

ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ДИНАМИКА
ПОДГОЛЬЦОВЫХ ЕЛЬНИКОВ ХРЕБТА ТУКУРИНГРА

Д. А. ПЕТЕЛИН

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Темнохвойные леса с господством в древостое *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.¹ представляют собой одну из основных и наиболее ценных лесных формаций советского Дальнего Востока. В. Л. Комаров в своих работах «Типы растительности Южно-Уссурийского края» (1917), «Краткий очерк растительности Сибири» (1922), «Ботанический очерк Камчатки» (1940) уделил этим лесам большое внимание. Он неоднократно подчеркивал, что область распространения лесов с господством ели аянской определяет границы Охотской естественно-географической области (Комаров, 1897), а ель аянскую считал характерным деревом всей Тихоокеанской флористической провинции (Комаров, 1924).

На хр. Тукурингра, где проводились наши исследования, ель аянская приближается к северо-западному пределу своего ареала. Этот район издавна привлекал внимание ботаников, в том числе и В. Л. Комарова, который в 1933 г. посетил г. Зей и примыкающие отроги Тукурингры. В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР хранится собранный им в районе «Зейских ворот» гербарий, однако в публикациях В. Л. Комарова это путешествие не отражено.

Большая часть темнохвойных лесов советского Дальнего Востока сосредоточена в Хабаровском крае, где находится около 70% дальневосточных и 20% общесоюзных запасов ели и пихты (Цымек и др., 1969). В Амурской обл. ель аянская достигает западного предела своего ареала (Кабанов, 1977; Манько и др., 1977; Бобров, 1978; и др.), определяя тем самым западную границу распространения комплекса видов охотской тайги, максимально проникающих на запад по цепи хребтов Джагды—Соктахан—Тукурингра—Янкан и по Становому хребту (Кува-

¹ Латинские названия сосудистых растений, мхов и лишайников здесь и далее приводятся по книге «Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область)» (1981).

ев, 1964). Несмотря на ограниченность площади под ельниками и елово-пихтовыми лесами в Амурской обл. — по Ю. П. Зубову (1969) 280 тыс. га, или 1,5% всего лесного фонда, — эти леса играют в горных районах важную почвозащитную и водоохранную роль. Типичные дальневосточные елово-пихтовые леса встречаются лишь на востоке области, тогда как при продвижении на запад пихта белокорая из состава древостоя выпадает, и уже на хр. Тукурингра представлены лишь чистые ельники, недостаточно изученные геоботаниками.

По классификации В. А. Розенберга (1963), ельники Тукурингры можно отнести к северотаянским лесам, для которых характерны бедный флористический состав, упрощенная структура, сильно развитой моховой ярус, монодоминантные древостой и слабая устойчивость к пожарам. В пределах формации они принадлежат к субформации амурских обедненных темнохвойных лесов (Сочава, 1944).

Традиционно различают три геоморфологических комплекса темнохвойных лесов — долинные, горные и высокогорные, называемые также подгольцовыми, или субальпийскими. Характеристике подгольцовых ельников хр. Тукурингра и посвящена наша работа.

Следует отметить, что ни одно из названий, предлагаемых авторами для обозначения темнохвойных лесов, служащих объектом нашего исследования, нельзя признать удачным.

Термин «высокогорные» употребляется в ботанической литературе, как правило, для объектов (флор, видов, сообществ и т. д.), расположенных выше верхней границы леса; кроме того, как указывают А. А. Цыпек с соавторами (1969, с. 603), принадлежность ельников к этой группе определяется не столько «гипсометрическими признаками»², сколько «характерной совокупностью видового состава растительности, свойственной высокогорному (альпийскому) поясу»³, а также участием их в формировании верхней границы леса. Хотя последний признак позволяет квалифицировать ельники Тукурингры как высокогорные, но проникновение под их полог светолюбивых горнотундровых видов нами не отмечалось. Следовательно, термин «высокогорные» является слишком емким в применении его к изучаемым темнохвойным лесам.

Термин «субальпийские» подразумевает наличие альпийских сообществ, включающих горно-луговые ландшафты, поэтому его нельзя использовать для обозначения комплекса темнохвойных лесов.

² В Хабаровском крае, например, «высокогорные» темнохвойные леса встречаются порой на высоте 200—250 м над ур. моря (Цыпек и др., 1969), т. е., по сути дела, в нижней части горных массивов и даже в предгорьях.

³ В цитируемой работе для травяно-кустарничкового яруса типичных высокогорных ельников указываются елейник Лангедорфа, брусника, таежные мелкотравье и не указываются ни одного горнотундрового вида.

Термин «подгольцовые» также не вполне корректен, поскольку в географической литературе «гольцы» понимаются как в широком — совокупность безлесных пространств выше верхней границы леса (Нюгина, 1964; и др.), — так и в узком смысле — оголенные скалистые вершины, расположенные выше высотной границы распространения сообществ сосудистых растений (Геологический словарь, 1978; и др.). Последнему, более строгому определению высокогорья Тукурингры не соответствуют, но все же мы употребляем термин подгольцовые ельники как наименее спорный.

Краткие сведения о природных условиях. Хр. Тукурингра расположен на севере Амурской обл. и представляет собой вытянутый в широтном направлении примерно на 300 км средневысотный хребет, идущий почти параллельно Становому хребту и отделенный от него Верхнезейской равниной. В рельефе хребта сочетаются глубокие долины (прежде всего крупных рек Зей и Гилуй), крутые склоны и выровненные поверхности водоразделов, представляющие собой остатки древней поверхности денудационного выравнивания, поднятой на разные высотные уровни новейшим орогенезом (Готванский, 1968). Горный рельеф создает большое разнообразие местообитаний и в сочетании с климатическими факторами обуславливает поясное распределение растительности.

Климат хребта умеренно холодный, влажный, континентальный, с муссонными чертами. Зима ясная, морозная, с незначительным количеством осадков и небольшим снежным покровом. Погода зимой определяется Сибирским антициклоном, в связи с чем преобладают северо-западные ветры. Весна и осень обычно сухие и ветреные; весна — наиболее пожароопасный период в лесах региона. Лето умеренно жаркое, с большой облачностью и значительным количеством осадков (за июнь—сентябрь выпадает в среднем 75% годовой нормы). Последнее обусловлено преобладанием в летнее время юго-восточных муссонов.

Ход среднемесячных температур и сумм осадков отражен на климатодиаграмме (рис. 1), составленной по материалам «Справочника по климату СССР» (1966, 1967, 1968, 1970). Надо отметить, что пояс подгольцовых ельников находится выше метеостанции Пикан почти на 1000 м, т. е. температуры в исследованных ценозах на 5—6° ниже наблюдаемых в Пикане. Кроме того, пояс темнохвойных лесов Тукурингры характеризуется максимальными для всей вертикальной колонки воздушных масс годовыми суммами осадков (Луговой, 1970; Шапиро, 1981б).

