террасе велась летом, о чём однозначно свидетельствует небольшая высота пней. При трелёвке брёвен наиболее сильно был нарушен почвенный покров на сухих микроповышениях. Зарастать такие места начинают с лишайников. Во время пожаров они, как и прилегающие к ним участки с ненарушенным лишайниковым покровом, прогорают сильнее остальных. Этим усугубляется дефицит влаги и элементов питания в почве, негативно сказываясь на развитии растительного покрова. Именно поэтому в лиственничнике лишайниково-кустарничковом, несмотря на 40–50-летнюю давность пожара, 30,1 % поверхности было занято проплешинами со «спекшейся» почвой, чередующимися с небольшими синузиями кустистых лишайников (*Cladonia rangiferina* (L.) Weberex F.H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Cetraria islandica* (L.) Ach.), *Stereocaulon pashale* (L.) Hoffm., и др.) и мха (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum commune* Hedw., *Dicranum majus* Turn.), реже с синузиями кустарничков или агрегациями осоки круглой (*Carex globularis*). Моховой покров был слабо развит, имел характерный для сухих местообитаний «обугленный» вид. Состояние подлесочного яруса, образованного берёзой Миддендорфа (сомкнутость 0,2) и кедровым стлаником (сомкнутость 0,1), тоже определялось особенностями восстановления фитоценоза.

В отличие от зеленомошного лиственничника, размещение и облик кедрового стланика были мало связаны с подавляющим влиянием лиственницы – ценотическая роль лиственницы в наземной сфере лишайниковых типов леса проявляется слабо, особенно на ранних стадиях онтогенеза. Растения обоих видов испытывали угнетение, обусловленное периодическим длительным дефицитом влаги и питательных веществ в корнеобитаемом слое, мощность которого в данном типе леса, как и в спелых лишайниковых лиственничниках, не превышала 20 см. Тем не менее, возобновлялся стланик в описываемом лиственничнике вполне удовлетворительно.

В ценопопуляции стланика были выделены три поколения. Старшее поколение представляли единичные кусты, произраставшие в лиственничнике до вырубке материнского древостоя. На пробной площади были обнаружены несколько таких кустов высотой 3,3–3,6 м (длина побегов – 3,7–4,0 м). Большинство из них вполне здоровые, густоохвоенные с характерной для стланика

чашевидной формой; сухие скелетные побеги в них единичны, но на прогалинах, образовавшихся после вырубki, состояние стланика ухудшилось. Побеги кустов сильно наклонены к поверхности, достигают в длину 2,5–3,0 м. Один из таких кустов – полузасохший, расположен ниже большого пня на бровке микроповышения с крутым уклоном. У него от основания отходит много сухих ветвей длиной 1–1,3 м, ветви охвоены лишь в верхней части.

Расселение на террасе стланика среднего поколения совпадает, судя по возрасту (51–63 года) и размещению в фитоценозе, с возобновлением лиственницы. В период закладки пробной площади высота его кустов составляла в среднем 1,5–1,7 м. В небольших куртинах и по опушке больших куртин лиственницы, число побегов в одном кусте было равно 1–3(4). В густых куртинах стланик обычно рос одним побегом, редко – двумя–тремя. Им был присущ наклон в сторону лучшего освещения. В кустах выше 2 м насчитывалось по 5–6 побегов и более – в зависимости от местопроизрастания. Большим числом побегов – до 9–14, отличались кусты выше 3 м при хорошем освещении. Выражена приуроченность стланика к приствольным кругам деревьев. Аналогичная закономерность была отмечена как в спелых, так и в средневозрастных лиственничниках всех типов леса.

К младшему поколению были отнесены особи кедрового стланика высотой 0,5–0,7 м и самосев, появившиеся в фитоценозе позже 70-х годов минувшего века. С этого времени началось массовое возобновление стланика. Расселение стланика в куртины лиственницы прекратилось, а на прогалинах со спёкшимися почвами оно ещё не началось. Особи младшего поколения размещались обычно по опушкам куртин и другим, достаточно освещённым местам, в основном на зеленомошных микрогруппировках.

Большинство авторов считают, что множество побегов, отходящих от основания куста кедрового стланика, появляются в результате одновременного прорастания кучки семян, запасённой кедровкой (Тихомиров, 1949; Гроссет, 1959; и др.), или из упавшей на землю шишки со спелыми орехами (Стариков, 1958). В дальнейшем они развиваются в кусты разнообразной формы, в том числе и чашевидной со сросшимися основаниями стволиков. По мнению Меженного (1976), чашу куста изначально образует одно растение. В лишайниково-кустарничковом лиственничнике

нам неоднократно встречались как пучки всходов и самосева с многочисленным числом особей (до 30), так и одиночные молодые кустики стланика с двумя и бóльшим числом побегов, имеющих одно основание, но ни разу не встретились сросшиеся особи.

В последующие 20 лет в лиственничнике лишайниково-кустарничковом не было пожаров. В фитоценозе, в связи с закономерным разрастанием и смыканием крон, уменьшился дефицит влаги, и снизилась инсоляция поверхности. Деревья за этот период достигли гораздо бóльших размеров и лучшего жизненного состояния, чем в зеленомошном лиственничнике. Текущий прирост по высоте у них составил не менее 12 см, максимальный – у наиболее развитых деревьев – до 20 см. Преобладают деревья диаметром 12 см и высотой 11 м.

Размещение древостоя, как и прежде, неравномерное, в основном куртинное. В куртинах дифференциация деревьев по размерам стала сильнее, чем в момент закладки пробной площади. В насаждении выделялись господствующие деревья – самые большие в куртинах – на 2–3 м выше основной массы деревьев, стройные, с хорошим очищением от сучьев. Свободно растущие (одиночные) деревья суковатые, сбежистые; высота их 14–15 м. Сухостой представлен тонкомером в густых куртинах, единичен.

Пни вырубленных деревьев ещё сохранились. Многие из них разложились в нижней части, при касании ломаются в основании и падают. Некоторые пни почти полностью заросли тонким слоем лишайников или брусникой.

По всему фитоценозу увеличилась мощность яруса напочвенного покрова. На большей части территории произошла смена видов. Под кронами одиночных деревьев доминантами стали шикша и брусника, в куртинах – зелёные мхи. Большинство мелких фрагментов лишайниковой микрогруппировки были поглощены смежными, в основном кустарничковыми микрогруппировками. В микропонижениях, образуя подушки, разросся *Polytrichum commune*. На участках со спекшейся и частично минерализованной поверхностью сформировался сплошной лишайниковый покров. Лиственничник из лишайниково-кустарничкового стал *зеленомошно-кустарничково-лишайниковым*.

В фитоценозе произошло значительное разрастание подлеска, основным компонентом стал кедровый стланик. Сомкнутость его увеличилась до 0,3–0,4 (сомкнутость берёзы Миддендорфа – не

более 0,3). В нём сохранились все особи стланика, произраставшие во время первого учёта. Даже старый полузасохший куст не погиб и визуально не изменился. Только в пяти кустах высотой более трёх метров усохли по 1–3 побега из 3–4. Кусты старшего поколения выросли в высоту до 4,0–4,2 м, высота одного из них достигла 5 м. Средние высоты кустов бывшего среднего поколения увеличились с 1,5–1,7 м до 2,0–2,5 м (максимальные – 3,8–3,9 м), бывшего младшего – с 0,5–0,7 м до 1,3–1,5 м (максимальные 3,0–3,1 м).

