

Об адаптации хвойных деревьев и кустарников на севере Дальнего Востока России

Т. А. Москалюк

Ботанический сад-институт ДВО РАН, ул. Маковского, 142, Владивосток, 690028 Россия
 e-mail: tat.moskaluk@mail.ru Получено 5 мая 2006 г.

Аннотация. Сравняются экологические деревья (*Chosenia arbutifolia* и *Betula lanata*) и кустарников (*Pinus pumila* и *Duschekia fruticosa*) на северном пределе их распространения. Описываются новые биоморфологические адаптации этих видов в экстремальных условиях.

DOI: 10.1134/S106741360802001X

Ключевые слова: *Betula lanata*, *Chosenia arbutifolia*, *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa*, экология, биоморфологические адаптации, север Дальнего Востока.

Проблемы адаптации растений к суровым условиям среды давно привлекают внимание исследователей (Тихомиров, 1949; Гроссет, 1959; Крючков, 1968; Мазуренко, 1986 и др.). Наиболее разнообразные адаптивные особенности развиваются у растений, произрастающих на крайних точках ареалов, поэтому особый интерес представляют виды, произрастающие на северном пределе лесной растительности. На Дальнем Востоке России это касается прежде всего ольхи (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts.), каменной березы (*Betula lanata* (Rgl.) V. Vassil.), горной сосны (*Pinus pumila* Rgl.) и кустарниковой ольхи (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar)¹.

Их экологические особенности изучены достаточно подробно (Колесников, 1937; Васильев, 1941; Гроссет, 1959; Кабанов, 1972; Моложников, 1975; Меженный, 1976; Мазуренко и Москалюк, 1991; Хоментовский, 1995; Цамшин, 1999 и др.). Однако исследования ценологической структуры северных лесов привели к открытию этих видов ранее неизвестных биоморфологических адаптаций. В данной статье я описываю эти новые адаптации и анализирую экологические условия и различия между этими видами, позволяющие им оптимизировать свои взаимоотношения и избежать конкуренции при совместном произрастании.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основная часть материала была собрана в северной части Охотоморья (реки Яна, Челомджа и бассейны рек Дукча), Верхняя Колыма (бассейны рек Бунда и Сибит-Тиеллах), а также на

Чукотский полуостров (бассейн реки Большой Кебервеем).

Северное Приохотье — самая лесистая часть Магаданской области. По климатическому районированию (Клуквин, 1970) оно относится к зоне тундрового и лесотундрового климата (в пределах лесной зоны). Это умеренно-континентальный климат с холодной, снежной и ветреной зимой, продолжительной и холодной весной, коротким, прохладным летом и теплой, безветренной осенью. Среднегодовые температуры воздуха в январе и июле составляют $-20,8$ и $12,8^{\circ}\text{C}$, суммы температур выше 5 и 10°C достигают соответственно 1200–1400 и 750–1010⁰, число дней с положительной температурой около 150, годовое количество осадков составляет в среднем 520–700 мм.

Более 60% этого количества приходится на теплый период, что свидетельствует о муссонном типе климата.

Основной участок исследований находился на юго-западном макросклоне Хайнско-Гряды (250–500 м надур. моря), образующей левую границу долины р. Дукча в ее среднем течении (30 км к северо-западу от Магадана). Известно, что в северных широтах наиболее благоприятные условия для исследований характерны для южных склонов, где сумма положительных температур на 400 – 600° выше, чем на северных склонах, и на 200 – 300° выше, чем в речных долинах (Хлыновская, 1982), а влагообеспеченность в 1,5–2 раза выше (до 700 мм в год), чем на склонах, защищенных от муссонных ветров.

Наиболее богатым видовым составом, включающим группу видов-эдификаторов, характеризуются лесные склоны. Макросклон, выбранный в качестве исследуемой территории, ранее был покрыт лишайно-каменноберезовыми лесами с подлеском из *P. pumila* или *D. fruticosa* (полезная обычная долина ручьев и пониженных изломах склонов), иногда с участием *Sorbus sam-*

¹ Латинские названия даны по монографии «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока», 1985–1996.

bucifolia Cham. и Шлехт. и бетиула миддендорфия Траутв. и Мей.

