ТИПЫ И РАЗНОВИДНОСТИ ЭКОБИОМОРФ *PINUS PUMILA* (PINACEAE) В ПРОИЗВОДНЫХ КАМЕННОБЕРЕЗНЯКАХ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Т. А. Москалюк

ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Россия, 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостоку, 159
E-mail: tat.moskaluk@mail.ru

TYPES AND VARIETIES OF *PINUS PUMILA* (PINACEAE) ECOBIOMORPHES IN THE DERIVED STONE-BIRCH FORESTS OF THE MAGADAN REGION

T. A. Moskalyuk

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
159 100-letiya Vladivostoku avenue, Vladivostok, 690022, Russia.
E-mail: tat.moskaluk@mail.ru

Аннотация. Актуальность и цель. Изучение жизненных форм растений позволяет объективно оценить значимость вида в жизнедеятельности растительного сообщества. В этом отношении большой интерес представляет кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) – главный вид в подлеске лесов Крайнего Северо-Востока России. Цель исследований – изучение особенностей формирования экобиоморф кедрового стланика как биоморфологической адаптации вида к разным эколого-ценотическим условиям, сложившимся в производных камменноберезовых лесах и экосистемах Северного Охотоморья. **Материалы и методы.** Исследования проведены на южном макросклоне Хасынской гряды в Прибрежно-Охотском флористическом районе Магаданской области. Объекты исследований – 4 типа леса камменноберезовой группы ассоциаций (*Betuleta lanata pumila-pinulosa*) среднего и перестойного возраста, составляющие между собой экологические и возрастные пары. В них по общепринятым методикам изучения типов леса закладывались пробные площади, на которых проводились лесоводственно-геоботанические исследования, изучалась фитоценотическая структура и детально описывались формы роста и развития модельных кустов кедрового стланика. **Результаты.** Описана краткая история биоморфологической изученности кедрового стланика. Изучены закономерности формирования и трансформации жизненной формы вида в сухих и влажных экотопах за 20 лет. Выявлены ранее неизвестные особенности сезонного и возрастного развития стланика. **Выводы.** Выделены пять наиболее распространенных (кустовидные) и одна редкая (полудревоподобная) экобиоморфы стланика; две разновидности чашевидной и три разновидности стелющейся экобиоморфы. Определяющую роль в формировании формы куста играет фактор освещенности и микрорельеф. В возрасте до 50 лет для стланика типичны компактные кусты округлой формы, в 50–70 лет – чашевидная экобиоморфа. Для кустов старше 80 лет под пологом леса характерна стелющаяся экобиоморфа со стволами, погребенными в лесной подстилке. У наиболее развитых особей кедрового стланика в возрасте 70–80 лет отмечены вторичный прирост побегов – в аномально теплые осени, и разломы скелетных ветвей-стволов в основании кустов по линиям срастания – весной в периоды интенсивного снеготаяния.

Ключевые слова: жизненная форма, экобиоморфы, *Pinus pumila*, производные камменноберезняки, ценотическая структура, *Betula lanata*, Северное Охотоморье.

Для цитирования: Москалюк, Т. А. Типы и разновидности экобиоморф *Pinus pumila* (Pinaceae) в производных камменноберезняках Магаданской области / Т. А. Москалюк // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-4-3>

Abstract. Background. The study of the plants life form makes it possible to objectively assess the species significance in the vital activity of the plant community. In this respect, dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) is of great interest, as it is the main species in the undergrowth of forests of the Extreme North-east of Russia. The goal of research is to explore the peculiarities of the formation of dwarf pine ecobiomorphs in the stone-birch-forests of the Northern Coast of the Sea of Okhotsk as an example of the species biomorphological adaptation to different ecological-cenotic conditions. **Materials and methods.** The studies were carried out on the southern macroslope of the Hasyn ridge in the Coastal-Okhotsk floristic region of the Magadan Region. The objects of research are the phytocenoses of four forest types of the stone-birch group of associations (*Betuleta lanata pumila-pinulosa*) of middle and overripe age, which compose ecological and age pairs. In them, according to generally ac-

cepted methods of examining forest types, experimental plots were established, where forestry-geobotanical studies were carried out, the phytocenotic structure was explored, and the forms of growth and development of the model bushes were described in detail. **Results.** A brief history of the biomorphological study of dwarf pine was given. The formation and transformation laws of the species forms in dry and wet ecotopes for 20 years were studied. The previously unknown life features of the seasonal and age development of the dwarf pine were noted. **Conclusions.** Five main (bushy) and one rare (semi-tree-like) ecobiomorphs of dwarf pine and two kinds of its cup-shaped ecobiomorph were identified. The light factor and micro-relief play decisive role in the formation of the dwarf pine ecobiomorphs. The typical ecobiomorphs of the species were defined: at a young age (up to 50 years) – compact roundish bush, in 50–70 years old – classic cup-shaped bush. For bushes older than 80 years the creeping ecobiomorph is characteristic, under the forest canopy – creeping with trunks, buried in the forest floor. In the most developed specimens of 70–80-year-old dwarf pine, secondary growth in terminal shoots was noted in years with abnormally warm autumn, while faults of skeletal branches-trunks by the fusion lines at the bush base – during periods of intense snowmelt in spring.

Key words: life form, ecobiomorphs, *Pinus pumila*, derived stone-birch, coenotic structure, *Betula lanata*, Northern Coast of the Sea of Okhotsk.

For citation: Moskalyuk T.A. Types and varieties of *Pinus pumila* (Pinaceae) ecobiomorphs in the derived stone-birch forests of the Magadan region. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018;3(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-4-3>

Изучение жизненных форм растений – важное направление фитоценологических исследований, позволяющих объективно оценить значимость вида в жизнедеятельности растительного сообщества. В этом отношении большой интерес представляет кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel¹). Он широко распространен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке России – от 105 до 175° в.д. и от 35° до 71° с.ш. В районах Крайнего Севера входит в число главных лесообразователей – в них на стелющиеся кедровостланиковые леса приходится более 40 % лесопокрытой площади [2, 3].

Будучи толерантным к плодородию, *Pinus pumila* произрастает как в долинах, так и на горных склонах разных экспозиций. Вблизи североохотоморских побережий он поднимается до 500–600 м н.у.м., в континентальных районах до 1000–1100 м на Камчатке [3] и 900–1200 м н.у.м. в Магаданской области [4, 5]. В лесах с разреженным древостоем стланик образует густой подлесок, выступая создификатором лиственницы (*Larix cajanderi* Mayr) и березы шерстистой (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.). Выше пояса лиственничных редколесий и на склонах, обращенных к морю, формирует сплошные чистые заросли.