Общее число кустов выше 0,3 м в 2006 г. составило 1,8 тыс. экз.·га<sup>-1</sup> и распределилось следующим образом: 24 (кусты выше 4,0 м), 250–270 (2,0–2,5 м) и около 730 экз.·га<sup>-1</sup> (1,3–1,5 м). Практически все побеги в кустах отмечены при перечёте как здоровые, побеги сомнительной жизненности – единичны. Этими – бывшими, поколениями кедрового стланика совместно с берёзой Миддендорфа в ближайшие десятилетия будет сформирован ярус подлеска.

На новое «младшее» поколение, появившиеся за ревизионный период, пришлось 4,0 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>, в том числе на особи высотой 0,3–0,7 м – 0,8 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>, на особи высотой до 0,25–0,3 м (самосев) – 3,2 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>. Отмечено интенсивное возобновление кедрового стланика по всей террасе, исключая густые куртины лиственницы и подкروновое пространство старых кустов самого вида. Основная масса молодых особей расселилась в окнах. Возраст их не превышал 22 лет. Преобладали особи высотой 0,4–0,7 м с хорошо выраженным главным побегом. Особенно обильное возобновление кедрового стланика отмечено на прогалинах, которые 15–20 лет назад представляли собой спёкшуюся поверхность, а к моменту повторных учётов заросли лишайниками с примесью кустарничков (рис. 3).

Анализ полученных данных позволяет предположить, что восстановления фитоценозов, подобных коренным лиственничникам, следует ожидать к 100–130 годам древостоя при условии отсутствия пожаров.

**Каменноберёзовые леса** в Северном Охотоморье относятся к каменноберёзовой с кедровым стлаником группе ассоциаций (*Betuleta lanata pumila-pinulosa*) и, как сказано выше, характеризуются приуроченностью к склонам южных экспозиций. Поскольку эти склоны часто подвергаются пожарам, их территории отличаются высоким разнообразием пирогенных экосистем. Это вторичные сообщества берёзы каменной, кедрового стланика, луговой растительности и мелкие фрагменты тех и других. В



**Рис. 3.** Возобновление кедрового стланика в лиственничнике кустарничково-лишайниковом: новое поколение – на старой прогоревшей прогалине и бывшее «младшее» – по опушке куртины лиственницы [Fig. 3. Renewal of *Pinus pumila* in fruticulose-lichen larch forest: new generation – on the old burned-through glade, and former “younger” – on larch curtain edge].

верхнем поясе значительные площади заняты старыми гарями с несгоревшими «скелетами» стланика, каменистыми осыпями и выходами валунов. В самых труднодоступных и сырых местах сохранились небольшие фрагменты слабо нарушенных коренных каменноберезняков.

**Средневозрастные каменноберезняки**, в которых проводились исследования, восстановились на полностью обезлесенных территориях. Они располагаются практически на одном уровне – на высоте 340–380 м над ур. м., но экотопы их сильно различаются по условиям увлажнения.

*Каменноберезняк кедровостланиковый зеленомошно-брусничный (сухой)* сформировался в экстремальных условиях: выпуклая поверхность его участка с уклоном 30–40° не в состоянии удерживать влагу и препятствовать иссушающему воздействию солнца и ветра. В период закладки пробной

площади каменноберезняк представлял собой сочетание небольших фрагментов под-гольцовых кедровостланиковых сообществ с пирогенными кустарничково-зеленомошными микрогруппировками и минерализованными участками. По всему участку шло активное возобновление берёзы (1,2 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>) и кедрового стланика (1,0 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>); местами встречался подрост лиственницы (164 экз.·га<sup>-1</sup>). Максимальный возраст всех трёх видов – 20–25 лет, совпадал со сроком полного уничтожения фитоценоза последним сильным пожаром. Дефицит влаги обусловил слабое развитие древесно-кустарниковых ярусов. Высота половины особей ценопопуляции берёзы не превышала 1 м; самые высокие деревья достигали в высоту 3,8 м.

Сомкнутость кедрового стланика – второго главного вида сообщества, составляла 0,3–0,4. В пределах ценопопуляции стланика были выделены три подъяруса с высотами, сосредоточенными в основном в пределах 0,15–0,20 (до 0,4 м), 0,5–0,7 (до 1,1 м) и 1,2–1,7 м. Кусты выше максимального предела были единичны. Число осевых побегов в кустах высотой до 0,5 м варьировало от одного до 13 (в среднем 4,6). В процессе самоизреживания оно снижалось и в кустах второго подъяруса насчитывалось от 3 до 26 (в среднем 9,4) побегов, в кустах третьего – от 5 до 38 (в среднем 16,2). Бóльшее число побегов отмечалось в кустах, образованных несколькими особями; часть их впоследствии усыхала. По числу кустов первое место занимал второй подъярус – 55,2 % от общего числа. Возраст хвои у всего стланика составлял 4 года, кое-где еще сохранялись остатки 5-летней хвои.

На выпуклых участках стланику была присуща только кустовидная форма. В очень сухих местах побеги пригибались низко к поверхности, нередко принимая *форму блюда*. Чаще это были мелкие кусты. Кусты 2-ого и 3-его подъярусов почти все имели чашевидную форму.

Стланик второго подъяруса занимал в основном участки с разреженным зеленомошно-бруснично-лишайниковым покровом. Как известно, с наступлением морозов кедровый стланик пригибается к земле, но снега не всегда бывает достаточно для укрывания даже распластанных растений. Верхние части побегов, поднимающиеся над снежным покровом, нередко обмерзают более чем наполовину. Так, в 1988 г. была очень холодная и малоснежная зима. После перезимовки было повреждено морозом 65 % от

**Таблица 2.** Распределение кустов *Pinus pumila* по группам высот и степени обморожения в сухом каменноберезняке в 1988 г.

[Table 2. Distribution shrubs of *Pinus pumila* by group of the heights and the frostbite degree in the dry stone-birch forest in 1988, copies·test plot<sup>-1</sup>]

Состояние	Группы высот, м						Итого	
	< 0.5	0.5–0.75	0.8–1.05	1.1–1.35	1.4–1.6	>1.7	экз.·пр. пл. <sup>-1</sup>	экз.·га <sup>-1</sup>
Неповрежденные	29	36	13	8	1	-	87	348
Слабо обмороженные	21	39	35	18	1	-	114	456
Сильно обмороженные	4	11	4	14	15	2	50	197
<b>Итого:</b>	<b>54</b>	<b>86</b>	<b>52</b>	<b>40</b>	<b>17</b>	<b>2</b>	<b>251</b>	<b>1004</b>

общего числа кустов (табл. 2). Слабо обмороженными оказались побеги почти у половины всех кустов стланика. Больше всего их пришлось на средний подъярус, основная масса кустов которого была приурочена к более или менее выпуклым элементам рельефа и недостаточно укрыта снегом. В группе высот 1,0–1,3 м сильно обмороженные (до 50 % кроны) кусты составили 61,6 %, а в группе высот 1,4–1,6 м их было не менее 90 %.