На сегодняшний день растительность на склоне радикально изменилась. Трансформировался под антропогенным воздействием. Его структура и степень развития определяются условиями влажностно-тепловыми, которые существенно различаются в зависимости от крутизны склона и микро рельефа. Ксероморфные участки с каменистыми почвами, выпуклой поверхностью и уклоном 30–40° имеют дискретное пирогенное растительное покрытие, образованный небольшими фрагментами подольцевых кедровых ценозов, чередующихся с минерализованными участками в которые *B. lanata* активно реперенрирует.

На ровных участках и понижениях с достаточным увлажнением и относительно плодородными почвами формируется сплошной растительный покров с древесным русом, состоящим из *B. lanata*, развивая за тот же период, что и в возвышенных областях. Небольшие фрагменты слабо нарушенного перестойного каменного обрезака с лиственницей и подлеском из *P. pumila* или *D. fruticosa* выживает только в долинах ручьев и на границах между крутой частью (вблизи водораздела) и относительно ровной частью склона. *Pinus pumila* и *D. fruticosa* являются сэдификаторами в этих насаждениях, наряду с каменной березой.

Чозения изучалась в поймах рек Яна, на реках Челомджа, Кава, Дукча и в районах истощенные россыпные месторождения Большого Кедрового долины.

Экологические особенности лесобразующих пород были изучены на постоянных и временных пробных площадях и во время маршрутных обследований. Таксономические и геоботанические описания пробных площадей выполнены с соответствия с методическими указаниями Сукачева и Зонна (1961). и Уткин (1974). В частности, полная флористическая состав и ценогическая структура растительности были проанализированы. Особое внимание уделено изучению экобиоморф видов-эдификаторов. 2. Описаны закономерности ветвления и побегообразования у растений разного возраста, произрастающих в разных условиях, а также изучены особенности корневой системы. Системы были выкопаны для анализа (в *P. pumila* и *D. fruticosa*). В ходе еженедельных фенологических наблюдений были выявлены отклонения в сезонном развитии отдельных органов у доминирующих и индикаторных видов были записаны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе эволюции все лесобразующие виды рассмотренные в данном исследовании приобрели специфические черты позволяющие им успешно расти в условиях Крайнего Севера. *Chosenia arbutifolia*, *B. lanata*, *P. pumila* и *D. fruticosa* имеют ряд особенностей. Обыкновенные: они светолюбивы, влажнелюбивы, относительно холодоустойчивы, индифферентны к плодородию почвы и не переносят засухи и переувлажнения. С другой стороны, они по-разному реагируют на одни и те же экологические факторы.

² Экобиоморфы — видовые жизненные формы, существующие в определенных экологических условиях и отличающиеся друг от друга биоморфологическими признаками (Жмылев и др., 2002).



Рис. 1. Неравномерное покрытие листьев в кроне дерева растущего на выпуклой поверхности южного склона.

Betula lanata и *P. pumila* имеют более строгие требования к влажности воздуха, тогда как *Ch. arbutifolia* и *D. fruticosa* более чувствительны к влажности почвы. Что касается чувствительности к переувлажнению, то они можно расположить в следующем ряду: *Ch. arbutifolia*, *D. fruticosa*, *B. lanata* и *P. pumila*. Бетиула ланата и *D. fruticosa* предпочитают более плодородные почвы, чем *Ch. fruticosa* и *P. pumila*. Их требования к свету также отличается, будучи экстенсивным в молодом возрасте у *Ch. arbutifolia*, в зрелом возрасте у *P. pumila*, и осевая с высотой на протяжении всей жизни у *B. lanata*; *D. fruticosa* менее теневынослива, чем *P. pumila*.

Betula lanata вместе с *P. pumila* образует верхний лесной пояс в южных районах Дальнего Востока. В Магаданской области произрастает на южных склонах и в речные долины. Этот вид более теплолюбив, чем *P. pumila*, и его ареал не простирается дальше Водораздела рек бассейна Охотского моря. Камень березовые леса являются основным компонентом, определяющим уникальный рисунок растительности в северной части моря Охотского (Хохряков, 1976; Шамшин, 1999).

Почки и побег *B. lanata* покрыты густым, и этот покров плотнее, чем у других каменных берез вида. Этот признак рассматривается как адаптация к холоду, в первую очередь из-за воздействия морозных ветров зимой.



Рис. 2. Средневозрастной бруснично-разнотравно-осокый каменноберезняк с осиной горной в балке.

(Васильев, 1941; Кабанов, 1972; и др.). Листовые пластинки и черешки, как правило, также опушены. Этот признак сильнее выражен в более суровых условиях реды.