Восточная часть хребта относится к районам с умеренной относительной влажностью воздуха, слабо меняющейся в течение года и составляющей в среднем 69%; в подгольцовых ельниках относительная влажность существенно выше, о чем сви-

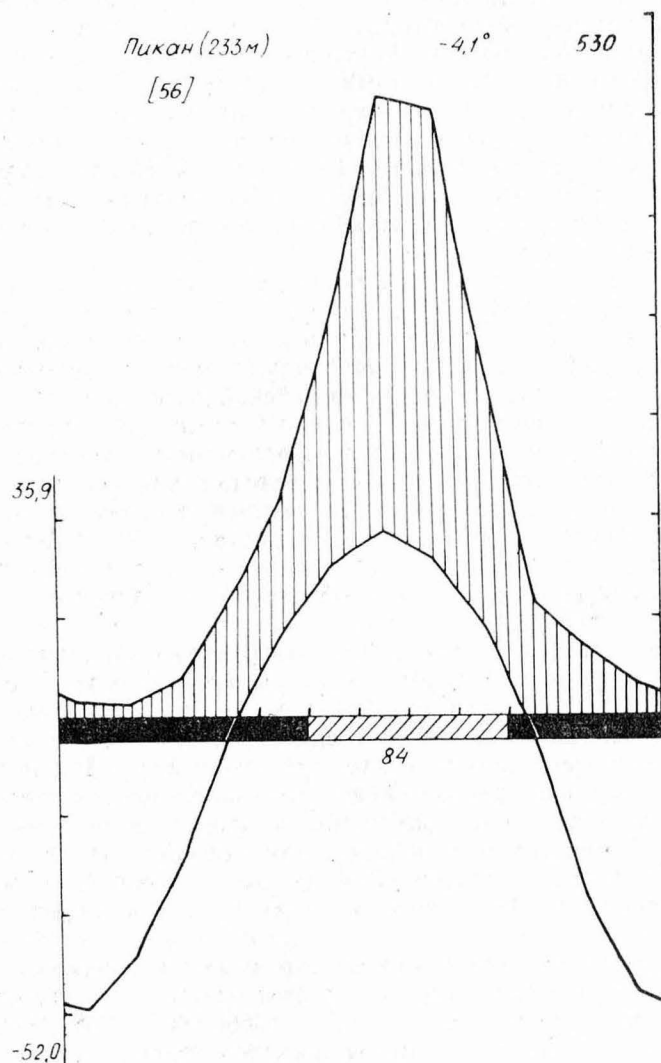


Рис. 1. Климатодиаграмма для расположенной близ г. Зея метеостанции Пикан. Условные обозначения, по Г. Вальтеру (1968)

детельствует мощное современное оторфованное почвенного покрова.

Тукурингра находится на южной границе области многолетней мерзлоты. В верхних поясах хребта кровля многолетнемерзлых пород залегает повсеместно на глубине от 4 до 6 м. В теплый период года (с июля—августа по сентябрь—октябрь) тол-

ща обломочных пород, залегающая над мерзлотой, протаивает на прямых и выпуклых склонах южной экспозиции и остается в мерзлом состоянии (с глубины 0,3—0,5 м) на склонах северной экспозиции в переувлажненных ложбинах и на пологих участках склонов. В этих позициях мерзлота играет роль водупора, что ведет к переувлажнению почв.

В почвенном покрове хр. Тукурингра хорошо выражена поясность, причем в каждом почвенном поясе на каждом из макросклонов выделяются два контрастных по своему водному режиму ряда почв — мезо- и гидроморфный; мезоморфные позиции в подгольцовых ельниках в большинстве случаев занимают торфянисто-щебнистые, а гидроморфные — мерзлотно-торфянистые почвы (Шапиро, 1981а, б).

Растительность восточной части хребта представляет собой горнотундрово-бореальный комплекс, ведущая роль в котором принадлежит лесам; здесь выделяются пять высотных поясов: дубово-черноберезовых лесов на призейских склонах — до 500 м над ур. моря, светлохвойной тайги — до 900—1100 м, подгольцовых ельников — (900)1000—1200(1350) м, кедрового стланика — (1100)1200—1350(1400) м и горнотундровый — выше 1200—1300 м над ур. моря. Такой тип поясности, называемый в ряде работ океаническим (Грибова, 1961, 1969; Куваев, 1964), определяется действием летнего тихоокеанского муссона, в силу чего по растительному покрову хребет стоит значительно ближе к дальневосточным горным системам (Бурейнский хребет, Северный Сихотэ-Алинь и др.), чем к забайкальским горным поднятиям (Сочава, 1957).

Размещение подгольцовых ельников. При характеристике пояса темнохвойных лесов Тукурингры прежде всего надо остановиться на степени выраженности этого пояса. При аэровизуальном наблюдении и при осмотре склона через долину реки подгольцовые леса с елью аянской в верхнем ярусе древостоя хорошо выделяются на склоне и резко отличаются по своему облику от окружающих фитоценозов. Монодоминантность и высокая степень сомкнутости крон в древостоях на участках максимального развития этих лесов ведет к упрощению их структуры, обеднению видового состава и развитию мощного покрова из зеленых, реже сфагновых мхов. Это контрастирует с лучше развитым подлеском, большим общим проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса и большей ролью в нем вейника Лангсдорфа и осок при более слабом развитии мохового яруса в лиственничниках и каменноберезниках.

Однако при маршрутном обследовании лиственничников, особенно в верхней части пояса светлохвойной тайги, где из состава фитоценозов исчезают спирей, рододендрон даурский и долинные элементы, обращает на себя внимание большое число тонкомерных елей, не достигших еще по высоте верхних по-

Некоторые физико-географические и таксационные

№ пр. пл.	Высота над уровнем моря, м	Средняя крутизна склона, град	Экспозиция склона	Общая сумма площадей поперечных сечений, м ² /га	Запас древесины ели аянской, м ³ /га
Трансекта по					
161	1337	13,0	Ю	12,3	74
162	1322	11,0	Ю	38,8	258
163	1299	16,3	ЮЗ	27,7	128
164	1266	15,7	ЮЮЗ	47,1	268
165	1245	15,4	Ю	47,3	339
166	1213	14,2	ЮЮЗ	30,0	158
167	1196	10,4	ЮЮЗ	7,8	27
168	1177	21,8	Ю	40,0	233
169	1123	17,6	Ю	47,4	275
170	1100	20,0	Ю	31,9	99
171	1055	24,5	ЮЮВ	33,7	123
172	1017	23,6	Ю	22,7	47
173	975	25,5	Ю	33,6	66
174	931	22,4	ЮЮВ	27,5	51
175	899	17,2	Ю	35,6	40
176	872	13,9	Ю	28,9	9
177	851	7,5	ЮЗ	27,5	12
Отдельные подголь					
134	1030	26,9	ЮВ	53,4	340
135	1030	22,7	ЮЗ	46,4	279
136	1020	29,4	С	31,0	114
138	1210	25,0	ЮЗ	53,6	427
139	1260	19,0	ЮЮЗ	63,7	497
142	1240	23,4	ЮЗ	43,9	334
145	1225	21,5	ЮВ	63,2	503

логов древостоя и лишь в небольшой степени определяющих состав и структуру подчиненных ярусов, но уже играющих заметную роль в сложении древостоя. Эта особенность лиственных лесов Тукурингры отмечалась В. Б. Сочавой (1957), а затем и другими учеными. При этом в подросте ель существенно преобладает над лиственными и другими породами. Важно отметить и то, что травяно-кустарничковый и моховой ярусы подгольцовых ельников и расположенных ниже лиственничников различаются прежде всего степенью своего развития, в то время как состав их, представленный в основном типичными бореальными видами, имеет много общих черт.