К настоящему времени получены достаточно полные сведения о биологических и экологических свойствах кедрового стланика в разных частях его ареала. Наилучшее развитие присуще ему в хорошо освещенных дренируемых местообитаниях при высокой влажности воздуха и мощном снежном покрове. В. Н. Мо-

ложников [6] и П. А. Хоментовский [7], авторы самых обстоятельных публикаций по кедровому стланику, указывают, что экологическая гибкость вида в большей степени проявляется при смене не географических зон, а экотопических условий конкретного района. Одни авторы считают его исключительно светолюбивым видом [6, 8], другие, обращая внимание на большую густоту чистых зарослей, развитие мощного подлеска в лиственничниках и физиологические особенности [4, 9] – теневыносливым. Одновременно были выявлены особые адаптационные качества кедрового стланика, отличающие его от других хвойных видов – способность к образованию придаточных корней в местах соприкосновения скелетных побегов (стволов) с почвой, обеспечивающая особым образом возможность существовать бесконечно долго; особое строение древесины в базальной части, обеспечивающее полегание стланика и позволяющее ему благополучно переносить морозные зимы под снегом; преимущественное направление роста побегов вниз по склону; обильное ежегодное плодоношение и др. Следует остановиться на своеобразном механизме полегания стланика с наступлением устойчивых низких температур, открытым Г. Э. Гроссетом [10]. У стланика формируются разные типы древесины: в нижней базальной части – тяговая, в верхней – кренивая. В более плотной кренивой древесине воды содержится больше, чем в тяговой, поэтому при замерзании верхние части оснований ветвей расширяются сильнее, обеспечивая полегание кустов.

Биоморфологические особенности стланика изучены еще недостаточно. В первоисточниках преобладают общие сведения о строении надземных органов и характере их формирования. В большинстве из них идет речь о жизнен-

¹ Названия видов по латыни даны по сводке «Сосудистые растения Дальнего Востока» [1]. Авторы видов указаны только при первом упоминании в тексте.

ной форме стланика, присущей ему в зрелом возрасте и в благоприятных для данного вида местобитаниях. Наиболее часто кедровый стланник называют древовидным [5, 6, 8, 11 и др.], реже хвойным кустарником [12, 13] и стелющимся деревом [4, 7, 14]. Описывая лесную растительность Крайнего Северо-Востока, П. Н. Дьяконов [11, с. 43] называл кедровый стланник хвойным кустарником, который «...нередко в укрытых местах... образует древовидные формы до 4–4,7 м высотой...», а Г. Ф. Стариков [4, с. 59] – вечнозеленым хвойным деревом, приобретающим «...в большинстве мест своего распространения... карликовую стелющуюся форму», и отмечал, что наиболее часто встречается чашеобразная форма кустов, и только в крайне суровых условиях стволы стланика лежащие – «приземленные», с при-

поднятыми над землей вершинами. Основоположник экологической биоморфологии И. Г. Серебряков [15] определил жизненную форму *Pinus pumila* как вегетативно-подвижного стланца, у которого, в отличие от деревьев и прямостоячих кустарников, с возрастом происходит снижение роста главной оси и усиливается нарастание в длину и толщину боковых ветвей, отчего куст принимает чашевидную форму. В. Н. Моложниковым [6] описаны основные жизненные формы кедрового стланика для западной части ареала (Северное Забайкалье). Он выделяет кустообразную (чашевидную и стелющуюся), полудревовидную и древовидную формы роста стланика (рис. 1). Подобными формами роста, как и сходством биоэкологических свойств, стланник обладает на всей территории ареала.

Рис. 1. Основные биоморфы кедрового стланика (по: [6]):
а – чашевидная; б – стелющаяся; в – древовидная; г – полудревовидная

Fig. 1. Main biomorphs of dwarf pine (according to: [6]):
а – cup-shaped; б – creeping; в – tree-like; г – semi-tree-like

Оригинальные описания экологических свойств и жизненной формы кедрового стланика на Крайнем Северо-Востоке содержатся в монографиях Б. А. Тихомирова [11], Г. Ф. Старикова [6], Г. Э. Гроссета [10] и П. А. Хоментовского [7], в работах И. И. Котлярова [16] и А. А. Меженного [8]. Информации о биоморфологических формах и адаптациях, присущих кедровому стланнику при совместном произрастании с другими лесообразователями Крайнего Севера, мало. Целью наших исследований было выявить типы и разновидности экобиоморф

стланика в Северном Охотоморье (юг Магаданской области) в подлеске каменноберезовых лесов с учетом приуроченности фитоценозов к разным элементам рельефа.

Район и методы исследований

Исследования проводились на южном макросклоне Хасынской гряды, ограничивающем долину р. Дукча в среднем течении. По районированию А. П. Хохрякова [17] эта территория входит в Прибрежно-Охотский флористический район Магаданской области, в пределах

которого влияние моря сказывается особенно сильно. Характерный облик этому району придают леса каменноберезовой с кедровым стлаником группы ассоциаций (*Betuleta lanata pumila-pinulosa*), представляющие северный форпост Дальневосточного флористического

комплекса. Кедровый стланик – главный вид подлеска в северных каменноберезняках и обычно является соэдификатором *Betula lanata* [18, 19]. Ключевой участок был подобран в зеленой зоне пос. Снежная долина на удалении 25–30 км от г. Магадан (рис. 2).

Рис. 2. Схема расположения ключевого участка (КУ) и постоянных пробных площадей в исследованных каменноберезняках: *1–*4 – постоянные пробные площади в каменноберезняках:

*1 – кедровостланиковом зеленомошно-брусничном; *2 – кедровостланиковом бруснично-разнотравно-осоковом; *3 – кедровостланиковом разнотравном; *4 – плауново-осоково-разнотравном с подлеском из кедрового стланика и ольховника кустарникового (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar); 1 – *Larix cajanderi*; 2 – *Betula lanata*; 3 – *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts., *Populus suaveolens* Fisch.; 4 – *Pinus pumila*; 5 – *Duschekia fruticosa*; 6 – заболоченные экотопы; 7 – луга; 8 – мочажины; 9 – старые вырубki, гари

Fig. 2. Layout of the index plot (IP) and permanent sample plots in the studied stone-birch forests:

*1–*4 – permanent sample plots in the stone-birch forests:

*1 – dwarf pine pleurocarpous moss lingonberry; *2 – dwarf pine lingonberry mixed herbs sedge; *3 – dwarf pine mixed herbs; *4 – club-moss sedge mixed herbs with undergrowth of dwarf pine and shrubby alder stand (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar); 1 – *Larix cajanderi*; 2 – *Betula lanata*; 3 – *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts., *Populus suaveolens* Fisch.; 4 – *Pinus pumila*; 5 – *Duschekia fruticosa*; 6 – marshy ecotopes; 7 – meadows; 8 – swampy hollows; 9 – old felling sites, fire-sites

В начале минувшего столетия поверхность макросклона, как и других склонов южных экспозиций в регионе, была покрыта лиственнично-каменноберезовыми лесами с подлеском из кедрового стланика. В период интенсивного хозяйственного освоения Крайнего Северо-Востока региона – 40–50-ые гг. прошлого века – все легкодоступные леса были вырублены и после

рубков пройдены пожарами. Их сменили вторичные сообщества березы каменной и кедрового стланика, луговой растительности и фрагменты тех и других. Инсолируемые южные склоны в северных широтах чаще, чем другие геосистемы, подвергались пожарам. Из-за неоднородности микрорельефа и разного видового состава растительного покрова производным

сообществам на южных склонах присуща высокая мозаичность.