Фенологические наблюдения на постоянных пробных площадях (1987–1990 гг.) выявили и другие особенности *B. lanata*. Установлено, что на двух соседних участках с возобновляющимися каменноберезняками среднего возраста произрастающими в средней части склона (320–380 м над ур. моря), фазы у этого вида не совпадали. В «сухом» зеленомошном брусничном каменноберезняке с кедровым тлаником в выпуклой части склона (быстрее прогреваемой весной) листья *B. lanata* были более густо покрыты пушком и раскрывались на 5–7 дней раньше, чем во «влажном» каменноберезняке бруснично-разнотравно-осок с кедровым тлаником, растущим в балке.

Кроме того, было обнаружено, что у некоторых деревьев *B. lanata* листья были полностью закрыты в нижней части кроны, но только начинали раскрываться в верхней ее части (рис. 1), причем разница между «фазой» у одного и того же дерева достигала одной недели. Такие деревья обычно произрастали в местах, где приземный слой воздуха оставался более теплым, а именно в микропонижениях или на участках, защищенных от северных ветров зарослями горной осины. Такая же пространственная закономерность была характерна для изменения окраски листьев осины (как у молодых, так и у взрослых деревьев).

Отличительным видовым признаком *B. lanata* является искривленность стеблей (Елагин, 1961; Кабанов, 1972 и др.). Специальные исследования адаптированных указывают множество факторов, которые могут быть ответственными за изгиб стеблей и ветвей. Следует отметить, что эти факторы могут различаться даже в пределах небольшой территории.

В травяном каменноберезовом лесу с кустарниковой ольхой, горной осиной и лиственницей, растущим в зоне разрыва склона (между крутой водораздельной его частью и относительно пологой верхней частью), у деревьев *B. lanata* нижние части стволов обычно искривлены к основанию склона. Это объясняется большим количеством снега (его глубина достигает 1,5–1,7 м), который сползает по склону во время потеплений и весенних оттепелей. В каменноберезовом лесу, растущем в балке, деревья не искривлены, так как глубина снега там не превышает 1 м, крутизна склона небольшая (рис. 2).

При относительно благоприятных условиях зимовки для деревьев *B. lanata*, растущих в плотных куртинах, их искривленные стволы, но их форма отличается от той, которая развивается под тяжестью ползающего снега. В самом крупном куртине (26 деревьев высотой 5,8–6,5 м и диаметром 8,0–11,9 см) влажного каменноберезняка стволы деревьев прямые у основания, но на высоте 1,0–1,3 м разделяются на два и более стволов, изгибающихся к периферии куртины. В данном случае искривление, по-видимому, обусловлено дефицитом света внутри куртины, где сомкнутой крона высокая и хорошо развит подрост осин горной.

Это согласуется с мнением Ермакова (1986), что каменная береза выносит длительное затенение, но как только в густом подлеске появляется просвет, ее побег немедленно меняет направление роста и вытягивается в сторону просвета, причем побег, получающий больше света, растет быстрее. В результате скелетные ветви приобретают искривленную форму.

В рельефных элементах микрорельефа, где тонкий почвенный покров сухой, причины изгиба стволов иные.



Рис. 3. Кустарниковая экобиоморфа *Betula lanata* в экстремальных условиях произрастания.

Сильные ветры сдувают снег с таких участков, оставляя молодые березы незащищенными от истирания снежными кристаллами, обморожения и солнечных ожогов, которые повреждают их кору над снежным настом. В результате ствол постепенно изгибается в нижней части и становится искривленным.

Крюков (1976) описал такой механизм искривления ствола у *Betula tortuosa* на севере Колыского полуострова. Он отмечает, что искривление ствола у этого вида наблюдается даже при незначительном удлинении условий произрастания. При значительном удлинении условий произрастания верхушечные почки или даже части побегов отмирают, что приводит к активизации многочисленных спящих почек у основания ствола и над ним. В данном исследовании тоже самое наблюдалось в сухом каменисто-березовом лесу: все молодые березы ветвились, и более половины старых деревьев имели два-четыре косых ствола, искривленных у основания (рис. 3). В долинах ручьев, балках и других местах, защищенных от ветра и достаточно обеспеченных влагой, многоствольных деревьев не обнаружено.