Для определения характера изменений состава древостоя с высотой нами в 1982 г. через главный водораздел хребта у истоков р. Большая Эракингра была заложена в меридиональном направлении трансекта с расположенными в 50 м друг от друга пробными площадями размером 50×50 м, на которых

показатели отдельных лесных фитоценозов

Доля отдельных пород в сложении древостоя, % по сумме площадей поперечных сечений						
Ель аянская	Береза шерстистая	Лиственница	Осина Давида	Береза плосколистная	Рябина сибирская	Ива тагайская
южному склону						
22,6	77,1	—	—	—	0,3	—
85,8	14,1	—	—	—	0,2	—
61,5	38,2	0,1	—	—	0,2	—
74,6	25,3	—	—	—	0,1	—
89,1	8,0	—	—	—	0,5	2,3
67,0	28,8	0,0	—	—	1,4	2,7
54,7	37,4	7,9	—	—	—	—
74,4	19,3	5,2	—	—	0,2	0,9
74,7	16,7	8,1	—	0,3	—	0,2
45,7	23,4	27,6	0,3	2,5	—	0,5
54,7	28,8	12,3	1,5	1,7	0,1	0,9
31,2	48,5	13,1	3,0	1,3	—	2,9
32,4	16,5	28,0	20,3	2,0	—	0,8
28,2	13,1	23,2	25,5	9,5	—	0,5
17,6	1,1	44,6	34,2	2,4	—	—
6,3	2,3	44,2	42,6	4,6	—	—
7,1	3,5	43,2	36,0	10,1	—	—
цовые ельнички						
80,2	3,4	16,2	—	—	0,2	—
78,9	1,4	19,8	—	—	—	—
55,2	14,1	30,6	—	—	0,1	—
95,1	0,4	—	—	—	4,4	—
99,7	—	—	—	—	0,3	—
99,0	0,9	—	—	—	0,1	—
99,0	—	—	—	—	1,0	—

проводилась перечислительная таксация древостоя. Проводящиеся в течение ряда лет (работа в Зейском заповеднике ведется с 1977 г.) маршрутные наблюдения позволяют считать склоны, где проходит трансекта, достаточно типичными для района исследований. На южном склоне длина трансекты составила 2 км, а перепад высот 540 м (850—1390 м над ур. моря). Три верхние пробные площади располагались в горно-тундровом поясе, одна — в кедровостланичнике, 17 остальных — в лесных поясах. Данные по лесным пробным площадям сведены в табл. 1 и 2.

Анализ этих таблиц позволяет заключить, что роль лиственницы и сопутствующих ей мелколиственных пород — березы плосколистной и осины Давида — с высотой заметно снижается до полного их исчезновения, а ели — возрастает. Вплоть до пояса мономинантных ельников возрастает и доля участия в древостое березы шерстистой, затем этой породы становится

Таблица 2

Распределение ели аянской по ступеням толщины
(в % от общего числа елей)
в отдельных лесных фитоценозах хр. Тукурингра

№ пр. пл.	Общее число елей	Ступени толщины										
		8	12	16	20	24	28	32	36	40	44	48
Трансекта по южному склону												
161	24	37,5	25,0	4,2	4,2	8,3	4,2	12,5	—	4,2	—	—
162	364	29,4	20,1	17,6	11,5	10,7	6,9	2,5	0,8	0,5	—	—
163	213	32,9	21,1	19,7	11,3	6,6	4,7	2,4	1,4	—	—	—
164	367	37,6	19,9	15,8	9,8	6,5	3,3	3,8	1,1	1,6	0,3	0,3
165	319	26,0	11,0	13,2	13,8	13,8	9,4	7,8	4,4	0,6	—	—
166	204	40,7	17,2	11,8	7,8	5,9	6,9	5,9	2,5	1,0	0,5	—
167	119	63,0	16,8	14,3	5,0	0,8	—	—	—	—	—	—
168	289	23,9	18,3	15,9	20,4	10,7	6,6	2,1	1,4	0,7	—	—
169	357	25,5	22,4	15,4	14,6	8,1	9,8	3,1	1,1	—	—	—
170	348	54,6	27,0	9,8	6,0	2,3	0,3	—	—	—	—	—
171	403	56,8	24,3	9,4	4,5	3,0	1,0	0,5	—	0,5	—	—
172	157	52,9	25,5	14,0	3,8	1,9	1,3	0,6	—	—	—	—
173	298	56,7	28,9	11,1	2,3	1,0	—	—	—	—	—	—
174	165	42,4	34,5	15,8	5,5	1,2	0,6	—	—	—	—	—
175	153	48,4	30,7	15,0	5,2	0,7	—	—	—	—	—	—
176	72	76,4	20,8	2,8	—	—	—	—	—	—	—	—
177	54	55,6	31,5	9,3	3,7	—	—	—	—	—	—	—
Отдельные подгольцовые ельники												
134	389	20,8	18,3	18,3	12,6	14,9	10,8	3,6	0,5	—	—	—
135	294	17,3	17,3	17,3	19,4	10,2	8,8	6,1	2,7	0,3	—	0,3
136	371	49,9	27,2	13,2	6,2	2,4	1,1	—	—	—	—	—
138	248	16,1	17,3	16,5	16,9	12,1	12,5	5,6	1,6	0,8	0,4	—
139	613	11,4	21,7	24,8	22,3	10,9	6,2	1,6	0,7	0,3	—	—
142	497	32,4	22,5	15,5	11,3	7,4	5,6	3,2	1,4	0,6	—	—
145	147	19,7	4,1	9,5	12,2	25,9	11,5	9,5	4,1	0,7	2,0	0,7

меньше, а у верхней границы леса процент ее в древостое снова резко возрастает. Таким образом, максимальную роль эта береза играет в ценозах, переходных между поясами, где образуются смешанные елово-каменноберезовые леса с характерным двухъярусным древостоем, в которые по верхней границе леса могут внедряться кедровый стланик, а вдоль нижней границы пояса темнохвойных лесов — лиственница и мелколиственные породы. По сумме площадей поперечного сечения ель аянская преобладает на некоторых участках и в поясе светлохвойной тайги (пробные площади 173, 174) там, где в верхнем пологе древостоя еще господствуют лиственница и осина; преобладание ели в этом случае почти незаметно, если рассматривать лес с самолета или с противоположного склона. Налицо, таким образом, постепенное возрастание роли ели в древостое при переходе от пояса лиственничников к поясу ельников, выраженность же границы между поясами обусловлена в пер-

вую очередь резким уменьшением участия в древостое лиственницы, осины и березы плосколистной.

Существенные изменения с высотой претерпевает и возрастная структура древостоев ели аянской (табл. 2): если до 1200 м подавляющее большинство елей относится к ступеням толщины 8 и 12, то с высотой увеличивается процент более крупных и, следовательно, более старых деревьев, а в мономерных древостоях максимумы нередко приходится на ступени толщины 16—24. Наконец, в каменноберезниках у верхней границы леса в древостоях ели аянской вновь возрастает доля тонкомера. Сходную картину зависимости распределения по ступеням толщины можно наблюдать и у березы каменной, а число стволов в различных ступенях толщины лиственницы, березы плосколистной и осины варьирует значительно слабее (рис. 2). Все это свидетельствует о том, что в настоящее время на хр. Тукурингра идет активный процесс внедрения ели аянской и в меньшей степени березы каменной в лиственничные и мелколиственные леса пояса светлохвойной тайги и ели аянской в каменноберезники у верхней границы леса. В мономерных же ельниках на высоте 1000—1300 м, которые представляют собой климаксовые в данных условиях сообщества, тонкомер присутствует лишь в «окнах».

Наблюдаемое размещение ели аянской на южных склонах определяется прежде всего климатическими и пирогенными факторами. Как видно из приведенной на рис. 1 климатограммы, сентябрь еще захватывается летним юго-восточным муссоном и количество осадков в этом месяце еще достаточно велико (в среднем 71 мм). Нескольких градусов перепада температур между поясом подгольцовых ельников и нижележащими поясами растительности оказывается достаточно для того, чтобы осадки в подгольцовом поясе уже с конца августа—начала сентября начинали выпадать в виде снега (именно в сентябре на хр. Тукурингра имеет место переход среднесуточных температур от положительных к отрицательным). Высокая сомкнутость крон в ельниках способствует сохранению снега и в солнечные дни. В результате уже к середине—концу сентября в подгольцовых темнохвойных лесах формируется устойчивый снежный покров, мощность которого, по нашим наблюдениям (18.IX 1978 г.; 27.IX 1979 г.; 8—21.IX 1980 г.), достигает 40—50 см.