На Хасынском макросклоне в результате неоднократного воздействия огня были полностью уничтожены леса на сухих участках с выпуклой поверхностью. Особенно сильные пожары происходили в местах произрастания кедрового стланика, в хвое и древесине которого высоко содержание смолистых веществ. В меньшей степени пострадала и быстрее восстановилась растительность в ложбинах стока и распадках.

На ключевом участке исследования проводились в производных каменноберезняках с подлеском из кедрового стланика, занимающих разные экотопы, и, как следствие, характеризующихся неодинаковой степенью антропогенной нарушенности и особенностями процессов восстановления.

Методы исследований. В 1986–1987 гг. в фитоценозах подобранных каменноберезняков были заложены постоянные пробные площади размером 50×50 м. Таксационно-лесоводственное и геоботаническое описание фитоценозов, все учетные работы выполнялись в соответствии с методическими указаниями и программой биогеоэкологических исследований В. Н. Сукачева (1961) и А. И. Уткина (1974) и рекомендаций по изучению предтундровых лесов В. Г. Чертовского и Б. А. Семенова [22]. Замеры диаметров деревьев выполнялись с точностью до 0,1 см, высот – с точностью до 0,1 м. Таксационные показатели (сумма площадей сечения стволов, запас древесины, относительная полнота, класс бонитета и др.) рассчитывались по региональным справочным нормативам для Дальнего Востока [23, 24].

Для всех пробных площадей были охарактеризованы местоположение и состояние окружающих территорий; выявлен полный флористический состав и структурные ценоэлементы (фрагменты фитоценозов в средневозрастных каменноберезняках и парцеллы – в перестойных), детально описаны все ярусы растительного покрова и ценопопуляции лесообразующих видов [25]. При этом учитывались не только первичные экологические условия, но и особенности взаимоотношений между ключевыми видами внутри ценоэлементов.

Кедровому стланику уделялось особое внимание. На пробных площадях был выполнен сплошной пересчет кустов стланика по высоте и длине побегов. В кустах определялось число особей и число скелетных побегов у каждой особи с указанием жизненного состояния. По возможности указывалась причина усыхания или неблагонадежного состояния побегов (обмерзание, подъем мерзлоты, механическое повреждение и пр.).

В 50 модельных кустах разного размера были полностью учтены скелетные побеги, образованные побегами 1 и 2-го порядков, измерены высота куста, длина побегов и их диаметры у основания; определены возраст и величины текущего прироста за 10 и более лет.

В 2007 г. была проведена ревизия пробных площадей.

Результаты и обсуждения

В разных местах Хасынского макросклона были подобраны четыре типа производных каменноберезняков среднего и перестойного возраста. Их фитоценозы образуют между собой «экологическую» и «возрастные» пары. Экологическую пару составляют средневозрастные каменноберезняки, занимающие контрастные по влагообеспеченности экотопы в средней части склона на высоте 340–380 м н.у.м. Один из них (*кедровостланиковый зеленомошно-брусничный*) – «сухой», расположен на территории с выпуклой поверхностью и уклоном 30–40°, второй (*кедровостланиковый бруснично-разнотравно-осоковый*) – «влажный» – занимает ложбину стока, по тальвегу которой врезано русло ручья, действующего только в периоды таяния снега и выпадения ливневых осадков. Сообщества обоих каменноберезняков восстановились на месте полностью разрушенных рубками и последующими пожарами в середине минувшего столетия.

Возрастные пары представлены одним из средневозрастных (влажным) и поочередно двумя производными перестойными фитоценозами в верхней части макросклона. Оба перестойных каменноберезняка произрастают на одном высотном уровне – 400–450 м н.у.м. – и занимают сходные по увлажнению, но разные по микрорельефу местообитания. Микрорельефом обусловлен разный состав их эдификаторов. Один из них (*каменноберезняк кедровостланиковый разнотравный*) расположен в верховье распадка с уклоном поверхности 20–25°, другой (*лиственнично-каменноберезовый лес с кедровым стлаником и ольховником плауново-осоково-разнотравный*) – ниже линии перехода приводораздельной части (уклон до 45°) в основную поверхность (уклон 7–10°) с преобладанием вогнутых элементов микрорельефа. Из-за удаленности и высокой влажности почв, создаваемой транзитом талых и дождевых вод, они редко подвергались пожарам.

Ниже в разделе приводятся краткие лесоводственные характеристики объектов исследований и сравнительные описания экобиоморф кедрового стланика, выполненные в каждом из исследованных насаждений в период закладки пробных площадей и спустя 20 лет.

Каменноберезняк кедровостланиковый зеленомошно-брусничный (сухой) в 1986 г. представлял собой сочетание фрагментов кедровостланиковых подгольцового типа ассоциаций с пирогенными кустарничково-зеленомошными группировками и минерализованными участками. Дефицит влаги обусловил слабое развитие древесно-кустарниковых ярусов. Максимальный возраст всех видов – 20–25 лет – совпадал со сроком полного разрушения фитоценоза последним пожаром. На пробной площади шло активное возобновление березы и кедрового стланика; местами встречался подрост лиственницы. Сомкнутость стланика составляла 0,3–0,4. Преобладали кусты высотой до 1 м – 76,5 % от их общего числа. В кустах высотой до 0,5 м насчитывалось в среднем 4,6 осевых побегов, в более высоких – 9,4–16,2 экз. В момент закладки пробной площади в сухом ка-

менноберезняке стланику были присущи экобиоморфы *компактного округлого куста* – на относительно ровных и выпуклых участках с частично сохранившимся почвенным слоем, и *чашевидного куста* – в немногочисленных выположенных микропонижениях.

На сильно прогоревших участках с выходами мелкозема и щебня снега было недостаточно для укрытия даже мелких кустов, и они часто росли в форме *блюдца*, лишь слегка присыпанные снегом. При уклоне местности более 15° снег с выпуклой поверхности почти полностью сносится ветром. Остатки его в щебнистом субстрате быстро стаивают даже зимой. В одном из таких мест нам встретились несколько *распластанных* особей стланика размером до 1,0 м с пучками охвоенных побегов, образующих «кайму» кроны (рис. 3).