Еще одна биологическая особенность, свидетельствующая об очень высокой экологической пластичности *B. lanata*, выявлена в перестойном травяном каменисто-березовом лесу с горной сосной (рис. 4). Небольшой насажденный массив этого типа лесасохранился в верховьях долины ручья на высоте 450–480 м над уровнем моря. Старые березы имеют узловатые стволы и раскидистые кроны, самые нижние ветви которых располагаются на высоте 3–4 м, сразу над пологим горной сосны. У старого остарелого дерева ствол на высоте 3,5 м разделился на четыре дочерних ствола. В ходе наблюдения один из этих стволов сломался немногим выше развики и обнажил придаточный корень с разветвленными боковыми корешками, лежащими в гнилой древесине (рис. 5). Длина корня составляла 70 см, а его проксимальный диаметр – 5 см. Сломанный ствол не отделился от дерева, а его кроны (лежащая на земле) оставалась зеленой в течение нескольких лет.

Вполне возможно, что этот случай не является исключением и подобные корни образуются и в стволах других перестойных деревьев, снабжая их дополнительными питательными веществами из их собственной гниющей древесины и тем самым продлевая их жизнь.

Chosenia arbutifolia распространяется на север дальше других видов деревьев (до 72° с.ш.), но приурочена к зонам таликов в поймах рек. Проливные дожди, приводящие к наводнениям, обычны на Дальнем Востоке в летний сезон. Такие наводнения оказывают разрушительное воздействие на горные районы, приводя к размыву русел рек и образованию многочисленных песчаных и галечных кос и островов, которые являются идеальными экотопами для этого вида (Колесников, 1937; Хуан и Цао, 1987).

Чозения имеет мощную корневую систему, ксероморфный тип семенных листьев и первых настоящих листьев (рис. 6), розеточное расположение побегов (рис. 7), что обуславливает малое сопротивление потоку воды во время паводков. Эти приспособления к произрастанию на галечных пойменных участках проявляются, начиная с самых ранних стадий его онтогенеза. Когда проростки и молодые растения чозении прочно обосновываются в субстрате, они начинают выполнять свою репродуктивную функцию.

Растения в возрасте 4–5 лет принимают кустарниковую форму жизни и активно накапливают вокруг себя аллювиальный материал. По мере формирования плодородного слоя почвы и ухаживания от воздействия паводков прирост растений резко увеличивается до 1,5 м в год. В возрасте 15–20 лет чозения — типичный мезофит с полосками отслаивающейся коры, пурпурно-розовым налетом на плетевидных побегах и темно-пурпурно-красной окраской главных побегов. Эти морфологические признаки и обуславливают защищенность камбиальных тканей стебля и молодых побегов (Шамурин, 1966; Сэвил, 1972), что обеспечивает высокую долговечность взрослых деревьев.

У растений *Chou-nia*, произрастающих на галечных отвалах в зоне



Рис. 4. Перестойный травянистый лес из каменной березы с горной сосной в долине ручья.

истощенные россыпные месторождения близ Билибино (Чукотский полуостров). В период летних дождей на этих отвалах экологические условия аналогичны условиям галечных пойм, и в период рассеивания семян здесь проявляются многочисленные всходы чозении. Большая часть всходов погибает, но отдельные выжившие особи в течение 10–12 лет развиваются в густооблиственные растения высотой в несколько метров. Многие из них представляют собой специфическую экобиоморфу в виде кубка (похожую на чаще видную кустарниковую жизненную форму) с четырьмя-пятью (реже шестью) стеблями, развивающимися из побегов замещения первых двух лет жизни. Как правило, в центре «кулака» располагается тонкий пенек — остаток отмершего первичного побега. В отличие от *B. lanata*, стебли которой поднимаются косую *Ch. Stebli* арбутифолии вначале plagiotропные (лежат на земле), а затем на растоянии 10–15 м от центра резко изгибаются и растут вертикально. По-видимому, plagiotропный рост чозении на стадии розеточной экобиоморфы является эволюционно заложенным признаком, который должен проявляться у любого растения, независимо от условий произрастания.

Единственным источником воды для растений чозении, произрастающих на отвалах, является конденсирующаяся атмосферная влага. Развитие нескольких равноценных стеблей обеспечивает оптимальное распределение ассимиляционных систем во влажных приземных слоях воздуха, тем самым снимая дефицит воды. Кроме того, по мере опадения защитного оскового налета с стеблей и побегов чозении на земное покрытие под кроной чернеет, и, следовательно, температура вблизи стебля на несколько градусов выше, чем на открытых участках (Папернов, Замощ 1983). Как развитие экобиоморфы в виде стакана, так и почернение поверхности почвы под кроной можно рассматривать как экологические адаптации чозении, направленные на оптимизацию условий тепло- и влагообеспеченности в местах ее обитания.