Лучше всего возобновлялся стланик на зеленомошных синузиях. Именно к ним были приурочены самые маленькие кустики – высотой до 20 см. На участках со спекшимся моховым покровом и выходами на поверхность мелкозёма и щебня стланик был единичен и сильно угнетен.

Кусты наилучшего жизненного состояния, наиболее крупные (высота 1,0–1,3, редко 1,5–1,7 м) росли в ложбинках с подветренной стороны больших камней-валунов и по линии перегиба склоновой поверхности, смыкаясь кронами. Зимой в таких местах скапливается больше снега, обеспечивая растениям не только защиту от иссушающих зимних ветров, но и лучшую влагообеспеченность по сравнению с остальной территорией. Под кронами кустов сформировался сплошной зеленомошно-брусничный покров без признаков обсыхания.

Через 20 лет было сделано повторное описание каменноберезняка. За прошедший период берёза полностью утратила эдификаторные функции и фитоценоз вступил в кедровостланиковую стадию сукцессии. Сомкнутость стланика увеличилась до 0,8. Средняя высота кустов составила 2,5–3,0 м. Все кусты росли ещё





**Рис. 4.** Формирование подлеска в сухом каменноберезняке. На переднем плане – одиночный куст *Pinus pumila* чашевидной формы [Fig. 4. Formation of undergrowth in young stone-birch forest. In the foreground – a single *Pinus pumila* shrub of cup-like form].

обособлено и не утратили чашевидной формы (рис. 4). В них были обычными ветви с седловинами – следствие сильного обморожения побегов в прежние годы, когда ярус подлеска ещё полностью не сформировался и слабо задерживал снег.

Для самых больших кустов – более взрослых по отношению к основной части ценопопуляции, было характерно обилие сухих побегов в нижней части; в центре кустов сохранились давно усохшие скелетные ветви диаметром от 1,0 до 2,5 см – результат самоизреживания кустов в период интенсивного роста и смыкания крон. У многих из них ветви с южной стороны были более крупными и росли с наклоном к подножию склона, что можно расценивать как начало формирования стелющейся формы роста. Под кронами основного яруса часто встречались сильно угнетённые особи высотой до 0,5 м, реже – до 1,0 м, с приростом побегов не более



**Рис. 5.** Блюдцевидная экобиоморфа стланика на участке склона с выпуклой поверхностью [Fig. 5. Saucer-like ecobiomorph of young dwarf pine shrub on the slope site with a convex surface].

3 см и хвоей не старше двух лет. Кое-где под кронами встречался самосев 3–5 лет в виде мелких кустиков из 1–4 угнетённых особей.

Наиболее сильно изменились в каменноберезняке участки с каменной поверхностью. На них росло множество чашевидных кустов стланика, сформировавшихся из бывшего самосева и последующих всходов. Высота их варьировала от 0,2 до 1,2 м. Выходы камней и мелкозёма сохранились только в верхней части пробной площади на участках с самым крутым уклоном. На них у стланика ещё отмечалась блюдцеобразная форма кустов (рис. 5).

Второй средневозрастной тип леса – каменноберезняк *кедровостланиковый бруснично-разнотравно-осоковый (влажный)* расположен в ложбине стока в 200–250 м от сухого каменноберезняка.

Во время таяния снега и проливных дождей по тальвегу ложбины мчатся потоки талых и ливневых вод. Летом русло водотока

пересыхает. Прилегающая к нему территория изначально занята чемерицево-осоковым или крупнотравно-вейниковым лугами. За пределами заливаемой зоны сформировались фрагменты лесных фитоценозов (ценоэлементы) разных типов.

Влажный каменноберезняк был вырублен в одно время с сухим. Вырубка многократно подвергалась пожарам, и органогенный слой почвы регулярно выгорал на одних и тех же небольших участках. В связи с благоприятным гидротермическим режимом и регулярным поступлением элементов питания при транзите потоков воды с вышерасположенных ландшафтов, растительный покров в ложбине был более разнообразным по составу, и восстановился он быстрее, чем в сухом каменноберезняке. К моменту описания в ложбине сформировался разреженный ярус берёзы, в котором можно было выделить два полога. По численности преобладали деревья младшего полога в возрасте от 8 до 24 лет, составлявшие 79,5 % от общего числа деревьев. В старшем пологе насчитывалось 244 экз.·га<sup>-1</sup> высотой от 5 до 6,5 м. Основное число деревьев в этом пологе было представлено 30–40-летним поколением, появившимся сразу после окончания рубки материнского древостоя. Кроме них в старший полог входили 50–55-летние берёзы – бывший самосев предварительной генерации. Единичных крупные биогруппы (куртины) этих берёз выделялись на общем фоне разреженного лесного покрова.

Лиственница в числе 20 экз.·га<sup>-1</sup> была представлена подростом высотой 1,0–1,5 м. Исключение – единственное тонкомерное (диаметр 6,7 см) дерево в куртине берёзы. Все лиственницы, как и деревья берёзы, отличались хорошим жизненным состоянием.

В подлеске произрастали несколько видов лиственных кустарников: *Betula middendorffii*, рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia* Cham. et Schltl.), *Spiraea beauverdiana*, в наиболее влажных местах – ольховник (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar) и кустарниковые ивы, но господствовал в подлеске, как и везде по склону, кедровый стланик. Условия ложбины полностью отвечают его экологическим требованиям. Это: переменное проточное увлажнение, высокая трофность почв, достаточная теплообеспеченность и хорошая освещённость экотопа, развитый микрорельеф и глубокий снежный покров (до 1 м). Снегом стланику обеспечиваются благоприятные условия перезимовки, поэтому

следы обмерзания встречались только у наиболее высоких кустов в малоснежные зимы и не более чем у 5 % побегов.

Общая сомкнутость кедрового стланика в ложбине – 0,4–0,5, остальных видов – не более 0,1. В силу своей молодости и экотопических условий стланик еще не сформировался как ярус, но жизненное состояние особей было очень хорошим. Средняя высота составляла 1,2 м, максимальная – 2,1 м; прирост по длине у скелетных осей – 12–15 см·год<sup>-1</sup>. Возраст хвои, независимо от условий экотопа, был на год выше, чем в сухом каменноберезняке – 5 лет. На многих побегах сохранялась шести- и даже семилетняя хвоя, постепенно желтевшая и осыпавшаяся к концу лета.

Кедровый стланик в пределах ложбины существенно различался по габитусу и биометрическим показателям. На инсолируемых луговых фрагментах расселению стланика препятствовал густой травостой и задернение почвы. Здесь кусты стланика были единичными и обычно росли у пней. Они имели плотные шаровидные кроны, состоящие из многочисленных побегов первого порядка – до 27 шт. (в среднем 8,8), с одинаковыми верхушечными и боковыми приростами.

В лесных ценоэлементах сомкнутость стланика составляла от 0,3–0,4 до 0,6–0,7, и он выступал создателем берёзы. Редкостойный древесный ярус слабо затенял поверхность, но этого было достаточно для трансформации шаровидной экобиоморфы стланика в чашевидную с рыхлыми кронами. Высокие кусты обладали преимущественно правильной формой «чаши». Под кронами самых высоких кустов могли находиться небольшие угнетённые особи стланика, *экобиоморфа ортотропного куста с одним-тремя лидирующими побегами*.