Рис. 3. В пессимальной среде стланик полностью утрачивает ортотропность роста, и растение напоминает гербарный образец

Fig. 3. In the pessimal environment, dwarf pine completely loses the orthotropic nature of growth, and the plant resembles a herbarium specimen

Возраст этих особей определить было трудно; судя по визуальным признакам и периодичности пожаров, он мог составлять от 25 до 40 лет. Ежегодный прирост побегов в длину составлял менее 1 см или отсутствовал. В последние несколько лет на концевых побегах скелетных ветвей он достигал 2 см·год⁻¹, но таких побегов было не более 20–25. Возраст живой хвои не превышал трех лет.

Через 20 лет сделано повторное описание каменноберезняка. За прошедший период сомкнутость стланика увеличилась до 0,8. Большая часть его кустов слилась в заросли высотой 2,5–3,0 м, особенно густые в микропонижениях. Береза уступила эдификаторные функции кед-

ровому стланику, и фитоценоз вступил в кедровостланиковую стадию сукцессии.

В зарослях кусты все еще росли обособленно и не утратили основной – *чашевидной*, формы (рис. 4,а). У многих из них на побегах были отмечены седловины – следы сильного обморожения побегов в прежние годы. У самых больших кустов, бывших чашевидных в микропонижениях, скелетные ветви с южной стороны стали расти с наклоном к подножию склона (рис. 4,б), что можно считать началом формирования стелющейся экобиоморфы с *каплевидной* формой кроны, описанной И. И. Котляровым (1973) для кедровостланиковых зарослей на горных склонах Охотского побережья.

а)

б)

Рис. 4. Чашевидный куст стланика (а) в зарослях микропонижений и начальная форма стелющейся экибиоморфы (б)

Fig. 4. Cup-shaped bush of dwarf pine (a) in the thickets of micro-depressions and the initial form of the creeping ecobiomorph (b)

Из бывшего самосева и всходов в последние 10–15 лет сформировались куртины и отдельно растущие кусты стланика округлой и чашевидной формы высотой до 1,2 м. Одновременно продолжалось расселение стланика, и на территории каменноберезняка появилось множество молодых особей от 0,2 до 0,5 м, редко до 1,0 м, как хорошего жизненного состояния (на открытых участках), так и сильно угнетенных (под кронами больших кустов), а также пучки самосева из небольшого количества (1–4) особей 3–5 лет.

Выходы камней и мелкозема сохранились мелкими пятнами на участках с самым крутым уклоном. Размеры кустов на них увеличились, но форма не изменилась. Как и у вновь появившихся молодых особей, она осталась блюдцеобразной со слегка приподнятыми побегами (рис. 5). На смежных участках бывшие округлые (шаровидные) кусты, разрастаясь, приобрели форму чаш. Из «распластанных» особей была обнаружена одна, близ каменного останца в приводораздельной части склона.

Рис. 5. Фрагмент наиболее сухой части каменноберезняка с минерализованной проплешиной через 20 лет после закладки пробной площади. В центре блюдцеобразная форма стланика

Fig. 5. A fragment of the driest part of stone-birch with a mineralized bare spot 20 years after laying a sample plot. In the center there is the saucer-shaped form of dwarf pine

Второй средневозрастной каменноберезняк – кедровостланиковый бруснично-разнотравно-осоковый (влажный) – расположен в 200–250 м к востоку от сухого. В связи с благоприятным гидротермическим режимом в ложбине стока и регулярным поступлением элементов питания с транзитными водными потоками из вышерасположенных ландшафтов, растительный покров влажного каменноберезняка восстановился быстрее сухого. Пожары в ложбине случались гораздо реже, чем на окружающих территориях.

Минерализованные участки во влажном каменноберезняке отсутствовали, но формирование его фитоценоза еще не было завершено. Слегка вогнутое широкое днище ложбины изначально было заросшим лугово-лесным разнотравьем и осоками; в периоды кульминации снеготаяния оно заливалось талыми водами. На откосах и удаленных от тальвега выровненных участках располагались фрагменты (ценоэлементы) лесных фитоценозов с разреженным 30–40-летним древостоем березы и кедровым и ольховым стланиками в подлеске. На общем фоне растительного покрова ложбины выделялись крупные куртины березы 50–55-летнего возраста, сформировавшиеся из самосева предварительной генерации. Они появились сразу после вырубki материнского древостоя. Верхнюю часть ложбины занимали заросли кедрового стланика с осоково-брусничным покровом, полузасыпанным опавшей хвоей. В кустах зарослей насчитывалось по 1–3 особи.

Сомкнутость стланика в ложбине составляла 0,4–0,5, в лесных фрагментах – 0,6–0,7; средняя высота кустов – 1,2 м, максимальная – 2,1 м, прирост скелетных побегов по длине – 12–15 см·год⁻¹.

Высота большинства кустов (70,2 %) не превышала 1,25 м. Основными экобиоморфами, как и в сухом каменноберезняке, были *округлая (шаровидная)* и *чашевидная*, но размеры стланика были значительно больше, а жизненное состояние лучше. Следы обморожения имели место всего у 5 % побегов. Редко встречалась экобиоморфа куста с *одним-тремя ортотропно направленными побегами* – в зарослях стланика и в куртинах березы с ольховником, т.е. в условиях недостаточного освещения. Более высоким кустам соответствовало большее число скелетных побегов: в кустах высотой до 0,5 среднее значение этого показателя было равно 3,6 шт., в самых высоких – 11,0 шт. В аномально теплые осени у отдельных кустов наблюдался вторичный рост верхушечных побегов – до 4,5–5,0 см (Москалюк, 2004).

В последующие 20 лет во влажном каменноберезняке диаметры деревьев увеличились на 1–1,5 ступени толщины. Число кустов стланика сохранилось на прежнем уровне – около 1,7 тыс. экз. год⁻¹. При этом средний текущий прирост побегов увеличился в 1,2–1,4 раза, доля кустов выше 1,25 м выросла до 69,8 % от их общего числа. Основные экобиоморфы у кедрового стланика остались прежними: на лугу – *округлая (шаровидная)*, рис. 6), в лесу – *чашевидная*, но облик их существенно изменился. Чашевидные кусты стали более рыхлыми, в них полностью усохли боковые побеги в нижних частях скелетных ветвей. У кустов округлошаровидной формы кроны по-прежнему были плотными, хвоя жесткой; тем не менее внутри тоже шло интенсивное самоочищение побегов.