Pinus strobus — компонент подольского пояса растительности на северо-востоке. На севере произрастает на склонах гор и в долинах рек. В прибрежной зоне образует непроходимые заросли на склонах, обращенных к морю. В холодное время года растения закрываются



Рис. 5. Придаточный корень у основания кроны перезрелого дерева *Betula lanata*.

подснегом и избежать иссушающего и замораживающего воздействия зимних ветров.

В зависимости от условий окружающей среды деревья *P. pumila* могут иметь чашевидную, стелющуюся или кустарниковую форму жизни. Все эти экоморфы встречаются в районе иследования. В подольском поясе и на гряде этот вид растет отдельными чашевидными кустами или образует заросли. Растения имеют густые, компактные кроны.

густая хвоя. Возраст хвойной нагари составляет 4–5 лет, что на 1–2 года меньше, чем под пологом леса.

Pinus pumila плохо переносит даже небольшое затенение, а структура ее ценопопуляций в лесу резко отличается от таковой на открытых участках. В лесу она не образует зарослей и не плодоносит, а побеги с хвоей концентрируются в верхней трети кроны (побег в возрасте 6–7 лет также хвойный, хотя и редко).

Прирост побегов в длину незначительный, в несколько раз меньше, чем у растений, произрастающих на хорошо освещенных участках.

По мнению Хоментовского (1995), чашевидная жизненная форма растений *P. pumila* обеспечивает наиболее эффективное использование солнечной радиации, и они стремятся ее принять, когда это возможно. Мнения специалистов о происхождении этой формы расходятся. Некоторые авторы считают, что это происходит из-за одновременного прорастания кучи семян, запасенных кедровкой (Гроссет, 1959; Тихомиров, 1949; Котляров, 1973 и др.), или семян из одной и той же опавшей шишки (Стариков, 1958). Современным изограстающим побегам развиваются кусты разных форм, в том числе чашевидные кусты, состоящие из друг с другом основными стеблями. По данным Меженного (1976), побеговая система чашевидного кустарника формируется одной особью так как в пучке семян через 2–3 года остается только одно-два живых растения.

Нижние побеги сохранившегося растения начинают очень активно расти, давая начало скелетным ветвям будущего кустарника. На исследуемой территории чашевидные кусты формировались в основном после лесного пожара, начиная с 5–7-летнего возраста.

Экотон между лесом и гарью занимают единичные растения *P. pumila*, в лесу они



Рис. 6. (а) Сеянец и (б) двухлетнее растение *Chosenia arbutifolia*.



Рис. 7. Трех-летнее растение *Chosenia arbutifolia* розеточной экбиоморфы.

Сосредоточиваются в лучшем освещенных и сухих местобитаниях. Самые молодые особи имеют пятилетний возраст и высоту всего 0,32 м. Все растения высотой не выше 60 см имеют один или два осевых побега «кустарники» высотой от 60 см до 2 м имели три-четыре осевых побега, а более крупные кустарники (выше 2 м) имели 5–10 или, в некоторых случаях, даже 14–17 осевых побегов. Эти побеги растут наклонно; их основания лежат на земле и постепенно покрываются подстилкой и обрастанием мхом. Если осевое кустарника иногда осыпается голым (по неизвестным причинам), становится очевидным, что растение представляет собой кустарниковое дерево, и его форма напоминает бокал, а не чашу (рис. 8).

В лесных ценозах с постепенным смыканием крон более 0,7 у *P. pumila* преобладает стелющаяся жизненная форма. Главная скелетная ось (стебель) плагитропная, от нее в местах контакта с почвой отходят придаточные корни. Скелетные побеги растут ортотропно и достигают высоты 2,5 м. Поскольку стебель полностью покрыт подстилкой и наземной растительностью создается впечатление, что каждый побег представляет собой отдельное растение. Местами стебли разных растений лежат так близко друг к другу, что их основания недосутупны, а побеги образуют густую заросль, несмотря на низкую плотность их вои.