В верхней части ложбины, ближе к подгольцовому поясу кроны стланика были почти полностью сомкнуты. Возраст стланика в зарослях был более высоким, чем на остальной территории ложбины – 50–55 лет. Кусты имели форму чаши (рис. 6) и ещё легко выделялись, так как в нижней части скелетных ветвей усохли побеги второго и третьего порядков и основания кустов хорошо просматривались.

Во влажном каменноберезняке, как и в сухом, прослеживалась тенденция увеличения числа побегов в одном кусте стланика с высотой, составляя в среднем от 3,6 (кусты ниже 0,5 м) до 11,0 (кусты выше 2,0 м), но в конкретных ценоэлементах она не всегда



**Рис. 6.** Основание чашевидного куста на начальной стадии образования зарослей

[**Fig. 6.** The basis of a cup-like shrub at an initial stage of thickets forming].

выдерживалась. Например, в ценоэлементах с берёзой каменной среднее число побегов с высотой кустов увеличивалось до 9–13, затем оно снижалось и потом снова, причём резко, увеличивалось. Конкретные причины этого явления объяснить сложно, но эти примеры однозначно свидетельствуют об адаптивной пластичности стланика, быстро меняющего биоморфу под воздействием разных факторов. Высота более чем половины кустов (70,2 %) не превышала 1,25 м (табл. 3); обильное плодоношение ещё не наступило, так как и в ложбине стока ценопопуляция вида ещё не достигла зрелости.

В ложбине у стланика выявлена особенность, не указанная другими исследователями – вторичный рост побегов. Он впервые был обнаружен нами во время фенологических маршрутов в 1987 г. и наблюдался в дальнейшем в аномально тёплые осени

**Таблица 3.** Распределение кустов и среднего числа побегов *Pinus pumila* по группам высот во влажном каменноберезняке в 1987 г., экз.-пр. пл.<sup>-1</sup> [Table 3. Distribution of *Pinus pumila* shrubs and average amount of escapes into height groups in a humid stone-birch forest in 1987, copies·test plot<sup>-1</sup>]

Ценоэлементы	Группы высот										Итого
	<0.5	0.5-0.75	0.76-1.0	1.01-1.25	1.26-1.5	1.51-1.75	1.76-2.0	>2.0			
Кедрово-стланиковый (заросли)	кусты	6	27	37	15	30	7	7	2	<b>131</b>	
	побеги	4.0	3.1	4.3	7.4	9.6	12.3	13.1	9.0	<b>6.6</b>	
Кедровостланиковые с берёзой шерстистой	кусты	0	10	27	18	15	5	5	3	<b>83</b>	
	побеги	0	4.7	2.9	5.8	2.7	9.0	9.0	11	<b>6.9</b>	
Каменноберёзовые с кедровым стлаником	кусты	4	15	16	5	3	5	4	0	<b>52</b>	
	побеги	4.7	2.7	1.5	9.8	9.6	3.0	19.0	0	<b>4.8</b>	
Куртина берёзы с подлеском из кедрового стланика	кусты	1	15	14	4	8	2	2	0	<b>46</b>	
	побеги	3.0	2.0	3.2	1.2	9.3	2.0	6.5	0	<b>3.9</b>	
Вся пробная площадь	кусты	<b>42</b>	<b>88</b>	<b>115</b>	<b>56</b>	<b>68</b>	<b>26</b>	<b>28</b>	<b>6</b>	<b>429</b>	
	побеги	<b>3.6</b>	<b>2.3</b>	<b>4.1</b>	<b>4.6</b>	<b>9.3</b>	<b>9.2</b>	<b>9.7</b>	<b>11.0</b>	<b>5.5</b>	

у наиболее развитых кустов, растущих по линии перегиба склоновой поверхности, то есть в оптимальных условиях тепло- и влагообеспеченности. Вторичное удлинение верхушечных побегов начиналось после того, как были заложены зимующие почки и огрубели ауксипласты. Размеры вторичных приростов в середине августа составили 1,2–1,8 (2,0) см и к началу сентября достигли 2,5–3,0 см. Максимальное значение – 4 см, было зафиксировано только у одного куста.

«Вторичные» ауксипласты не обмерзали, хотя уходили в зиму не одревесневшими, и защитой от холода им служило лишь короткое шерстистое опушение. Следующей весной они трогались в рост, но характерной перетяжки между летним и вторичным приростами – ложного годичного кольца, у них не было. Повидимому, отсутствие морфологических изменений в строении побега, продолжившего нарастание на следующий год, объясняет причину, почему указанный факт не был установлен ранее.

За следующие 20 лет растительный покров ложбины стока претерпел более значительные изменения, по сравнению с сухим каменноберезняком. Стали гораздо больше размеры деревьев (на 1–1,5 ступени толщины) и кустарников, которые и прежде в данном каменноберезняке были гораздо крупнее, чем на других участках склона. В большой куртине берёз толщина самого крупного дерева достигла 16,4 см, что в 1,4 раза больше первоначальной. С 6,7 до 10,9 см повысился диаметр единственной лиственницы, растущей в той же куртине.

В каменноберёзовых ценоэлементах кроны деревьев сомкнулись, но эдификаторные функции берёзы были выражены ещё слабо. Кроны соседних деревьев лишь соприкасались краями и не создавали сильного затенения. Исключение составляла большая куртина. Из-за высокой сомкнутости кронового полога в центре куртины на поверхности скопилось много сухих сучьев, между которыми кое-где торчали побеги кедрового стланика (высота 0,9 м) и рябины (0,4 м).

Состояние берёзы на всей территории ложбины оценено как хорошее. Дифференциации деревьев по размерам и усыхания нет; они по-прежнему растут одиночно и небольшими группами по 2–4 (5) особей.

На протяжении ревизионного периода ложбина не подвергалась пожарам, что привело к накоплению значительных запасов рас-

тительной массы, нивелированию микроусловий и усилению средообразующих функций берёзы, ольховника и, особенно, кедрового стланика. Периодически очень сухих, олиготрофных микросайтов в ложбине не стало. Прежде они занимали откосы небольших инсолируемых микроповышений и исчезли под кронами разросшегося стланика и осокового покрова.

У кедрового стланика основной экобиоморфой в лесных ценоэлементах по-прежнему была чашевидная, в инсолируемых луговых – округлая шаровидная. Внутри кустов шло отмирание побегов, аналогичное закономерному очищению стволов деревьев от сучьев в густых древостоях. У стланика с шаровидной формой этот процесс протекал особенно интенсивно.

Число кустов осталось на том же уровне – около 1,7 тыс. экз.·га<sup>-1</sup>. По сравнению с предыдущим периодом у стланика увеличился текущий прирост – среднее значение этого показателя составило 16–18 см·год<sup>-1</sup>, у некоторых особей в отдельные годы прирост верхушечных побегов достигал 25 см·год<sup>-1</sup>. В результате произошло перераспределение числа кустов в группах высот, и доля кустов стланика выше 1,25 м выросла до 69,8% от их общего числа (табл. 4).