Рис. 6. Общий вид каменноберезняка в ложбине стока. На переднем плане куст кедрового стланика шаровидной формы, за ним одна из самых больших куртин березы

Fig. 6. General view of stone-birch forest in the hollow of runoff. In the foreground there is a bush of globe-shaped dwarf pine, followed by one of the largest birch groups

В лесных фрагментах на кедровом стланике начали сказываться ценотические взаимоотношения. Особенно ярко это проявилось у стланика при совместном произрастании с ольховником, в куртинах березы старшего возраста и густых зарослях стланика. Во всех этих ценоэлементах увеличилась доля угнетенных кустов с одним-тремя лидирующими ортотропными побегами. Наибольшие изменения произошли в ценоэлементах с ольховником.

Разросшиеся кроны ольховника вызвали сильное затенение внутреннего пространства, что привело к изменению облика и соотношения экобиоморф в ценопопуляции стланика. Более быстрый рост ольховника в высоту ($30 \text{ см} \cdot \text{год}^{-1}$ и более) по сравнению с кедровым стлаником и березой обеспечил ему выход в древесный ярус и приоритет в проявлении средообразующих функций. Под плотными крона-

ми ольховника обычными стали одиночные особи кедрового стланика, образованные одной главной осью с побегами 2, реже 3-го порядков. В чашевидных кустах сократилось число побегов 4-го порядка и выше, увеличилось число неблагонадежных и сухих побегов.

Наилучшее развитие стланика отмечено под пологом березы при отсутствии ольховника. Сомкнутость в этих местах увеличилась с 0,3–0,4 до 0,6–0,7, всходы и самосев превратились в кусты правильной чашевидной формы. В некоторых ценоэлементах с разреженным древостоем произошло полное смыкание крон, и сформировался подлесочный ярус. Основания кустов полностью засыпаны опавшей хвоей. Несмотря на это, «чаши» еще достаточно легко выделяются (рис. 7), так как побеги смежных кустов переплетаются только в периферийной части крон.

Рис. 7. Кусты стланика в зарослях с разреженным древостоем начинают терять чашевидную форму, основания их все сильнее засыпаются хвойным опадом

Fig. 7. Bushes of dwarf pine in the thickets with sparse stands begin to lose their cup shape, their bases are increasingly filled with coniferous needle litter

Гораздо сложнее стало выделять самостоятельные особи в чистых кедровостланиковых зарослях в верхней части ложбины, которые за 20 лет стали еще более густыми. Высота их увеличилась в 2,1 раза и составила: средняя – 2,35 м, максимальная – 4,1 м. Значительное число погребенных ветвей сухие и нежизнеспособные; внутри кустов отмечено обилие тонких отмерших побегов. В кустах самого большого возраста (80 и более лет) ветви с северной стороны растут строго вертикально. С южной стороны они пригнуты к земле, а концы их постепенно поднимаются над поверхностью, придавая кустам вместе с расположенными

выше побегами *висячую*, или, по определению П. А. Хоментовского (1995), *канделябробразную* форму.

В основании некоторых 70–80-летних кустов впервые был обнаружен характерный «разлом» (рис. 8) самых толстых (диаметр от 5,7–7,4 до 12,5–13,0 см) ветвей-«стволов» по линиям их срастания или в месте отхождения от главных осей. Разламывались кусты, по-видимому, весной во время возвратных снегопадов и оттепелей под тяжестью собственного веса этих ветвей, достигшего критического значения, и мокрого снега, налипшего на ветви, поднимающиеся после перезимовки.

Рис. 8. Старый разлом в основании куста по линии срастания скелетных осей

Fig. 8. Old split at the base of the bush along the line of accreting skeletal axes

Местоположение, видовой состав и структура фитоценоза каменноберезняка кедровостланикового бруснично-разнотравно-осокового дают основание расценивать его как типологический аналог обоих перестойных каменноберезняков на макросклоне, и в первую очередь *каменноберезняка кедровостланикового разнотравного* в верховье распадка.

В распадке в 50-е гг. прошлого столетия была вырублена лиственница (средний диаметр 28,6 см) и – единично – береза. К концу девяностых годов в этом насаждении сформировался двухъярусный древостой. В первом ярусе росли береза с примесью лиственницы 100 и более лет, во втором – молодое поколение березы. Возраст последнего совпадает со сроком рубки – в 1987 г. молодому древостою было 40–50 лет. Деревьям второго яруса присуще куртинное сложение и высокая густота куртин, что свидетельствует о нарушении целостности напочвенного покрова во время лесозаготовки. Впоследствии массовое возобновление березы на нарушенных участках отразилось на состоянии ценопопуляции кедрового стланика.

В распадке сильнее, чем на других участках склона, развит микрорельеф, которым во многом определяется размещение растительного покрова. Большая часть территории в ценозе ровная со слегка вогнутой поверхностью. При этом для нее характерны две формы повышений. Одна представлена грядами, ориентированными вдоль склона и чередующимися с глубоко врезаемыми по тальвегу узкими пониже-

понижениями – руслами временных ручьев, и локальными впадинами-промоинами, заполненными водой. В летний сезон вода долгое время подпитывает ручьи и поддерживает почвы влажными. Другая форма микроповышений – прерывистые единичные террасовидные выступы, ориентированные поперек склона. Тяготение стланика к повышенным элементам микрорельефа в каменноберезняке проявляется очень четко. На грядах он образует густые стелющиеся заросли, в которых невозможно выделить отдельные особи.

Кедровый стланик (сомкнутость 0,6–0,7) в верховье распадка образован двумя возрастными группами. Возраст старшей – от 200 до 300 лет; возраст преобладающей младшей – 120–160 лет. У старых особей под пологом леса была полностью утрачена связь главных скелетных осей с «материнским» основанием куста. Ветви-«стволы», погребенные в подстилке, сверху заросли напочвенным покровом. Отрастающие от них побеги по размерам (высота до 1,5–1,7 м) и структуре были сходны со скелетными побегами стланика младшей возрастной группы, производя обманчивое впечатление однородности строения и распределения подлеска по площади (рис. 9). Высоко поднятые кроны древостоя позволяли существовать стланику под пологом леса, но он испытывал сильное угнетение, не плодоносил и приросты по высоте были незначительными, побеги слабоохвоенными.

Рис. 9. Саблевидные ветви кедрового стланика, отходящие от погребенного ствола, создают иллюзию молодости подлесочного яруса

Fig. 9. Saber-shaped branches of dwarf pine originating from the buried trunk create the illusion of youth of the under-tree layer

Широкие продольные прогалины в фитоценозе распадка в далеком прошлом были крупнотравными луговыми ценозементами. Они заливаются весной вешними талыми водами, и в их напочвенном покрове доминируют крупнотравье и гигромезофитные травы и мхи.