Известно, что аномально высокие температуры в летне-осенний период приводят к нарушению сезонного цикла многолетних растений, включая распускание вторичных листьев, цветение и начало роста побегов. Многие кустарники семейства вересковых на Крайнем Севере растут несколькими приростами за сезон. Ускоряющее прохождение фазы роста матрируется как компонент адаптивной стратегии, позволяющей растениям вовремя завершать цикл развития в экстремальных условиях (Мазуренко, 1986).

Включение вторичных фаз роста в цикл развития происходит у *P. pumila*, особенно

в основном у растений, произрастающих на южных склонах. Величина вторичного прироста различается в зависимости от условий в экосистемах. Вислеледующий период она в среднем составляла 1,0 см на участках с выпуклой поверхностью достигала 2,0 см в овраге.

В период с 1985 по 1990 год вторичный рост побегов текущего года (ауксисбастов) был наиболее активным в 1988 году. Летом того года было теплым и сухим, с



Рис. 8. Растение *Pinus pumila* необычной бокаловидной или кустарниковой формы роста дерева.



Рис. 9. Стебли *Duschekia fruticosa* изогнуты в направлении с ползания с него по склону.

необычно высокие температуры в конце сезона. В сухом каменисто-березовом лесу у *P. rumila* к концу первой декады июля прекращается рост ауксильных, сменяется ускоренным ростом хвой, образованием верхушечных почек и одревеснением побегов. К концу июля хвоя достигает своей окончательной длины (6,0–6,5 см), и растения окончательно сбрасывают покровные чешуи, защищающие развивающуюся хвою от чрезмерного нагревания или охлаждения. Эти чешуи позволяют *P. rumila* выдерживать поздние заморозки, с лучшими условиями на юге Магаданской области даже в конце июня (тогда как лиственничная после таких заморозков теряет всю хвою). Новая хвоя у *P. rumila* начинает расти в середине июня, и ее пучки остаются обернутыми покровными чешуями в течение двух-трех недель.

В начале августа после одревеснения тканей у наиболее развитых кустов наблюдалось удлинение зимующих почек. Вторичный верхушечный прирост осевых побегов в августе составлял 1,0–1,2 см, к середине сентября достигал 2,0 см, составляя в среднем 1,0–1,5 см.

Сезонное развитие ценопопуляции *P. rumila* во влажном каменисто-березовом лесу происходило по той же схеме, но на тушение каждой фазы задерживалось на несколько дней из-за более позднего оттаивания снега.

и более низкие температуры. Тем не менее, прирост вторичных побегов в среднем составил 2 см в конце августа и стал на 1,5 см больше к началу сентября. У одного куста общий прирост достиг 4 см. Этот куст рос на открытой ровной площадке в 2 м к западу от группы берез (которые защищали его от ветра) и к югу от небольшой скалы, которая служила экраном, отражающим солнечное тепло. Обильный рост осики (*Carex pallida* CA Mey. и *C. vanheurckii* Muell. Arg.) и высоких трав вокруг этого куста свидетельствовал об оптимальном увлажнении почвы.

В перестойном каменисто-березовом лесу, произрастающем в верхних долинах ручья, за весь период наблюдений не отмечено вторичного прироста *P. rumila*. Вероятное объяснение заключается в том, что устойчивый подлесок *P. rumila* в этом типе леса сильно затенен кронами деревьев и выделяет угнетенным.

Растительные ткани, сформированные осенью обычно не успевают «озреть» и отмирают с наступлением зимы, как в случае *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. (Мазуренко, 1986). Виследованных лесах вторичные ауксильные у *P. rumila* к зиме 1988/1989 г. еще не одревеснели, но они успешно перезимовали и начали расти с ледяной весной. Неожиданно граница между частями побегов, сформированными осенью и весной, оказалась не обнаружимой: не было ложного одиночного кольца или перетяжки, позволяющей дифференцировать первичные и вторичные приросты. На ледяной год такие побеги и перезимовали таким же образом.

К сожалению, продолжить наблюдения за ростом и развитием вторичных побегов у *P. rumila* не удалось, однако имеющиеся данные дают основание рассматривать описанное явление как еще одну адаптацию этого вида к суровым условиям мест обитания.

Duschekia fruticosa, наряду с другими спутствующими *B. lanata* растениями, является одним из осевых диэнотических видов дальневосточной флористического комплекса Северного Приохотья. Входит в состав подлеска лиственнично-каменисто-березовых лесов на южных склонах гор. На побережье Охотского моря этот вид образует густые и высокие заросли в подольцовом поясе и на склонах, обращенных к морю подобно *P. rumila*. Специфика строения и сочетания элементов *P. rumila* и *D. fruticosa* дали основание выделить их в особый тип растительности, названный степными лесами (Сочава, 1956; Колесников, 1961).