**Таблица 4.** Распределение кустов *Pinus pumila* по жизненному состоянию во влажном каменноберезняке, экз.·га<sup>-1</sup> [Table 4. Distribution of *Pinus pumila* shrubs into a vital state in the humid stone-birch forest, copies·ha<sup>-1</sup>]

Группы высот, м	Категория			Всего:		Среднее число побегов в кусте	
	Жизнеспособные	Сомнительные	Нежизнеспособные	экз.·га <sup>-1</sup>	%		
<0.5	68	8	0	76	4.5	2.3	
0.5–0.75	144	0	4	144	8.5	2.2	
0.76–1.0	136	12	0	148	8.7	3.3	
1.01–1.25	136	4	4	144	8.5	3.8	
1.26–1.5	172	24	4	200	11.8	7.0	
1.51–1.75	88	4	4	96	5.7	8.7	
1.76–2.0	176	44	8	228	13.4	10.8	
2.01–2.5	192	80	0	272	16	17.3	
2.51–3.0	184	60	8	252	14.9	20.8	
3.01–3.5	80	24	4	108	6.4	23.8	
3.51–4.0	8	4	0	12	0.7	33.0	
>4.0	12	0	0	12	0.7	7	
Итого:	экз.	1396	264	36	1696	100	-
	%	82.3	15.6	2.1	100	-	-



Общей чертой, выявленной при первом и повторном учётах, является увеличение среднего числа побегов с высотой кустов. Тем не менее, спустя 20 лет этот показатель у небольших кустов снизился, а у кустов выше 1,0 м он стал значительно выше. Данный факт можно объяснить увеличением во влажном каменноберезняке числа особей стланика с ортотропной экобиоморфой, сформировавшейся в условиях недостаточной освещённости под кронами высоких кустов и деревьев.

На облике кедрового стланика сильнее стали сказываться цено-тические взаимосвязи, определяемые составом эдификаторов. Особенно ярко это проявилось у стланика при совместном произрастании с ольховником. Компактные кусты ольховника, имевшие одинаковую высоту со стлаником, за минувшие 20 лет превратились в раскидистые кусты-куртины с 5–8 стволами диаметром от 4 до 9,5 см и высотой от 1,5 до 6,5 м. Более быстрый, чем у кедрового стланика, рост в высоту (30 и более см·год<sup>-1</sup>) обеспечил ольховнику господство в подлесочном ярусе и приоритет в проявлении средообразующих функций. У кедрового стланика стали явными признаки угнетения. В отличие от большинства кустов, растущих на более открытом месте и вступивших в фазу формирования стелющихся зарослей, его кусты в ценоэлементах с ольховником сохранили чашевидную форму. На скелетных осях было мало побегов четвертого порядка (только второго и третьего). Наряду с такими особями обычны стали особи, образованные одной главной осью с побегами второго, реже третьего порядков. Структура побеговой системы стала рыхлой, охвоение слабым.

Самое хорошее жизненное состояние оказалось у кедрового стланика на участках с разреженным древостоем при отсутствии ольховника. Сомкнутость его крон в таких местах увеличилась до 0,6–0,7; всходы и самосев превратились в высокие кусты правильной чашевидной формы с преобладанием побегов третьего порядка, отмечены побеги и четвёртого порядка. Под кронами больших кустов особи бывшего самосева превратились в мелкие кусты сомнительной жизненности и усыхающие. Высота их не превышала 0,6–0,8 м, возраст составлял 18–20 лет. Хвоя длиной 5–6 см росла в основном на побегах одно-двулетнего возраста. Максимальный возраст хвои – 4 года.

Сильно изменился кедровый стланик в зарослях. Общая площадь зарослевых ценоэлементов увеличилась – за счёт тех

участков, на которых раньше было много самосева и мелких кустов стланика, перешедших в более высокие группы. Заросли стали более густыми; высота их увеличилась в 2,1 раза и составила: средняя – 2,35 м, максимальная – 4,1 м. Несмотря на высокую сомкнутость – 0,95, в зарослях ещё можно было выделить кусты. Судя по детальному обследованию модельных кустов, число особей в них не превышало трёх. Основания большинства особей были погребены в лесной подстилке, поверх них стелились ветви соседних особей. Значительное число погребённых ветвей были представлено нежизнеспособными и сухими.

При повторных учётах была обнаружена интересная деталь – в основании некоторых 70–80-летних кустов произошел характерный «разлом» самых толстых и тяжёлых ветвей–стволов по линиям их срастания или в месте отрастания от главных (осевых) побегов (Москалюк, 2017). Процесс этот у многих особей начался недавно, скорее всего, в предыдущие год–два, потому что древесина в месте разлома у многих из них ещё не изменила янтарно-охристый цвет на серый.

В кустах высокого возраста (80 и более лет), сформировавших заросли на уступообразном микроповышении со стороны подгольцового пояса, побеги северной половины кустов росли строго вертикально, а побеги южной нижней частью лежали на земле, постепенно поднимаясь с наклоном к югу. В южном направлении у большинства кустов росли и побеги второго порядка. Лидирующих побегов среди растущих в кусте насчитывалось от 3 до 17, их прирост составлял 18–20 см в год. Он был почти одинаковым на протяжении последних 20 лет. На концах верхушечных побегов в урожайные годы формировались гроздья шишек до 5 шт. в одной грозди.

**Перестойные каменноберезняки** пройдены рубками в одно время с остальными насаждениями «дукчинского» бассейна, но рубки в них были выборочными, поэтому они изначально характеризовались лучшей сохранностью. Транзит талых вод и дождевых осадков обеспечивают высокую влажность почв в их местообитаниях, гораздо большую, чем в любом другом месте склона. Благодаря этому, а также труднодоступности для населения, фитоценозы перестойных каменноберезняков редко подвергались пожарам и меньше нарушены огнём, чем расположенные ниже по склону. Оба каменноберезняка располагаются на склоне,

как и средневозрастные, на одном уровне – на высоте 400–450 м над ур. м.

В *каменноберезняке кедровостланиковом разнотравном*, локализованном в верховье распадка (уклон 20–25°), в 50-е годы прошлого столетия была вырублена лиственница в возрасте от 70 до 194 лет и единично – берёза. Вырубка пройдена пожаром слабой интенсивности и местами, поэтому в насаждении отсутствует сухостой и сохранился кедровый стланик высокого возраста. К концу 90-х годов в распадке и вблизи него сформировался разновозрастный древостой берёзы с примесью лиственницы. В первом ярусе росли старые – 100 лет и более, деревья берёзы и лиственницы, во втором – молодые деревья берёзы 40–50 лет, занявшие участки, на которых во время лесозаготовки был нарушен напочвенный покров (Москалюк, 2005).

Основными видами подлеска в таких насаждениях являются кедровый стланик (лесные ценоэлементы) и рябина бузинолистная (сырые прогалины). Сомкнутость стланика в исследованном фитоценозе была предельной – 0,6–0,7. Размещение его, как и в других ценозах, определялось микрорельефом и освещённостью – кусты стланика были приурочены к повышениям и экотону между «лесом» и прогалинами.