Кедровый стланик на прогалинах отсутствовал, зато по границе с ними, на микроповышениях росли кусты младшей группы с мощными скелетными ветвями. Из-за слабого освещения

ветви стремились вырасти как можно выше, и форма куста больше напоминала «бокал», чем «чашу» (рис. 10). Высота «бокалов» составляла от 3,1 м до 5,0 (6,0) м. Скелетные побеги в основании имели небольшой изгиб, длина их незначительно разнилась с высотой куста. Нижние ветви-стволы стелились по поверхности в разных направлениях, достигая 7–8 м, и укоренялись в подстилке.

Рис. 10. Бокаловидная разновидность чашеобразной экобиоморфы

Fig. 10. Goblet-shaped variety of cup-shaped ecobiomorph

На повышении в одной из прогалин была обнаружена *полудревоподобная* экобиоморфа стланика, сходная с описанной В. Н. Моложниковым [6] (см. рис. 1) – чашевидный куст на ножке-подставке. Высота ножки – 0,8 м, диаметр в основании – около 10 см. Формирование полу- и древоподобных экобиоморф у стланика происходит редко и демонстрирует достаточно благоприятные условия среды обитания в эвтрофных экотопах.

За 20 лет состояние древостоя первого яруса практически не изменилось. Он был по-прежнему сильно разрежен, зато разрослись молодые деревья, включая подрост. Это привело к сильному боковому затенению фитоценоза куртинами берез. На светолюбивом кедровом стланике интенсивное развитие второго яруса

сказалось крайне негативно. Будучи и ранее очень угнетенным, после смыкания крон березы он начал быстро усыхать. Внутри коренных ценоэлементов (парцелл) стланик усох весь (рис. 11).

В менее затененных ценоэлементах с молодой березой у стланика преобладали кусты сильно ослабленного жизненного состояния: живые побеги у особей были сосредоточены в верхней части кустов и охвоены только на концах. Максимальный прирост у скелетных осей составлял не более 2,5 см/год, у побегов 2-го порядка он не превышал 1–2 см/год, или отсутствовал.

Самосев и всходы в описываемом сообществе не встретились ни раньше, ни во время ре-визии пробной площади.

Рис. 11. В коренных парцеллах повсюду торчат сухие саблевидные ветви стланика, наклоненные к поверхности

Fig. 11. In root parcels, dry saber-shaped dwarf pine branches inclined to the surface stick everywhere.

Лиственнично-каменноберезовый лес с подлеском из кедрового стланика и ольховника занимает небольшую площадь в 800–900 м к северо-востоку от предыдущего каменноберезняка, примыкая восточной границей к седловине со старой кедровостланиковой гарью. Насаждение пострадало от пожаров неравномерно. С западной стороны роль противопожарного барьера для него и кедровостланиковых зарослей, разделяющих фитоценозы перестойных каменноберезняков, сыграл каменноберезняк в распадке; зато седловина, покрытая зарослями стланика с редкостойной лиственницей, много лет назад выгорела полностью. На ее территории образовалась пу-

стошь с обгорелыми остатками стволов стланика (рис. 12).

Распространению пожара в глубь леса со стороны седловины и снизу препятствовали заросли ольховника и ложбинки с осоковыми микрогруппировками в сырых микропонижениях. Огонь небольшими «языками» в разные годы все же проникал в каменноберезняк, и в экотоне между лесом и пустошью-гарью стланик и подрост деревьев были уничтожены, но внутри ценоза сохранились группировки кедрового стланика разной густоты и возраста. Средний возраст подроста и подлеска в экотоне – 15, максимальный – 20 лет, совпадал с датой последнего пожара.

Рис. 12. Старая гарь на седловине макросклона.
По корягам можно составить представление о коренных кедровостланиковых сообществах

Fig. 12. Old fire-site on the saddle of the macro-slope.
The snags may give an idea of the indigenous dwarf pine communities

В этом каменноберезняке, как и в каменноберезняке распадка, была вырублена лиственница, но более высокого диаметра (35,9 см) и в меньшем объеме. Отсутствие густых куртин молодых берез способствовало созданию под пологом леса относительно комфортных условий для кедрового стланика. Средний возраст зарослей в момент закладки пробной площади, принимая во внимание облик и размеры стланика, а также возрастную структуру кедровостланиковых сообществ сходных местообитаний (Котляров, 1973), был близок к 150–160 годам. Сомкнутость стланика в ценоэлементах с его доминированием составляла 0,6–0,9; средняя высота – 2,2 м, максимальная – 3,0 м. Особи

ниже 0,6 м состояли из одного-двух осевых побегов. В «кустах» высотой от 0,6 до 2,0 м побегов уже было по 3–4, а в кустах выше 2,0 м – от 5 до 10, иногда 14–17. Максимальный диаметр ортотропных ветвей 10,8 см, стелющихся – 16,0 см. Всходы и самосев кедрового стланика встречались редко, только в экотоне и на гари.

В обоих каменноберезняках у стланика тоже выражена приуроченность одиночных кустов к пням, зарослей – к микроповышениям (рис. 13). При этом даже у старых кустов на пнях были хорошо заметны признаки чашевидности, проявлявшиеся в изгибе основания у ветвей, растущих ортотропно. Имели место и разломы ветвей-«стволов».

Рис. 13. Чашевидный куст кедрового стланика на старом пне

Fig. 13. Cup-shaped bush of cedar dwarf pine on the old stump

В экотоне и на гари сомкнутость стланика была незначительной – 0,16 (гарь), 0,19 (экотон). По облику его кусты были аналогичны кустам в сходных местообитаниях ложбины стока. На инсолируемых участках преобладала экобиоморфа округлого куста; на затененных участках обычными были одиночные особи с ортотропными побегами.

Спустя 20 лет после закладки ППП состояние кедрового стланика внутри фитоценоза стало таким же, как состояние стланика в верховье распада. Там, где увеличилась сомкнутость крон деревьев – в ценоэлементах с вырубленной лиственницей и разросшейся на корневых выворотах молодой березой, большинство побегов в кустах стланика отмечены как неблагонадежные и усохшие. У остальных побегов снизился прирост, и охвоены были только верхушки. В слабо затененных опушечных и каменноберезовых ценоэлементах, древостой которых почти не изменился, стланик сильно разросся. Самые большие и близко стоящие кусты утратили чашевидную форму и слились в заросли высотой до 4 м.