В долинах и на хорошо прогреваемых склонах под лиственничниками и мелколиственными лесами (листопад и опадение хвои лиственницы заканчиваются обычно к концу сентября) осадки в этот период ложатся в основном в виде дождя, а выпадающий по ночам снег днем, как правило, стает. Устойчивый снежный покров здесь образуется в середине—конце октября, а в окрестностях г. Зей (Пикан) — лишь в начале ноября, когда влияние летнего муссона прекращается.

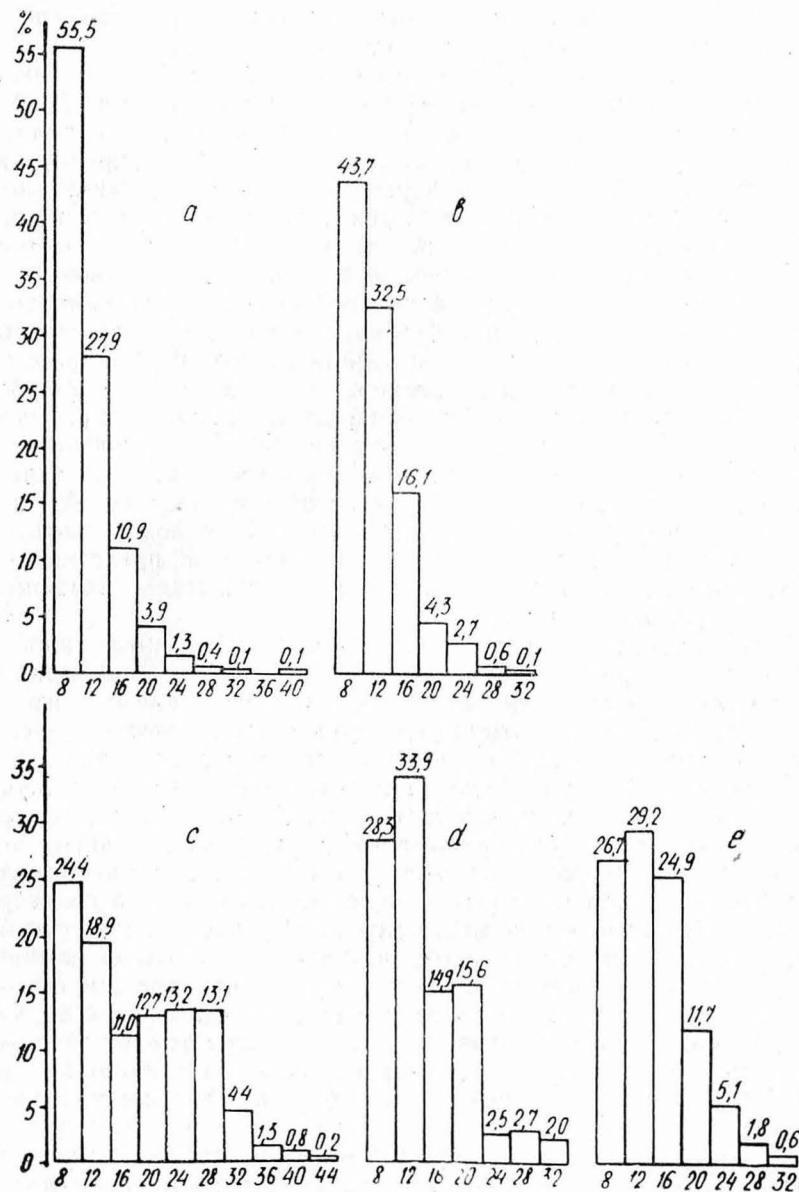


Рис. 2. Распределение различных пород по ступеням толщины (%) в фитоценозах нижней части трансекты (850—1100 м над ур. моря). Средние данные по 8 пробным площадям: а — ель аянская, б — береза шерстистая, в — лиственница Гмеллина, г — береза плосколистная, е — осина Давида

Как уже отмечалось, в поясе темнохвойных лесов выпадает максимальное за год количество осадков; кроме того, господствующими в холодное время года северными ветрами сюда сдувается снег с открытых вершин и верхних пологих частей северных склонов Тукурингры. Все это приводит к тому, что зимой и весной мощность снежного покрова в подгольцовых ельниках в несколько раз превышает величину этого показателя для светлых хвойных лесов.

Мощный снежный покров, высокая степень сомкнутости крон и высотный градиент температур — основные причины того, что снег в подгольцовых темнохвойных лесах сходит на месяц — полтора позже, чем на остальной территории хребта, т. е. в середине — конце мая, а в отдельных депрессиях сохраняется до конца июня — начала июля.

Выше уже говорилось, что основная масса лесных пожаров, большую часть которых составляют низовые, приходится на Тукурингре именно на апрель — май, т. е. на период между сходом снежного покрова и началом летнего муссона. Известно, что ель аянская особенно в молодом возрасте не выдерживает даже слабого низового пожара, в то время как лиственница легко переносит пожары⁴. Весенние низовые пожары, быстро распространяющиеся в лиственничниках, белоберезниках и осинниках и уничтожающие там подрост ели, не могут проникнуть в подгольцовые ельники, где еще лежит снег. По-видимому, позднее разрушение снежного покрова следует считать одной из основных причин существования в подгольцовом поясе климатических темнохвойных лесов.

Такое заключение позволяет хорошо интерпретировать данные по нижней части трансекты (табл. 1, 2). Высокая степень участия в древостое осины и березы плосколистной свидетельствует о пирогенном характере сообществ, через которые проходит трансекта. Об этом же говорят и находки древесных угляков в верхней части почвенного профиля. Вместе с тем наличие достаточно крупных елей (20 см и выше) на большинстве пробных площадей указывает на то, что пожаров здесь не было по крайней мере несколько десятков лет и в фитоценозах начался процесс смены елью лиственницы и мелколиственных пород. Обратная зависимость между абсолютной высотой и частотой пожаров подтверждается увеличением максимальных диаметров ели при продвижении вверх по склону (табл. 2). Можно предположить, что при переходе к сомкнутым ельникам вероятность пожаров падает особенно резко. Тот факт, что с высотой низовые пожары становятся более редким явлением, и служит, вероятно, основным лимитирующим фактором в распространении лиственницы, березы плосколистной и осины.

⁴ Как указывают Ю. П. Zubov, К. П. Solov'ev (1969), лесные пожары, уничтожая подстилку и живой покров, изреживая подлесок, способствуют появлению всходов и развитию самосева лиственницы.

Он же определяет и уменьшение роли этих пород в древостое при возрастании роли ели.

На конфигурацию пояса подгольцовых темнохвойных лесов громадное влияние оказывает экспозиция склонов. Почти повсеместно на изученной территории ельники встречаются лишь на склонах южной и восточной экспозиций, а северные и западные склоны бывают заняты сообществами этой формации и смешанными елово-каменноберезовыми лесами только в нешироких распадках, где противоположный склон защищает эти леса от сильных зимних ветров. На открытых северных склонах как в приосевой части хребта, так и по северному макросклону граница леса опускается на 100—200 м, пояс ельников прерывается и сменяется угнетенными каменноберезниками и сообществами кедрового стланика (горные тундры встречаются здесь на наиболее низких гипсометрических отметках). В связи с этим представляется неправомерным утверждение, что «пояс темнохвойных лесов из аянской ели сплошным кольцом окружает наиболее возвышенные вершины Тукурингры» (Сочава, 1957, с. 198).