В ценопопуляции кедрового стланика были выделены две возрастные группы. Возраст старшей – самый высокий, какой бывает в Северном Охотоморье – от 200 до 300 лет; возраст преобладающей младшей группы – 120–160 лет. Многие старые особи были когда-то одним кустом, но в результате полегания, укоренения и последующего отмирания базальных частей, их главные скелетные оси – прежние ветви первого порядка, полностью утратили связь с основанием куста. Эти ветви-стволы были погребены в подстилке и делювиальных наносах, а сверху полностью или частично заросли напочвенным покровом и засыпаны растительными остатками. Начальное место поселения и возраст их можно определить приблизительно. Ветви второго порядка, отрастающие от погребенных стволов, по размерам и структуре побегов сходны со скелетными ветвями кустов младшей возрастной группы, что производило обманчивое впечатление однородности строения и распределения подлеска по площади ценоза. Максимальный диаметр погребённых стволов составлял в основании 16 см.



**Рис. 7.** Типичный куст стланика бокаловидной формы рядом с прогалиной в перестойном каменноберезняке в верховье распадка

[Fig. 7. Typical dwarf pine shrub of goblet-like form near a glade within overmature stone-birch forest in the upper of notch].

Для младшего поколения были обычными кусты чашевидной формы с мощными скелетными ветвями, обычно приуроченные к самым большим и старым пням и расположенные ближе к прогалинам, то есть в менее затенённых местах. Они тоже испытывали сильное угнетение. Прирост побегов по длине в разреженных кронах не превышал 5 см. Высота кустов составляла от 3,1 м до 5,0 м. Скелетные побеги в основании имели изгиб, и длина их – за счёт изгиба – незначительно разнилась с высотой, что придавало кустам *бокаловидную форму* (рис. 7).

Не все скелетные ветви в кустах росли строго вверх. Нижние ветви–стволы – ветви первого порядка – стелились по поверхности в разных направлениях, достигая в длину 7–8 м, и приземлённой стороной полностью или частично укоренялись в подстилке. Они так переплетались с аналогичными ветвями других кустов, что выделить самостоятельные особи было невозможно. Концы стелющихся ветвей, выходя в верхний горизонт кроны, принимали вертикальное положение и своим видом не отличались от ветвей с менее длинными скелетными осями. У некоторых кустов, одиночно растущих возле пней, главная скелетная ось, не стелилась в сторону от пня, а огибала его по окружности. Отходящие от неё ортотропные ветви производили впечатление чаши, в центре которой когда-то росло дерево.

Из-за недостаточного освещения кроны у кустов были разреженными со множеством усыхающих и сухих побегов,

**Таблица 5.** Таксационные показатели древостоя в каменноберезняке кедровостланиковом разнотравном [Table 5. Valuated indices of the tree-stand in the herbaceous dwarf pine stone-birch forest]

Состав, порода		Средние		А, лет	N, экз.·га <sup>-1</sup>	Полно-та	S, м <sup>2</sup> ·га <sup>-1</sup>	M, м <sup>3</sup> ·га <sup>-1</sup>
		D, см	H, м					
<b>1987 г.</b>								
Растущий древостой, 10Бз+Л		17.1	9.2	–	584	0.55	13.3	87.4
Берёза:	1 ярус	29.0	11.8	120	160	0.43	10.4	73.7
	2 ярус	8.5	6.7	40	396	0.10	2.2	7.8
Лиственница		18.3	12.5	70	28	0.02	0.7	5.9
<b>2007 г.</b>								
Растущий древостой, 10Бз+Л		16.9	9.1	–	856	0.8	20.1	135.4
Берёза:	1 ярус	32.1	–	130	168	0.53	13.6	95.4
	2 ярус	10.1	–	60	660	0.25	5.3	32.8
в т.ч. бывший подрост производных парцелл		7.9	–	50-60	312	–	1.5	15.8
Лиственница		22.7	14.5	90	28	0.02	1.1	7.2

*Примечание.* Бз – берёза шерстистая, Л – лиственница; D – диаметр ствола на высоте 1.3 м, N – число деревьев, A – возраст, S – сумма площадей сечений стволов, M – запас древесины.

плодоношение отсутствовало. Хвоя росла отдельными пучками в верхней части крон. Предельный возраст хвои – 5 лет, но уже на трёхлетних побегах отмечено ее интенсивное отмирание.

У нескольких особей стланика обнаружена необычная экобиоморфа – *полудревоидная*. Она представляет собой чашевидный куст с ножкой–подставкой. Высота ножек – 0,5–0,8 м, диаметр в основании – от 8 до 16 см. Моложников (1975) считает формирование полу- и древоидных форм вида показателем благоприятных условий произрастания.

Через 20 лет после закладки пробной площади состояние древостоя в каменноберезняке практически не изменилось, но появившиеся после вырубki дерева и подрост, заметно увеличились в размерах (табл. 5), что привело к повышению сомкнутости крон и сильному снижению освещённости под пологом леса. Причем освещённость снизилась не только в куртинах молодых берёз, но и на соседних участках – из-за бокового затенения теми же куртинами.



**Рис. 8.** Усохший стланик под кронами молодых деревьев берёзы  
[**Fig. 8.** The dried-out shrub of dwarf pine shrub under crowns of young birch trees].

Интенсивное развитие второго яруса берёзы привело к сильному угнетению кустарников. На кедровом стланике разрастание кронового полога древостоя и ухудшение светового режима сказалось крайне негативно. С момента смыкания крон молодого поколения берёзы началось его усыхание (рис. 8). Внутри коренных ценоэлементов стланик усох полностью. В производных, менее затенённых ценоэлементах, жизнённость его особей снизилась до сомнительной; в разреженных кронах основная масса побегов приходилась на сухие и неблагонадёжные. Растущие побеги были сосредоточены в верхней части кустов, возраст хвои составлял 3–4 года. Прирост у скелетных ветвей не превышал  $2,5 \text{ см}\cdot\text{год}^{-1}$ , у боковых побегов и побегов второго порядка он был еще меньше –  $1\text{--}2 \text{ см}\cdot\text{год}^{-1}$ , или отсутствовал.

*Лиственнично-каменноберёзовый лес с подлеском из кедрового стланика и ольховника плауново-осоково-разнотравный* занимает

небольшую площадь в 800–900 м к северо-востоку от предыдущего каменноберезняка. Уклон поверхности в насаждении составляет 7–10°. В древостое тоже была вырублена лиственница, но со стволами более высокого диаметра (35,9 см) и в меньшем количестве, чем в верховье распадка. Заготовка древесины проводилась зимой, и нижние ярусы не были нарушены. Массовое возобновление берёзы носило очаговый характер – это были единичные небольшие куртины крупномерного подроста на старых корневых выворотах и прогоревших участках рядом с лесом. Из-за малочисленности куртины выросших берёз сильного затенения не оказывают, но обеспечивают восстановление фитоценоза, не выходя за рамки естественного лесообразовательного процесса.

Исследованный ценоз пострадал от пожаров неравномерно. На сырых участках с вогнутой поверхностью, определяющих направление потоков поверхностного стока воды, размещались высокосомкнутые заросли ольховника. Они препятствовали проникновению огня вглубь леса со стороны распадка. Поэтому внутри ценоза отсутствовали следы пожаров и хорошо сохранились группировки и заросли кедрового стланика разной густоты.

С противоположной стороны к участку каменноберезняка примыкала седловина с выпуклой поверхностью, ранее покрытая густыми зарослями кедрового стланика с редкостойной лиственницей. Много лет назад она выгорела полностью. На этом месте образовалась пустошь с обгорелыми корягами – остатками стволов стланика. Между лесом и пустошью–гарью пролегла слабо выраженная ложбинка, густо заросшая мезофитными осоками – экотон. Со стороны леса вдоль ложбины проходит граница ольховниковых зарослей, выполняющих роль противопожарного заслона.