Оба вида теплолюбивы и светолучивы, но *D. fruticosa* предъявляет высокие требования к влажности и плодородию почвы. Поэтому эти виды, произрастающие в одном ценозе, обособляются друг от друга в разных микробиотопах и образуют отдельные ценоотические элементы. *Duschekia fruticosa* предпочитает ровные участки и понижения с периодическим увлажнением и плодородными почвами, тогда как *P. rumila* приурочена к микроповышениям. Их специфическое распространение на склонах с расположением растений узкими полосами и «языками» (характерно прежде всего для *P. rumila*) определяется распределением микроповышений и микропонижений, простирающихся вниз,

вдоль потоков поверхностного стока и отражающих характер этих потоков.

Визуальный осмотр больших групп (скоплений) *D. fruticosa* может создать ложное впечатление, что этот вид селится на микровышениях. Однако, как следует из результатов раскопок в таком скоплении в травянисто-кустарниковой ольхово-горный каменноберезовый лес с лиственницей, произрастающий в подольцовом поясе, микровышений, образованных отмершими базальными частями стеблей *D. fruticosa*, которые постепенно разлагаются, и оказываются погребенными под растительным опадом, аллювием и склонами ольмов густоши, в конечном итоге зарастают мхами и теневыносливыми травами. Биоморфа *D. fruticosa* в классах похорона просертую биоморфу *P. pumila*, но живая плагиотропная часть стебля несколько раз короче, чем в последнем. Место укоренения и истинный возраст отдельного растения *D. fruticosa* невозможно определить даже путем самых тщательных раскопок. Также трудно определить являющаяся ли данная кластерклоном с разделенными стеблями (ветви) или группами, чьи кроны и системы побегов слились с возрастом.

По сравнению с *P. pumila*, *D. fruticosa* менее устойчива к произрастанию совместно с другими лесобразующими породами. Редко встречается в густых зарослях каменной березы и Ольхово-кустарниковая, и растения, произрастающие там, развиты слабо. Случаев внедрения *D. fruticosa* в пределах были зарегистрированы просветы в зарослях *P. pumila*, хотя молодые и относительно небольшие кустарники *P. pumila* растут в просветах в зарослях растений *D. fruticosa* или под периферийными частями их кронок. Более того, кроны этих двух видов едва с опираются даже в тех местах, где они образуют сплошной подлесок. *Duschekia fruticosa* может встречаться в подкроновая зона около лиственничных деревьев (на периферии), но рост его зарослей возможен только под высокими кронами старых берез.

Изгибленность стеблей у *D. fruticosa* проявляется еще в большей степени, чему *B. lanata*, растущей в том же ценозе: все стебли наклонены к основанию наклон и сильно изогнуты в нижнем сегменте (рис. 9).

ВЫВОДЫ

Результаты этого исследования представляют новые доказательства высшая экологическая пластичность лесобразующих пород *Betula lanata*, *Chosenia arbutifolia*, *Pinus pumila* и *Duschekia fruticosa* в экстремальных условиях выращивания и для их эффективной адаптации к окружающей среде меняются в любом возрасте.

Наиболее примечательными адаптациями являются следующие:

- (1) развитие чащевидной кустарниковой экобиоморфы у молодых растений *Ch. arbutifolia* и *B. lanata*;
- (2) развитие придаточных побегов у оснований скелетных ветвей и их рост внутригигантского ствола древесина перезрелых деревьев *B. lanata*;

(3) неравномерное раскрытие листьев весной и изменение цвет листьев осенью на разных уровнях одного и того же дерева кроны у *B. lanata*;

(4) отсутствие повреждений вторичных побегов заморозками приражений и сужений, разграничивающих зоны вторичный (осенний) рост и поледующая весна рост побегов у *P. pumila*; и

(5) наличие различных форм искривления стебля, обусловленных влиянием различных факторов. Деревья *B. lanata*, растущие на том же макросклоне и даже в одной и той же экосистеме.