Экспозиция склона во многом определяет и продуктивность ельников. Так, в верхней части изолированной горнотундровой вершины у истоков Смирновского ключа примерно на одной абсолютной высоте (около 1200 м над ур. моря) заложены три пробные площади по 0,25 га (табл. 1, 2. № 134—136) на склонах северной (склон защищен от северных ветров противоположащим водоразделом), юго-восточной и юго-западной экспозиций, причем расстояние между двумя последними не превышает 200 м (участки разделены руслом ключа). Даже в таких, казалось бы, однородных условиях запас древесины в ельнике на юго-восточном склоне на 15—20% выше, чем на юго-западном. В сложении древостоя при переходе с юго-восточного на юго-западный склон снижается роль ели и возрастает роль лиственницы. Эти тенденции получают дальнейшее развитие на северном склоне, производительность лесов которого почти вдвое ниже, а процент лиственницы в древостое вдвое выше, чем на склонах южных экспозиций. Существенно возрастает на северном склоне и участие в древостое березы каменной, что объясняется более низким положением здесь верхней границы леса.

Причины такой приуроченности подгольцовых еловых лесов заключаются также в особенностях климата хребта. Ель аянская чрезвычайно требовательна к положительному балансу влаги (прежде всего к достаточной обеспеченности летними осадками) и к устойчивой высокой влажности воздуха в теплое время года (Толмачев, 1954; Цымек и др., 1969; Голышева и др., 1981), а именно южные и восточные склоны получают летом наибольшее количество приносимой муссоном влаги и характеризуются максимальной влажностью воздуха. Имеет

значение и прямое действие сильных зимних ветров, иссушающих растения, вызывающих ветровалы и буреломы и деформирующие стволы и кроны елей. В горной тундре Тукурингры не редки ели, имеющие жизненную форму экад, не превышающие по высоте 1—2 м, с флаговой или (в депрессиях) юбкообразной кроной, а также принимающие стланиковую жизненную форму⁵. Игрет роль и градиент температур между южными и северными склонами, отчасти определяющий на более холодных северных склонах смещение вниз верхней границы леса и увеличение в древостоях подгольцовых лесов доли лиственницы — породы, более холодостойкой, чем ель. Наконец, немаловажным фактором является и уже отмечавшееся перераспределение снега в подгольцовье, создающее на северных склонах предпосылки для проникновения сюда весенних низовых пожаров, которые препятствуют формированию ельников.

Крутизна склона в меньшей степени влияет на распространение еловых лесов⁶, определяя через режим увлажнения и тип почв прежде всего тип леса и ассоциацию конкретного сообщества. Типология ельников Тукурингры приведена в работе Л. Ф. Голышевой с соавторами (1981), а наиболее подробно — в статье В. Б. Куваева и Н. Н. Стецур (1983). Поэтому мы не ставим целью разработку типологии темнохвойных лесов хребта и остановимся лишь на общих закономерностях изменения состава подчиненных ярусов и древостоев монодоминантных ельников в зависимости от крутизны.

По М. Б. Шапиро (1981а, б), на хорошо дренированных покатых склонах в верхней части пояса темнохвойных лесов формируются подбуры, большей частью оподзоленные, а в нижней части пояса — буро-таежные почвы. Наиболее часто в подгольцовых ельниках встречаются органогенно-щебнистые почвы, занимающие крутые хорошо дренированные участки склонов. В профиле этих почв серия торфянистых и торфянисто-перегнойных горизонтов О переходит в грубообломочную щебнистую толщу (горизонты В и С). При ухудшении дренированности почв (на более пологих склонах и в ложбинах рельефа) резко возрастает мощность органогенных горизонтов О, под которыми появляются линзы мерзлоты. По мере нарастания увлажнения происходит увеличение размеров этих линз, органогенные торфянисто-щебнистые почвы заменяются мерзлотно-

⁵ Подробная характеристика горнотундровых жизненных форм ели аянской содержится в работе Ю. И. Манько и В. П. Ворошилова (1976). В ряде случаев этим модификациям придавался таксономический ранг (например, *P. ajanensis f. prostrata* Kom.; цит. по: Сочава, 1957).

⁶ Исключения составляют лишь экстремальные значения крутизны, обуславливающие невозможность существования лесной растительности. Максимальная крутизна, на которой мы отмечали еловые леса, составляла 37°. По-видимому, 40° следует считать на Тукурингре пределом для произрастания ельников и лесов вообще. Большинство подгольцовых ельников занимают склоны крутизной 15—25°.

торфянистыми почвами, а при залегании торфянистых горизонтов непосредственно на мерзлых породах — органогенными мерзлотно-торфянистыми почвами.

В моховом покрове на наиболее крутых (около 30°) склонах и, следовательно, на наиболее дренированных почвах господствует *Hylacomium splendens* (Hedw.) B. S. G. На средне-крутых склонах доминантом становится *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., а на слабокрутых и выположенных участках — *Sphagnum girgensohnii* Russ.⁷

В травяно-кустарничковом ярусе по мере уменьшения крутизны возрастает общее проективное покрытие (на очень крутых склонах этот ярус почти не выражен); основные виды яруса — *Vaccinium vitis-idaea* L., *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Lycopodium annotinum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Mitella nuda* L., *Streptopus streptopoides* (Ledeb.) Frye et Rigg, *Oxalis acetosella* L., *Carex falcata* Turcz. и др. — обладают достаточно широкой экологической амплитудой и роль их в ценозах слабо зависит от крутизны. На выположенных участках возрастает роль в сообществах осок — к *Carex falcata* добавляются *C. pallida* C. A. Mey., *C. globularis* L., *C. loliacea* L. и др., в местообитаниях с застойным увлажнением появляется *Rubus chamaemorus* L., а на относительно пологих, но дренированных склонах — *Vaccinium myrtillus* L. (в отдельных случаях этот редкий на Дальнем Востоке вид становится доминантом яруса) и *Goodyera repens* (L.) R. Br.

Подлесок в подгольцовых ельниках, выраженный очень слабо, на крутых склонах отсутствует — лишь в самую верхнюю их часть может заходить кедровый стланик. На склонах с меньшей крутизной появляются *Alnus fruticosa* Rupr. и *Ribes triste* Pall., а на пологих склонах — *Betula middendorffii* Trautv. et Mey.

Наряду с перечисленными видами в подчиненных ярусах рассматриваемых лесов большую роль могут играть гигромезофиты, связанные в своем размещении с многочисленными здесь ручьями: *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Kop. (*Mnium rugicum* Laur.), *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey. (*S. punctata* auct. non L.), *Veratrum oxypetalum* Turcz., *Cardamine leucantha* (Tausch) O. E. Schulz, *Aconitum ranunculoides* Turcz. ex Ledeb. s. l. (incl. *A. umbrosum* (Kersh.) Kom.), *A. kuzeneviae* Worosch. и др. Степень обилия этих видов определяется прежде всего развитием сети водотоков, не последнюю роль играет и крутизна склона, так как на заболоченных участках эти виды редки, а на очень крутых склонах, где русла ручьев узки и спрямлены, — чрезвычайно ограничены в распространении.

⁷ Лишь сообщества последнего типа принадлежат к группе ассоциаций ельников сфагновых, все остальные подгольцовые ельники относятся к группе ассоциаций (типу леса) ельников-зеленомошников (Голышева и др., 1981).