В экотоне и на гари стланик изменился больше, чем в лесных ценоэлементах. Небольшие кусты и самосев приобрели округлую или чашевидную форму, а более высокие и близко стоящие кусты превратились в густые заросли с прямостоячими побегами высотой до 2,5–3 м. Для них стало обычным обильное плодоношение через каждые 2–3 года, что, несомненно, содействовало активному возобновлению стланика: в 2007 г. на участках размером 5×5 м насчитывалось по 2–3 мелких куста высотой до 0,6 м и до 10 «гнезд» всходов и самосева. Среднее число особей в гнезде 2–5-летнего возраста составляло 12 экз., максимальное – 30. На третий год у одного-двух самых крупных экземпляров появлялись 1–2 побега, а с 4–5 лет в гнездах начиналось самоизреживание. В кустах старше 10 лет и высотой 0,4–0,6 м росло уже по одному-два, редко по три растения.

Заключение

Рубками и пожарами в каменноберезняках Северного Охотоморья сформировано исключительное разнообразие экотопов: от экстрасухих на участках с выпуклой поверхностью до влажных – в ложбинах стока, и сырых – в распадах. На совокупность условий первичного экотопа, преобразованных антропогенным воздействием, накладывается и по мере становления эдификаторов возрастает влияние ценоотических факторов. Все эти процессы находят непосредственное отражение в степени нару-

шенности и особенностях естественного восстановления растительного покрова и, как следствие, в разнообразии форм роста кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), главного лесобразующего вида на севере российского Дальнего Востока, выполняющего функции создателя древостоя в лесных фитоценозах и характеризующегося ярко выраженными биоморфологическими адаптациями к суровому северному климату.

В результате исследований, выполненных на южном макросклоне Хасынской гряды (Северное Охотоморье), были выявлены следующие эколого-биоморфологические особенности *Pinus pumila*, являющегося основным видом подлеска в сообществах каменноберезовой группы ассоциаций *Betuleta lanata pumilapinulosa*:

1. В производных каменноберезняках региона, характеризующихся чрезвычайно высоким разнообразием экологических условий, жизненная форма кедрового стланика представлена пятью экобиоморфами из шести ранее выявленных в пределах его ареала. Как и в других регионах, наиболее широко распространены экобиоморфы: *чашевидная, округлого (шаровидного) куста, куста с одним-тремя лидирующими ортотропными побегами и стелющаяся*. Впервые выявлена и описана *распластанная* экобиоморфа, формирующаяся у стланика в самых суровых условиях произрастания – на каменистых субстратах, лишенных снега в зимний период. Только однажды в перестойном каменноберезняке встретилась редкая *полудревовидная экобиоморфа – в виде чаши на ножке-подставке*.

2. *Чашевидная экобиоморфа* со множеством равноценных скелетных побегов формируется у стланика в молодом и среднем возрасте в оптимальных условиях произрастания (достаточное увлажнение, хороший дренаж почв, отсутствие затенения). Она наиболее выражена у 50–70-летних кустов и в окнах насаждений может сохраняться до 160 лет и больше (Стариков, 1958). Выявлены две разновидности чашевидной экобиоморфы: *блюдецобразная* – на инсолируемых выпуклых участках с недостаточным увлажнением маломощных почв и незначительной мощностью снежного покрова, *бокаловидная* – на микроповышениях близ сырых прогалин в перестойных каменноберезняках.

3. *Экобиоморфы округлого (шаровидного) куста и куста с ортотропно направленными побегами* свойственны стланику в молодом и среднем возрасте в условиях достаточного увлажнения и плодородия почв (ложбины сто-

ка, участки склона с ровной поверхностью, неглубокие распадки). Первая формируется на инсолируемой обезлесенной поверхности склонов, вторая – на затененных участках под кронами высоких кустов и деревьев. С возрастом обе трансформируются в чашевидную и далее в стелющуюся экибиоморфы.

4. *Стелющаяся экибиоморфа* формируется у кедрового стланика в зрелом и перестойном возрасте (80 лет и старше) на горных склонах и под пологом леса; ее можно считать заключительной формой роста в онтогенезе особи. На Охотском побережье эта экибиоморфа представлена тремя разновидностями: *канделябробразной* – в подлеске средневозрастных каменноберезняков, *стелющейся с погребенными в подстилке ветвями-«стволами»* – в подлеске

перестойных лиственнично-каменно-березовых лесов, *каплевидной* – в зарослях на склонах.

5. Установлены ранее неизвестные особенности сезонного и возрастного развития у наиболее развитых кустов стланика:

– вторичный прирост побегов в аномально теплые осени;

– разлом скелетных ветвей-стволов в основании кустов в возрасте 70–80 лет под тяжестью снежного покрова и собственного веса.

Финансирование работы осуществлялось по госзаданию № АААА-А17-117062710084-7 «Воспроизводство, рациональное использование, сохранение и оптимизация биологических ресурсов Дальнего Востока».

Библиографический список

1. Сосудистые растения советского Дальнего Востока / под ред. С. С. Харкевича. – Л. (СПб.). : Наука, 1985–1996. – Т. 1–8.
2. Лесной план Магаданской области. Магадан: Департамент лесного хозяйства, контроля и надзора за состоянием лесов администрации Магаданской области. – 2008. – 135 с. – URL: <http://www.magadan.ru/ru/oiv/2-44-13/otrasl/lesopolzovanie/obzor.html>
3. Нешатаева, В. Ю. Сообщества кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) полуострова Камчатка / В. Ю. Нешатаева // Растительность России. – 2011. – № 19. – С. 71–100.
4. Стариков, Г. Ф. Леса Магаданской области / Г. Ф. Стариков. – Магадан : Магадан. кн. изд-во, 1958. – 223 с.
5. Моложников, В. Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья / В. Н. Моложников. – М. : Наука, 1975. – 203 с.
6. Хоментовский, П. А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор) / П. А. Хоментовский. – Владивосток : Дальнаука, 1995. – 227 с.
7. Меженный, А. А. Некоторые особенности морфогенеза и экологии хвойных и распространение их на Северо-Востоке Азии / А. А. Меженный // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 64–79.
8. Панченко, Т. М. Пространственная структура кедрового стланика в фитоценозах на юге Магаданской области / Т. М. Панченко // Лесоведение. – 1987. – № 1. – С. 20–27.
9. Гроссет, Г. Э. Кедровый стланик / Г. Э. Гроссет // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1959. – Т. 20, вып. 12. – 143 с.
10. Тихомиров, Б. А. Кедровый стланик, его биология и использование / Б. А. Тихомиров. – М. : Изд-во АН СССР, 1949. – 105 с.
11. Стариков, Г. Ф. Леса полуострова Камчатки / Г. Ф. Стариков, П. Н. Дьяконов. – Хабаровск : Хаб. кн. изд-во, 1954 – 152 с.
12. Крылов, А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов / А. Г. Крылов. – Л. : Наука, 1984. – 184 с.
13. Колесников, Б. П. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня / Б. П. Колесников. – Владивосток : Изд. ДВФ СО АН СССР, 1969. – 106 с.
14. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. – М. : Наука, 1962. – 378 с.
15. Котляров, И. И. Заросли кедрового стланика на Охотском побережье / И. И. Котляров // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР : материалы V Всесоюз. симпози. – Магадан, 1973. – С. 208–214.
16. Хохряков, А. П. Материалы к флоре южной части Магаданской области / А. П. Хохряков // Флора и растительность Магаданской области. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 3–36.
17. Хохряков, А. П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы / А. П. Хохряков // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1979. – Т. 84, вып. 6. – С. 84–96.
18. Нешатаева, В. Ю. Каменноберезовые леса юга Корякского нагорья (Камчатский край) на северном пределе распространения / В. Ю. Нешатаева, А. П. Кораблев, В. Ю. Нешатаев // Ботанический журнал. – 2016. – Т. 101, № 12. – С. 1410–1429.
19. Сукачев, В. Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // Методические указания к изучению типов леса / В. Н. Сукачев, С. В. Зонн. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – С. 1–104.
20. Уткин, А. И. Изучение лесных биогеоценозов / А. И. Уткин // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М. : Наука, 1974. – С. 281–317.
21. Чертовской, В. Г. Предтундровые леса / В. Г. Чертовской, Б. А. Семенов, В. Ф. Цветков и др. – М. : Агропромиздат, 1987. – 168 с.