Высоко поднятые кроны, разреженность древостоя берёзы (полнота 0,55) и отсутствие второго яруса способствовали созданию под пологом леса относительно благоприятных условий для формирования подлеска из кедрового стланика. В данном фитоценозе кедровый стланик является создателем подлеска. Сомкнутость подлеска в парцеллах с его доминированием составляла 0,6–0,9.

Как и в предыдущем каменноберезняке, характерна приуроченность кустов стланика к пням, а зарослей – к вытянутым вдоль склона микроповышениям. Погребенные под слоем

растительного опада и мохового покрова стелющиеся стволы ещё более подчеркивали тяготение стланика к повышенным элементам рельефа. Стволы настолько тесно соприкасались друг с другом, что к основаниям кустов в зарослях невозможно было добраться.

Средняя высота кустов и зарослей стланика в исследованном каменноберезняке была равна 2,2 м, максимальная – 3,0 м; максимальный диаметр в основании вертикально растущих ветвей–стволов – 10,8 см, стелющихся – 16,0 см. Средний возраст зарослей, принимая во внимание облик и размеры стланика, а также возрастную структуру кедровстланиковых сообществ сходных местообитаний (Котляров, 1973), приближался к 150–160 годам.

В экотоне пожары были более слабыми, чем на седловине, так как здесь отсутствовали заросли стланика. Средний возраст подраста и подлеска – 15, максимальный – 20 лет. Он совпадает с датой последнего пожара, уничтожившего основную массу подроста деревьев и самосева стланика. Влажные нанопонижения были заняты зеленомошными микрогруппировками, вкрапленными в основной фон напочвенного покрова, создаваемый осоками.

В экотоне и на гари стланик был представлен плотными компактными кустами разного возраста и жизненного состояния с утолщенной, жесткой хвоей 5–6 летнего возраста кусты росли одиночно и по два–три вместе. Из-за слабого пропускания света густоохвоенными концевыми побегами внутри кустов царил полумрак. У отдельных кустов началось плодоношение. В кронах старых кустов, растущих близко к лесу или незначительно заходящих в него, до половины ветвей были усыхающими или сухими. Причиной усыхания, вероятнее всего, послужило внезапное снижение влажности корнеобитаемого слоя в результате вывала соседних деревьев, вызванного пожарами.

В момент закладки пробной площади в описываемом каменноберезняке всходов стланика не было, но повсеместно, за исключением зарослей, встречались молодые особи высотой 0,5–1,0 м с минимальным возрастом 5 лет. Больше всего их было обнаружено в экотоне и на гари; под пологом леса, так же, как и в каменноберезняке распадка, они были приурочены к окнам.

Спустя 20 лет после закладки пробной площади состояние кедрового стланика под пологом леса стало сопоставимым с состоянием стланика в верховье распадка. Там, где сомкнулись



кроны деревьев – в ценоэлементах с молодой лиственницей, выросшей на месте вырубленной, у стланика почти все побеги стали неблагонадежными или усохли, у остальных снизился прирост. В каменноберёзовых ценоэлементах, древостой которых почти не изменился, и по опушке леса стланик сильно разросся (сомкнутость 0,8–0,9, высота кустов 3,5–4 м). Самые большие и близко стоящие кусты слились в заросли, аналогичные зарослям в ложбине стока.

Сильнее, чем в лесных ценоэлементах изменился стланик в экотоне и на гари. Сомкнутость его в экотоне увеличилась с 0,19 до 0,3, высота кустов – в 2–3 раза, составив 2,5–3 м. На отдельных участках сформировались густые заросли. Улучшилось состояние старых кустов. У них отросли новые, и выглядят вполне жизнеспособными бывшие «сомнительные» побеги. Стало обычным обильное плодоношение через каждые 2–3 года, что, несомненно, как и восстановление прежних позиций напочвенного покрова, обеспечило активное возобновление кедрового стланика.

На зеленомошных синузиях отмечено до 10 мелких кустов и гнёзд самосева на площади 5 м<sup>2</sup>. В одном из типичных гнёзд, возраст которого составлял 4 года, было обнаружено 19 особей размером от 3,6 до 7,9 см (средняя высота – 5,8 см). Самая маленькая из них изначально была слабее остальных и в последние два года приросты её были минимальными – в среднем 0,6 см·год<sup>-1</sup>, у остальных особей средний прирост составлял 1,1 см·год<sup>-1</sup>. В первые два года варьирование приростов по размерам было меньшим (от 0,7 до 1,8 см), чем в последующие (от 0,4 до 1,8 см). На четвёртый год хвоя начала отрастать пучками. У двух особей одинаковой высоты (5,7 см) на границе между первым и вторым годом жизни образовалось по одному боковому ауксибласту длиной 0,8 и 1,0 см.

Учёты модельных экземпляров показали, что самоизреживание в гнёздах начинается в 4–5 лет, и к 20–30 годам от бывшего гнезда всходов остаются одно–два, редко три растения. У выживших растений усиливается рост нижних боковых побегов первого порядка, которым в будущем суждено стать скелетными осями куста, увеличивается их число. Основания осей-стволов начинают засыпаться опавшей хвоей, растительными остатками, зарастают мхом. При этом побеги сохраняют вертикально-наклонное направление роста, постепенно превращаясь в чашу куста. Считается, что чашевидность присуща стланику в

молодом и среднем возрасте, а в старшем возрасте сохраняется в экстремальных условиях произрастания. Дальнейшие наблюдения за формированием подлеска на постоянных пробных площадях позволят точно установить срок смены форм роста в разных условиях произрастания.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кедровый стланик обладает исключительным разнообразием эколого-биоморфологических адаптаций и толерантностью к суровым природным условиям, что позволило ему стать самой распространённой лесообразующей породой на Крайнем Северо-Востоке России. Он образует чистые заросли (стелющиеся леса) на обширных пространствах горных склонов и морских побережий и густой подлесок в разреженных лесах и редколесьях, выступая в них создателем древостоя. Исследования, выполненные в коренных и производных лесах Северного Охотоморья разного возраста и разной степени нарушенности, позволили установить следующее.

1. В Северном Охотоморье подлесок из *Pinus pumila* присущ не всем типам лиственничных лесов. Приживанию кедрового стланика в лиственничниках травяной группы типов леса препятствует развитие мощного вейникового травостоя, в лиственничниках сфагновой группы – холодность и застойное переувлажнение мерзлотных почв. Развитие густого подлеска из стланика в лиственничниках зеленомошной и лишайниковой групп типов леса предопределяется ухудшением условий произрастания для лиственницы и оптимальным сочетанием их для стланика.

2. Расселение кедрового стланика в средневозрастных лиственничниках происходит одновременно с лиственницей, но активное возобновление начинается спустя 50–60 лет: в зеленомошных лиственничниках – с началом самоизреживания древостоя, в лиственничниках с доминированием лишайников и вересковых кустарничков – с развитием напочвенного покрова на пирогенных прогалинах. Численность (до 13 тыс. экз. га<sup>-1</sup>) и качественное состояние особей стланика в этих лесах гарантируют формирование кедровостланикового подлеска с высокими средообразующими функциями.