Крутизна склона в большой степени определяет продуктивность древостоя. Наибольший запас древесины в ельниках Тукурингры отмечается на склонах крутизной 20—25°. На более пологих склонах на производительности древостоя отрицательно сказываются процессы заболачивания, а на более крутых развитию древостоев с высокой полнотой препятствуют слабая закрепленность, относительная сухость и маломощный профиль почв⁸. Действие этого фактора можно проиллюстрировать на примере данных, полученных на пр. пл. 139 (пробная площадь размером 50×50 м была разбита на 25 квадратов по 100 м², на каждом из которых измерялась крутизна склона и рассчитывался запас древесины). Средний запас древесины изменяется в зависимости от крутизны склона следующим образом: при крутизне 12—15 град — 372,3 м³/га; 15—18 — 482,6; 18—21 — 498,1; 21—24 — 559,9; 24—27 град — 413,5 м³/га. Разумеется, зона оптимума крутизны зависит от соотношения прочих факторов, но даже при сравнении отдельных пробных площадей, различающихся географическим положением, экспозицией, гидрологическим режимом, абсолютной высотой и т. д. (табл. 1), указанная закономерность прослеживается довольно хорошо.

Динамика подгольцовых ельников. Пространственное размещение ельников тесно коррелирует с их динамикой. Механизмы взаимоотношений пояса ельников и расположенного ниже пояса светлохвойной тайги рассматривались выше. Не менее существенной проблемой представляется взаимодействие поясов темнохвойной тайги и горной тундры.

Ю. И. Манько с соавторами (1977) отмечали для хребтов Станового и Янкана на западе Амурской обл. постепенное продвижение ели аянской вверх по склону и внедрение ее в каменноберезники и заросли кедрового стланика.

Аналогичные наблюдения имеются и для восточной части хр. Тукурингра. Так, в каменноберезнике с елью (табл. 1, пр. пл. 161), переходном между ельниками и зарослями кедрового стланика, при удалении от нижней границы пробной площади хорошо заметно уменьшение диаметров елей. Кроме того, в распределении елей по ступеням толщины на этой пробной площади (табл. 2) обращает на себя внимание большое число тонкомерных елей. Все это свидетельствует о внедрении ели в состав фитоценоза. Отдельные небольшие ели отмечены и на полянах среди кедровостланичников, особенно на подветренных склонах, где высота кедрового стланика достигает 3—4 м. В данном случае заросли *Pinus pumila* (Pall.) Regel защищают ель от повреждения ветрами, а развитию здесь весенних пожаров пре-

⁸ Надо отметить, что в силу крайне медленного роста ели аянской на высотном пределе своего распространения бонитет подгольцовых ельников в целом очень низок, обычно составляет V—Va и лишь в самых благоприятных условиях повышается до IV.

пятствует поздно разрушающийся снежный покров, мощность которого зимой (до 1,5 м) в несколько раз выше, чем в окружающих ценозах (стволы и ветви кедрового стланика играют роль своеобразного скелета снеговой толщи, и снег, сдуваемый с вершин, аккумулируется здесь в первую очередь). В то же время выше сплошного пояса кедрового стланика встречаются уже только угнетенные экадные формы ели. Таким образом, наступление ельников на вышележащие пояса происходит лишь в каменноберезовых лесах и зарослях кедрового стланика, но не в горной тундре.

Предварительные результаты спорово-пыльцевого анализа почв подгольцовых ельников⁹ показывают, что в спектрах всей исследованной части разрезов преобладает пыльца деревьев, среди которой господствует пыльца ели аянской. Для горнотундровых торфяников Алтая указывалась интенсивность торфонакопления — 0,07 мм в год (Савина, 1976). Маловероятно, чтобы в подгольцовых ельниках Тукурингры, развивающихся в сходном климатическом поясе, темпы роста торфянистого горизонта были бы выше, поскольку на болотах торфонакопление идет, как правило, интенсивнее, чем в заболоченных лесах и лесах типа изученных ельников. Если такое допущение верно, то время формирования исследованной части почвенного профиля составляет 4—5 тыс. лет. Можно предположить, что в течение этого периода на участках, где располагались разрезы, горнотундровых ценозов не существовало. Таким образом, и данные спорово-пыльцевого анализа могут свидетельствовать о том, что наступление ельников на горную тундру, если и имеет место, то идет крайне медленно.

Никаких признаков обратного процесса (наступления горной тундры на темнохвойные леса) нами на Тукурингре не отмечено. Несмотря на непосредственную близость горной тундры и ельников друг к другу, многокилометровую зону их контакта и благоприятные условия для поступления в ельники диаспор высокогорных видов (по ручьям, ветром вниз по склону и т. д.), горнотундровые виды в ельниках отсутствуют.

В свете всего сказанного наиболее приемлема гипотеза о динамическом равновесии горной тундры и подгольцовых ельников, т. е. темнохвойные леса в восточной части хр. Тукурингра имеют тенденцию к продвижению вверх по склонам, но климатические условия и прежде всего ветровой и снеговой режимы, характерные для покрытых горной тундрой поверх-

⁹ Два почвенных разреза, из которых брали материал для анализа, располагались на пробных площадях 139 (табл. 1) и 143 (локальный ельник в верховьях кл. Ветвистый, окруженный горной тундрой, формула древостоя 10Еа+Рс, абсолютная высота 1180 м над ур. моря). В обоих случаях расстояние до верхней границы леса не превышало 200 м. Образцы почв отбирались с интервалами в 2 см до глубины 32 см в первом случае и 36 см во втором: на этих глубинах органический горизонт подстилался мерзлотой.

ностей водоразделов, не допускают этого. Возможно, что при более высоких гипсометрических отметках горные тундры присутствовали бы на склонах южной экспозиции, и тогда отступление их перед темнохвойными лесами было бы очевидным. Однако на хр. Тукурингра граница между сообществами горнотундрового и лесного типов растительности на южных склонах находится в зоне перехода от плоской водораздельной поверхности к более или менее крутому склону.

Хорошо объясняются в этом случае и различия между абсолютными высотами верхнего предела леса на южных склонах в разных частях хребта (1100 м у истоков Смирновского ключа, 1200 м у истоков кл. Ветвистый, 1350 м в верховьях р. Большая Эракингра и т. д.) и факт существования локальных ельников в депрессиях среди горнотундровых сообществ. Причины этих явлений в том, что на Тукурингре предел распространения лесов обусловлен не гипсометрическим уровнем, а чисто геоморфологическими особенностями, определяющими климатические различия. Конечно же, существуют абсолютные высоты, на которых присутствие ельников и леса вообще при прочих равных условиях становится невозможным. Примером может служить более высокий, чем Тукурингра, Становой хребет, где в районе Токинского Становика подгольцовые ельники продвигаются в исключительных случаях до 1700 м над ур. моря (Шлотгауэр и др., 1980). Однако максимальные высоты хр. Тукурингра (в восточной части — 1442 м над ур. моря) не достигают таких предельных отметок. Длительное сосуществование горной тундры и темнохвойных лесов в местообитаниях, сопряженных территориально, но существенно различающихся типом геоморфологической обстановки и климатом, привело к такой дифференциации этих экотопов, при которой проникновение специфических видов одного пояса в другой стало невозможным.

В целом подгольцовые ельники Тукурингры безусловно представляют собой климаксовые фитоценозы, что коренным образом отличает их от долинных аналогов. Последние занимают промежуточное положение в схеме первичных сукцессий долинной растительности (Голышева и др., 1981), находятся в гораздо более благоприятных климатических условиях, ели в них достигают большей высоты, обладают более высокой скоростью роста и, как следствие, более высоким бонитетом. Климатический характер подгольцовых темнохвойных лесов проявляется в том, что, уступая долинным ельникам по всем перечисленным показателям, они превосходят их по полноте древостоев и по запасу древесины¹⁰, т. е. потенциальные возможности местообитаний используются здесь гораздо полнее. Мало

¹⁰ Совокупный запас древесины всех пород в долинных ельниках, как правило, не превышает 250—300 м³/га, в то время как в подгольцовых он может достигать 500 м³/га.