22. Справочник лесоустроителя Дальнего Востока / В. В. Нешатаев, Н. М. Глазов, Г. П. Ефаков, Б. П. Парфенюк, Н. А. Протасов, Г. А. Трегубов, Г. А. Фукалов. – Хабаровск : Дальневост. лесоустр. предприятие все-союзн. объединения «Леспроект», 1973. – 226 с.
23. Справочник для таксации лесов Дальнего Востока / Отв. сост. В. Н. Корякин. – Хабаровск : ДальНИИЛХ, 1990. – 526 с.
24. Москалюк, Т. А. Ценотическая структура каменноберезняков на Крайнем Северо-Востоке / Т. А. Москалюк. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – 179 с.

References

1. *Sosudistye rasteniya sovetского Dalnego Vostoka* [Vascular plants of the Soviet Far East]. Ed. by S. S. Kharkevich. Leningrad: Nauka, 1985–1996, vol. 1–8.
2. *Lesnoy plan Magadanskoy oblasti. Magadan: Departament lesnogo khozyaystva, kontrolya i nadzora za sos-toyaniem lesov administratsii Magadanskoy oblasti* [Forest plan of the Magadan Region. Magadan: Department for Forestry, Control and Supervision of Forests, Administration of the Magadan Region]. 2008, 135 p. Available at: <http://www.magadan.ru/ru/oiv/2-44-13/otrasl/lesopolzovanie/obzor.html>
3. Neshataeva V. Yu. *Vegetation of Russia*. 2011, no. 19, pp. 71–100.
4. Starikov G. F. *Lesa Magadanskoy oblasti* [Forests in the Magadan Region]. Magadan: Magadan Publishing House, 1958, 223 p.
5. Molozhnikov V. N. *Kedrovyy stlanik gornyykh landshaftov Severnogo Pribaykalya* [Dwarf pine of mountain landscapes in the Northern Baikal region]. Moscow: Nauka, 1975, 203 p.
6. Khomentovskiy P. A. *Ekologiya kedrovogo stlanika (Pinus pumila (Pall.) Regel) na Kamchatke (obshchiy obzor)* [Ecology of dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) in the Kamchatka Peninsula: General overview]. Vladivostok: Dalnauka, 1995, 227 p.
7. Mezhenyay A. A. *Biology and productivity of vegetation in the Northeast*. Vladivostok: FESC AS USSR, 1976, pp. 64–79.
8. Panchenko T. M. *Forest Science*. 1987, no. 1, pp. 20–27.
9. Grosset G. E. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1959, vol. 20, iss. 12, 143 p.
10. Tikhomirov B. A. *Kedrovyy stlanik, ego biologiya i ispol'zovanie* [Dwarf pine, its biology and use]. Moscow: AS USSR Publ., 1949, 105 p.
11. Starikov G. F., D'yakov P. N. *Lesa poluostrova Kamchatki* [Forests of the Kamchatka Peninsula]. Khabarovsk: Khabarovsk Publishing House, 1954, 152 p.
12. Krylov A. G. *Zhiznennyye formy lesnykh fitotsenozov* [Vital forms of forest phytocenoses]. Leningrad: Nauka, 1984, 184 p.
13. Kolesnikov B. P. *Vysokogornaya rastitelnost srednego Sikhote-Alinya* [Highland vegetation of Middle Sikhote-Alin]. Vladivostok: FEB AS USSR Publ., 1969, 106 p.
14. Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow: Nauka, 1962, 378 p.
15. Kotlyarov I. I. *Soils and vegetation of permafrost regions in the USSR: Proceedings of the 5th All-Union symposium*. Magadan, 1973, pp. 208–214.
16. Khokhryakov A. P. *Flora and vegetation of the Magadan Region*. Vladivostok: FESC AS USSR, 1976, pp. 3–36.
17. Khokhryakov A. P. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1979, vol. 84, iss. 6, pp. 84–96.
18. Neshataeva V. Yu., Korablev A. P., Neshataev V. Yu. *Botanical journal*. 2016, vol. 101, no. 12, pp. 1410–1429.
19. Sukachev V. N., Zonn S. V. *Guidelines for studying forest types*. Moscow: AS USSR Publ., 1961, pp. 1–104.
20. Utkin A. I. *Program and methods of biogeocenological studies*. Moscow: Nauka, 1974, pp. 281–317.
21. Chertovskoy V. G., Semenov B. A., Tsvetkov V. F. et al. *Predtundrovye lesa* [Boreal forests]. Moscow: Agropromizdat, 1987, 168 p.
22. Neshataev V. V., Glazov N. M., Efakov G. P., Parfenyuk B. P., Protasov N. A., Tregubov G. A., Fukalov G. A. *Spravochnik lesoustroitel'ya Dalnego Vostoka* [Manual of Far East forest manager]. Khabarovsk: Lesproekt, 1973, 226 p.
23. *Spravochnik dlya taksatsii lesov Dal'nego Vostoka* [Manual for taxation of forests in the Far East] Ed. by V. N. Kor-yakin. Khabarovsk: DalNIILH, 1990, 526 p.
24. Moskal'yuk T. A. *Tsenoticheskaya struktura kamennoberezhnyakov na Kraynem Severo-Vostoke* [Cenotic structure of stone-birch forests in the Extreme Northeast]. Vladivostok: Dalnauka, 2004, 179 p.