3. Основными экобиоморфами *Pinus pumila*, как и в других районах его распространения, являются: округлый (шаровидный) куст,

чашевидный куст, куст с ортотропно направленными побегами и стелющаяся экобиоморфа. В производных каменноберезняках присутствуют все перечисленные экобиоморфы и их разновидности. В лиственничниках выявлены экобиоморфы: куст с ортотропно направленными побегами (основная), чашевидная, стелющаяся и полудревоподобная.

4. В разновозрастных производных каменноберезняках с куртинным сложением древостоя и сомкнутостью кронового полога 0,9–1,0 кедровый стланик сохраняет жизнеспособность при достаточном боковом освещении куртин. При сильном боковом затенении, создаваемом разросшимися младшим поколением деревьев и лиственных кустарников, он полностью исчезает из состава фитоценоза.

5. В производных лиственничниках для стланика характерно совместное произрастание с лиственницей на микроповышениях, что способствует формированию фитогенного микрорельефа и производит впечатление разнообразия рельефа на участках с ровной поверхностью.

6. Выявлены ранее неизвестные особенности сезонного и возрастного развития кедрового стланика:

- вторичный рост побегов в аномально тёплые осени и продолжение их роста следующей весной без признаков обмерзания;

- разлом в возрасте 70–80 лет скелетных ветвей-стволов в основании хорошо развитых кустов под тяжестью снежного покрова и собственного веса, ускоряющий формирование стелющейся экобиоморфы.

- иллюзия наличия подлеска из отдельно растущих особей в перестойных каменноберезняках, создаваемая побегами, отходящими вертикально вверх от погребённых в подстилке стволов стланика.

7. Возраст хвои кедрового стланика служит показателем условий произрастания. Он варьирует от 3 до 7 лет. В благоприятных условиях (инсолируемые влажные экотопы) в кустах преобладает 5–летняя хвоя, на многих побегах сохраняется 6–7–летняя, редко – 8–летняя, полностью осыпающаяся к концу вегетационного сезона. Как при дефиците света, так и при дефиците влаги в почвах возраст хвои снижается до 3–4 лет. Минимальный возраст хвои – у самых угнетённых особей – два года.

## **БЛАГОДАРНОСТИ**

Выражаю большую благодарность заведующему лабораторией геоботаники Института биологических проблем Севера ДВО РАН Е.А. Тихменеву, её научным сотрудникам В.Б. Докучаевой и А.Р. Гаджиеву, бывшей аспирантке Ботанического сада-института ДВО РАН Г.А. Дуденко, студентам Северо-Восточного государственного университета и Уссурийского государственного педагогического института, всем, кто делил со мной трудности и радости полевых работ на постоянных пробных площадях Снежной Долины.

## **ЛИТЕРАТУРА**

- Гроссет Г.Э.** Кедровый стланик // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 20, вып. 12. 143 с.
- Игнатенко И.В., Мельникова Т.В., Пугачев А.А.** Физико-географические условия Северного Охотоморья и гидротермический режим почв (стационар «Снежная Долина») // Компоненты биогеоценозов тундролесий Северного Охотоморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 5–23.
- Клюкин Н.К.** Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101–132.
- Котляров И.И.** Заросли кедрового стланика на Охотском побережье // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР: Материалы V Всесоюз. симпоз. Магадан, 1973. С. 208–214.
- Котляров И.И.** Лишайниковые лишайничники юга Магаданской области // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VI Всесоюз. симпоз. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1974. Вып. 5. С. 115–118 (Биология лесобразующих пород, лесная биогеоценология, лесное хозяйство.).
- Котляров И.И.** Типы лишайничных лесов Охотского побережья // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VI Всесоюз. симпоз. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1976. С. 104–106 (Лесоведение, лесоводство).
- Лесной план** Магаданской области. Магадан: Департамент лесн. хоз-ва, контроля и надзора за состоянием лесов администрации Магаданской области. 2008. 135 с. <http://www.magadan.ru/ru/oiv/2-44-13/otrasl/lesopolzovanie/obzor.html>.
- Меженный А.А.** Некоторые особенности морфогенеза и экологии хвойных и распространение их на Северо-Востоке Азии // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 64–79.
- Моложников В.Н.** Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М.: Наука, 1975. 203 с.

- Москалюк Т.А.** Морфоструктура и первичная продуктивность лесов Северного Охотоморья. Владивосток: Дальнаука, 1986. 142 с.
- Москалюк Т.А.** Ценотическая структура северных каменноберезняков на примере *Betuletum lanatae pumilae-pinosum varioherbosum* (Магаданская область) // Комаровские чтения, 2005. Вып. 52. С. 80–94.
- Москалюк Т.А.** Экобиоморфы кедрового стланика и их трансформация в производных каменноберезняках Магаданской области // Биоморфологические исследования на современном этапе: Мат. конф. с междунар. участием «Современные проблемы биоморфологии» (Владивосток, 3-9 октября 2017 г). Владивосток: Мор. гос. ун-т, 2017. С. 110–116.
- Назимова Д.И.** Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение, 1995. № 4. С. 63–73.
- Наумов Е.М.** Почвы Магаданской области и их агрохимическая характеристика // Агрохимическая характеристика почв СССР. Дальний Восток. М.: Наука, 1971. С. 240–313.
- Панченко Т.М.** Пространственная структура кедрового стланика в фитоценозах на юге Магаданской области // Лесоведение. 1987. № 1. С. 20–27.
- Поздняков Л.К., Гортинский В.И.** Леса и лесные ресурсы Южной Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 119 с.
- Пьявченко Н.И.** Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение М.: Наука, 1985. 152 с.
- Стариков Г.Ф.** Леса Магаданской области. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1958. 223 с.
- Стариков Г.Ф., Дьяконов П.Н.** Леса Чукотки. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1955. 112 с.
- Сукачѳв В.Н.** Общие принципы и программа изучения типов леса // Методические указания к изучению типов леса / Сукачев В.Н., Зонн С.В. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 1–104. Тихомиров Б.А. Кедровый стланик, его биология и использование. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 105 с.
- Уткин А.И.** Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 281–317.
- Усенко Н.В.** Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока: справочная книга. 3-е изд., перераб. и доп. Хабаровск: Издательский дом «Приамурские ведомости», 2009. 272 с.
- Хлыновская Н.И.** Агроклиматические основы сельскохозяйственного производства Севера. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 120 с.
- Хоментовский П.А.** Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). Владивосток: Дальнаука, 1995. 227 с.

- Хохряков А.П.** Материалы к флоре южной части Магаданской области // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 3–36.
- Чертовской В.Г., Семенов Б.А., Цветков В.Ф. и др.** Предтундровые леса. М.: Агропромиздат, 1987. 168 с.
- Шаткаускас А.В., Звезденко В.Б.** Растительность стационара «Снежная долина» (Объяснительная записка к схеме растительности) // Компоненты биогеоценозов тундролесий Северного Охотоморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 24–34.
- Wilcox D.A., Amorus R.E.** The role of *Sphagnum fimbriatum* in secondary succession in a road salt impacted bog // Can. J. Bot., 1987. N 65. P. 2270–2275.