того, подгольцовые ельники Тукурингры превосходят по запасу и горные лиственничники хребта — зональную формацию региона (Зубов, 1969), несмотря на то, что лесорастительные условия в подгольцовые значительно хуже. Таким образом, высокая продуктивность подгольцовых ельников служит еще одним аргументом в пользу гипотезы (Сочава, 1956; Голышева и др., 1981; и др.), согласно которой лиственничники в большинстве местообитаний региона являются устойчиво- и длительно-производными сообществами, сменившими некогда темнохвойные леса и существующими прежде всего благодаря частым лесным пожарам.

Рассмотрим в заключение влияние на подгольцовые ельники пирогенного и антропогенного факторов. Как уже отмечалось, пожары в верхних поясах лесной растительности Тукурингры, особенно на южных склонах, где наиболее развит пояс ельников, довольно редки. В те аномальные по погодным условиям годы, когда пожары все-таки происходят, действие их на ельники крайне неблагоприятно. В литературе (Васильев и др., 1967; Горовой и др., 1974) указывалось, что в условиях крутых склонов подгольцового пояса Тукурингры ельники зеленомошные сменяются после пожаров каменистыми россыпями, на которых процесс восстановления леса идет очень медленно, травяно-кустарниковые — россыпями, кедровостланичниками, травяными и травяно-кустарничковыми каменноберезниками, бруснично-моховые — лиственничниками брусничными (последнее маловероятно ввиду того, что на высотах, где располагаются ельники бруснично-зеленомошные, лиственничники отсутствуют и редки даже единичные лиственницы), сфагновые (Кузенева, 1914) — каменистыми россыпями.

По нашим наблюдениям, на крутых склонах органогенный горизонт почв под влиянием пожара и последующей эрозии разрушается, уровень мерзлоты опускается, обнажается обломочный материал почвенного профиля и на открывшейся каменистой россыпи начинается первичная сукцессия, ведущая к восстановлению темнохвойного леса (причинами обнажения россыпей могут быть не только пожары, но и различные процессы смещения рыхлого каменистого материала по склону). На пологих склонах и при слабых пожарах ельники сменяются каменноберезниками¹¹, а незначительные низовые пожары, уничтожая лишь подрост ели, приводят к перераспределению состава древостоя. Между этими двумя крайними случаями (каменистая россыпь и каменноберезник) в зависимости от силы пожа-

¹¹ Н. Е. Кабанов (1972) отмечает двойственность генезиса каменноберезовых лесов. С одной стороны, это могут быть коренные ценозы с сильной эдификаторной ролью самой березы, с другой — серийные сообщества на пожарных и вырубках, сменяемые впоследствии коренными, как правило, хвойными лесами. И в том, и в другом случаях *Betula lanata* выступает в роли пионерной породы.

ра, крутизны и экспозиции склона, высоты над уровнем моря, наличия поблизости семенников каждой из пород и т. д. возможны различные промежуточные варианты. При периодически повторяющихся пожарах ель обычно исчезает из состава сообществ.

Восстановление ельника на каменистой россыпи идет следующим образом. Поверхность глыб покрывается сначала ковром лишайников с преобладанием *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *Parmelia stenophylla* (Ach.) Neug., *P. caperata* (L.) Ach., *Stereocaulon* spp. Позже в состав лишайниковых синузидов внедряются мхи (в первую очередь *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и *Grimmia* spp., а затем и «лесные» виды, такие, как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum* spp.) и отдельные виды сосудистых растений (*Campanula langsdorffiana* Fisch. ex Trautv. et Mey., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, *Artemisia lagocephala* (Bess.) DC¹² и др.). Почти одновременно с этим появляются сеянцы березы каменной и ели. Дальнейшие этапы сукцессии, проходящие по мере возрастания мощности почвенного профиля, характеризуются внедрением в ценоз бореальных трав и кустарничков (первыми поселяются линнея, кислица, плаун годичный), исчезновением лишайников и формированием сначала разреженного, а затем более сомкнутого древесного яруса. При возрастании степени сомкнутости крон поднимается уровень мерзлоты, происходит отжимание внутрипочвенного стока к дневной поверхности почв, что вызывает внедрение в сообщество гигромезофильных видов, создаются благоприятные условия для формирования характерного органогенного горизонта. На заключительных стадиях сукцессии по мере увеличения полноты древостоя идет вытеснение березы каменной елью, а травяно-кустарничковый и моховой ярусы приобретают характерный для подгольцового ельника облик. У нижней границы пояса в образовании древостоя на россыпи может принимать участие лиственница (табл. 1, пр. пл. 167), впоследствии также вытесняемая елью.

Смена ельниками вторичных пирогенных каменноберезников происходит быстрее. Древостои после такой смены нередко близки к одновозрастным. В травяно-кустарничковом ярусе доминирующие после пожара войнич Лангсдорфа и осоки постепенно уступают место кустарничкам и таежному мелкотравью.

Пирогенный фактор может быть причиной проникновения ели и в вышележащие каменноберезники и заросли кедрового стланика. Однако здесь справедлив вывод Ю. И. Манько с со-

¹² Резкое возрастание пыльцы полыни отмечено в спорово-пыльцевом спектре на глубине 28 см в разрезе на пр. пл. № 143. При этом преобладание ели в древостое (по данным анализа) сохранялось. Можно предположить, что в этот период в сообществе имел место ограниченный по площади пожар, приведший к возникновению здесь каменистой россыпи. В отсутствие близко расположенных семенников березы каменной ель быстро восстановила свое господство в древостое.

авторами: «если считать, что... продвижение аянской ели вверх происходит только вследствие послепожарной динамики растительных группировок, то и в этом случае надо признать, что современные климатические условия не препятствуют этому процессу» (Манько и др., 1977, с. 23).

Подгольцовые ельники Тукурингры почти не затронуты хозяйственной деятельностью человека, и поэтому прямое антропогенное воздействие на них очень невелико. Рубки в этом поясе проводились лишь для постройки вышек-«сигналов» в геодезических триангуляционных пунктах и редких зимовий. Вырубка даже небольшой площади темнохвойного леса (0,1—0,2 га) отрицательно влияет на окружающие сообщества — по периферии вырубки резко возрастает ветровальная опасность для деревьев, а на самой вырубке начинается эрозия почв. Так, с 1977 по 1982 г. площадь поляны у построенного в 1974 г. зимовья увеличилась за счет ветровала почти втрое.

Косвенное антропогенное воздействие на ельники Тукурингры благоприятно сказывается на состоянии этих лесов. Проводимая с помощью авиации борьба с лесными пожарами, особенно интенсивная на территории Зейского заповедника, способствует сохранению темнохвойных лесов и смене ельниками лиственничников, а как следствие — расширению границ пояса темнохвойной тайги. Такой вывод хорошо согласуется с заключениями, сделанными в работе В. Б. Куваева и Н. Н. Стецурь (1983).

Следует отметить и то, что создание у восточной оконечности Тукурингры Зейского водохранилища привело к смягчению климата региона и уменьшению контрастности его элементов, к увеличению влажности воздуха и количества осадков (особенно в холодный период года), что влечет за собой возрастание мощности снежного покрова и значительное снижение пожарной опасности в верхних поясах хребта. Все эти антропогенные изменения ведут также к расширению площади под еловыми лесами.

Заключение. Проведенное изучение подгольцовых темнохвойных лесов восточной части хр. Тукурингра позволяет связать особенности их размещения прежде всего с климатическими и орографическими факторами. Климат определяет сам факт существования темнохвойных лесов на Тукурингре, а также гипсометрический уровень, на котором лежит пояс подгольцовых ельников, и нижнюю границу последнего. Рельеф — основной фактор, обуславливающий верхнюю границу пояса, экспозиционную приуроченность ельников, дифференциацию сообществ в пределах формации.