Сходство адаптаций к ограничивающему фактору в былые выявлены различные виды:

в условиях острог дефицита влаги и интенсивная инсоляция мест обитаний, все четыре вида принимают чащевидный кустарниковый экобиоморф или экобиоморф в форме такана, механизм образования которого не зависит от вида растения;

при условии достаточного увлажнения и при дефиците света *P. pumila* и *D. fruticosa* характеризуются одинаковой просертой экобиоморфой с плагиотропным стеблем-ветвью и ортотропными боковыми побегами. простирающийся от него.

В сложных ценозах различные лесобразующие виды обособляются в определенных микробиотопах, которые обеспечивают условия, отвечающие их специфическим экологическим особенностям и требованиям. Это особенно заметно в случаях *P. pumila* и *D. fruticosa*.

С СЫЛКИ

Елагин И.Н., В камчатских камчатно-березовых лесах, Природа, 1961, № 1, с. 106–108.

Ермаков В.И. Механизмы адаптации берез к условиям Севера (Механизмы адаптации к условиям Севера в березе. Ленинград: Наука, 1986.

Гроссет, GE, Маунтин Пайн, Бюлл. Моск. О-ва Исслед. Прир., Отдел биол., 1959, т. 20, вып. 12.

Хуан Пу-Хуа и Цяо Чжун-Вэнь, редкие и ценные *Chosenia arbutifolia* Деревья, Г. Северо-Восточный лес. Ун-т., 1987, т. 15, № 1, с. 1–6.

Кабанов Н.Е. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. Березовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. Аспекты. М.: Наука, 1972.

Хлыновская Н.И. Агроклиматические основы селскохозяйственного производства Севера. Л.: Гидрометеосиздат, 1982.

Хохряков А.П. Материалы по флоре Южного Магадана. Область, в составе Флора и растительность Магаданской области (Флора и растительность Магаданской области), Владивосток: ДВНЦ Акад. Наук СССР, 1976, с. 3–36.

Хоментовский П.А. Экология кедрового ствола (*Pinus pumila* (Палл.) Регель) на Камчатке (общий обзор) (The Экология горной сосны (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) в Камчатка: Общий обзор), Владивосток: Дальнаука, 1995 г. год.

Клюкин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101–132.

Колесников, Б. П., Чозения (*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.) и ее ценозы на Дальнем Востоке (*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom. и ее ценозы на Дальнем Востоке), М., 1937.

Колесников Б.П. Растительность // Дальний Восток. М., 1961. С. 183–245.

Котляров И. И. Заросли горной сосны на Охотском побережье // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР: Мат-лы В Всесоюз. симпозиума. (Магадан, 1973. С. 208–214).

Крючков В. В. О факторах, способствующих развитию кустарниковых форм деревьев в Субарктике // Вестн. Моск. Univ., Ser. 4: Geol., 1968, № 3, стр. 70–80.

Крючков В.В. Чуткая субарктика. М.: Наука, 1976.

Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986.

Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. Особенности экологии *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. (Sali-caseae) // Экология. 1991. № 2. С. 13–21.

Меженный А.А. Некоторые черты морфогенеза и экологии хвойных деревьев и их распространение 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.

Папернов И.М., Замощ М.М. Геофизические особенности адаптации пионерной древесной растительности в нарушенных условиях.

Земли Северо-Восточных регионов, Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X Всесоюз. симпозиума. (Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюзного симпозиума). Магадан, 1983. С. 292–293.

Сэвил, ДВО. Адаптация растений к Арктике, Институт исследований растений. Моногр., вып. 6, Оттава, 1972 г. од.

Шамшин В.А. Каменноберезовые леса Камчатки: биология, экология, строение древесного. М.: ГЕОС, 1999.

Шамурин В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения тундровых растительных сообществ Северной Якутии // Приспоблиение растений Арктики к условиям среды. М.: Наука, 1966. С. 5–125.

Сочава В.Б. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. М.: 1956. Т. 1. С. 132–216.

Стариков Г. Ф., Леса Магаданской области. Магадан: Магадан. Книжн. Изд., 1958.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Акад. Наук СССР, 1961.

Тихомиров Б.А., Кедровый стланик, его биология и использование. М.: Акад. Наук СССР, 1949 г.

Уткин А.И. Исследования полесным биогеоценозам // Программа и методика биогеоэкологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 281–317.

Васильев В. Н. Береза каменная (*Betula ermani* Cham. sl): Экология и ценология, Бот. Ж., 1941, вып. 26, нет. 2–3, стр. 172–208.

Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.В., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М.: Моск. Гос. ун-т, 2002.