Подгольцовые темнохвойные леса Тукурингры представляют собой климаксовые сообщества с большим запасом древесины, но низким бонитетом.

В отсутствие пожаров в современных условиях идет наступление темнохвойной тайги как на расположенные выше по склону каменноберезники и заросли кедрового стланика, так и на нижележащие светлохвойные леса. По границам пояса ельников развиваются смешанные елово-каменноберезовые леса. Особенности пояса по нижней его границе имеет причиной «обратную связь» между составом древостоя и мощностью снежного покрова. С горной тундрой пояс темнохвойных лесов находится в состоянии динамического равновесия.

Большинство подгольцовых ельников приурочено к склонам южных и восточных экспозиций — наиболее влажных в период летнего муссона и наиболее защищенных от зимних северо-западных ветров. Максимальный запас древесины в ельниках отмечается на склонах крутизной 20—25°, на более пологих и более крутых склонах его величина снижается.

Обладая слабой устойчивостью к пожарам, подгольцовые ельники сменяются после них каменистыми россыпями и каменноберезовыми лесами. При отсутствии повторных воздействий огня они успешно восстанавливаются.

Косвенное воздействие человека на подгольцовые ельники Тукурингры (борьба с лесными пожарами, изменения климата вследствие постройки водохранилища) способствует расширению границ пояса как выше, так и ниже по склонам.

В целом темнохвойные леса хр. Тукурингра, играющие важную почвозащитную и водоохранную роль и представляющие собой интереснейший объект в научном плане, заслуживают самой строгой охраны, значение которой особенно возрастает в настоящее время в связи с хозяйственным освоением зоны БАМ и всего прилегающего к Тукурингре района.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И., Петелин Д. А. Мохообразные. — В кн.: Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 64—85.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.

Вальтер Г. Растительность Земного шара. Т. 1. М.: Прогресс, 1968. 552 с.

Васильев Н. Г., Прозоров Ю. С., Хоментовский А. С. Природные особенности, леса, болота и заболоченные земли бассейна реки Гилюй. — В кн.: Комаровские чтения. Владивосток, 1967, вып. 14, с. 3—42.

Геологический словарь. Т. 1. М.: Недра, 1978. 485 с.

Голышева Л. Ф., Петелин Д. А., Васильев Н. Г., Абрамова Л. И., Игнатов М. С. Растительность. — В кн.: Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 167—228.

Горовой П. Г., Шаповал И. И., Васильев Н. Г. Высокогорная флора и растительность хребта Тукурингра. — В кн.: Комаровские чтения. Владивосток, 1974, вып. 21, с. 5—42.

Готванский В. И. Рельеф восточной части хребта Тукурингра. — В кн.: Геоморфологические ландшафты и биогеохимические исследования в Примурье. М.: Наука, 1968, с. 11—23.

Грибова С. А. Основные закономерности распределения растительности на хребте Тукурингра и южном склоне Станового хребта. — В кн.: Тез. докл.

2-го совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Л., 1961, с. 41—42.

Грибова С. А. Главнейшие черты растительного покрова западной части Амурской области. — В кн.: Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). Л.: Наука, 1969, с. 16—35.

Губанов И. А., Игнатов М. С., Новиков В. С., Петелин Д. А. Сосудистые растения. — В кн.: Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 86—166.

Зубов Ю. П. Леса Амурской области. — В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 538—552.

Зубов Ю. П., Соловьев К. П. Лиственничные леса. — В кн.: Леса Дальнего Востока. М.: Лесн. пром-сть, 1969, с. 145—160.

Кабанов Н. Е. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М.: Наука, 1972. 136 с.

Кабанов Н. Е. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М.: Наука, 1977. 175 с.

Комаров В. Л. Ботанико-географические области бассейна р. Амура. — Тр. С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей, 1897, т. 28, вып. 1, № 1, с. 35—46.

Комаров В. Л. Типы растительности Южно-Уссурийского края. Пг., 1917. 216 с. (Тр. почв. ботан. экспедиции по исследованию и колонизации районов Азиатской России. Ч. 2. Ботан. исслед., 1913 г.; Вып. 2).

Комаров В. Л. Краткий очерк растительности Сибири. Пг., 1922. 97 с.

Комаров В. Л. Растительность Сибири. Л., 1924. 32 с. (Естественные производительные силы России; Т. 5. Растительный мир; Отд. 1. Ботан.-геогр. очерк России).

Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки. — В кн.: Камчатский сборник. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 1, с. 3—52.

Куваев В. Б. Ботанико-географический профиль через левобережье Амура и Южную Якутию. — Бот. ж., 1964, т. 49, № 4, с. 511—522.

Куваев В. Б., Стецура Н. Н. Моховые аянские ельники в восточной части хребта Тукурингра. — Там же, 1983, т. 68, № 9, с. 1197—1206.

Кузенева О. И. Палы тайги Приамурья. — Лесн. ж., 1914, т. 44, вып. 9—10, с. 1371—1405.

Луговой П. Н. Особенности геокриологических условий горных стран. М.: Наука, 1970. 136 с.

Манько Ю. И. Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Естественное возобновление, строение, развитие. Л.: Наука, 1967. 244 с.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Морфология *Picea ajanensis* в суровых ветровых условиях. — Бот. ж., 1976, т. 61, № 1, с. 78—84.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П., Сидельников А. Н. Ель *Picea ajanensis* s. l. на северо-западной границе своего распространения. — Там же, 1977, т. 62, № 1, с. 15—27.

Ногина Н. А. Почвы Забайкалья. М.: Наука, 1964. 313 с.

Розенберг В. А. Темнохвойные леса северной оконечности Сихотэ-Алиня. — Сообщ. ДВФ АН СССР. Владивосток, 1959, вып. 11, с. 17—23.

Розенберг В. А. К характеристике пихтово-еловых лесов Приморья и Приамурья. — В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 39—49.

Савина Л. Н. Новейшая история лесов Западного Саяна (по данным спорово-пыльцевого анализа почв). Новосибирск: Наука, 1976. 157 с.

Сочава В. Б. О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса. — Бот. ж., 1944, т. 29, № 5, с. 205—218.

Сочава В. Б. Лиственничные леса. — В кн.: Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 249—318.

Сочава В. Б. Зональные черты растительного покрова на пространстве от хр. Тукурингра до Амура. — Бот. ж., 1957, т. 42, № 2, с. 195—210.

Справочник по климату СССР. Вып. 25. Амурская область, Еврейская АО и Хабаровский край. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. 1. Температура воздуха. Хабаровск, 1970. 492 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 25. Амурская область, Еврейская АО и Хабаровский край. Л.: Гидрометеиздат. Ч. 2. Температура воздуха и почвы, 1966. 312 с.; Ч. 3. Ветер, 1967. 332 с.; Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров, 1968. 276 с.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.

Толпышева Т. Ю., Петелин Д. А., Тарасов К. Л. Лишайники. — В кн.: Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 50—63.

Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область/Под ред. Губанова И. А. М.: Изд-во МГУ, 1981. 268 с.

Цымек А. А., Соловьев К. П., Чумин В. Т. Леса Хабаровского края. — В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 553—620.

Шапиро М. Б. Почвенный покров. — В кн.: Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981а, с. 19—23.

Шапиро М. Б. Почвы темнохвойных лесов Восточного Тукурингра. — Бюл. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, М., 1981б, вып. 26, с. 6—11.

Шлотгауэр С. Д., Готванский В. И., Коркишко Р. И. Флора и ландшафты Токинского Становика. — В кн.: Комаровские чтения. Владивосток, 1980, вып. 28, с. 3—42.