

Г.А. Белая, В.Л. Морозов

ВЫСОКОРОСЛОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ И “ГИГАНТИЗМ” РАСТЕНИЙ

Рассматриваются высокотравья различных континентов мира и нашей страны. Среди них выделяются своеобразные высокорослые и высокопродуктивные травостой, широко распространенные в северо-восточной Азии – дальневосточное крупнотравье. Сопоставляются высокотравья различных физико-географических районов. Анализируются факторы высокорослости фитоценозов. Приводятся некоторые структурно-функциональные характеристики рекордные для травяных экосистем умеренной зоны земного шара.

Дикие и культурные растения, окружающие нас воспринимаются как естественный элемент природы, а необычные высокорослые растения всегда привлекают внимание людей. Знания об их жизни имеют важную прикладную сторону при комплексном использовании растительных ресурсов, в том числе и в кормопроизводстве. В нашей стране и за ее пределами едва ли можно указать крупные районы или даже природные зоны, где бы ни встречались травянистые растения, выделяющиеся своими размерами. Такие травы отмечены в лесах и на открытых безлесных пространствах, в горах, тундрах и широких долинах, в пустынных и степных районах. Высокорослость растений служит своеобразным индикатором благоприятных условий местообитания, к которым относятся различные природные факторы. Это может быть скопление атмосферной влаги, экранирующее влияние рельефа и окружающей растительности на господствующие ветры и солнечный свет, оптимальный гидротермический режим воздуха и почвы, подток грунтовых вод, легкий механический состав почвы, ее высокое плодородие и т.д.

Высокорослые травы в представлении широкого круга людей связаны с экваториальными районами тропических областей. Наиболее выразительны высокотравья в саваннах различных континентов мира [52]. Значительное участие высокостебельных растений отмечено в злаковниковых и высокотравных прериях Северной Америки [41]. Как должное воспринимается пышное развитие травяного яруса в лесах Кавказа, Средней Азии, Карпат и юга Дальнего Востока. Аналогичные по высоте травы в более суровых условиях горных областей Урала, Алтая, Саян, поймы р. Енисей или редколесий централь-

ной Сибири представляются незаурядным ботаническим явлением [8,32]. В этих районах часто высокорослые группировки выделяются в составе различных фитоценозов. Известны описания сходных сообществ в сопредельных странах [39, 40, 43], где они обычны и поэтому, например, злаковое высокотравье в горах Киргизии [15] или крупнотравные полусаванны на Памире [24] воспринимаются как естественный элемент природы.

В горах обитание высоких трав обычно связано с верхним поясом леса и ярким ковром субальпийских лугов [46]. Отдельные фрагменты высокотравий, подобных некоторым ценозам субальпийского пояса гор южных районов, можно наблюдать даже в высокоширотных северных областях, где природные условия жизни растений далеки от оптимальных, но в укрытых экотопах хорошо выражен мягкий микроклимат [51]. Для средних широт характерны высокорослые травы в пойменных лесах, вдоль водоемов и как спутники хозяйственной деятельности человека на пустырях в виде зарослей сорной растительности.

Растительность однородных природных условий равнинных и низкогорных районов дает значительно меньше ярких примеров, так как здесь не характерна высокая контрастность природных режимов.

Из простых по составу высокорослых сообществ различных районов умеренной зоны повсеместно выделяются заросли тростника [42]. Наиболее интересны в ботаническом отношении высокотравья со сложной структурой и некоторые ценозы в переходных зонах (экотонах) различного типологического и пространственного уровней. Это относится к некоторым лугово-болотным и прибрежным сообществам, а также к высо-

котравьям лесной зоны на луговых окраинах [33]. Здесь же встречаются высокорослые группировки очень простого сложения, например, известные во многих районах заросли кипрея при послепожарных сменах лесной растительности [13].

Следует отметить, что при оценке высоты травостоев исследователи проявляют субъективность. В ландшафтах с доминированием низкорослой растительности к высокотравьям ботаники нередко относят ценозы, высота которых в других районах фиксируется как незначительная на общем фоне высоких растений. Их линейные размеры иногда отличаются на порядок. С целью унификации синонимии при научной и хозяйственной трактовке терминов специальным комитетом ЮНЕСКО [48] предложена схема классификации растительности земного шара, в которой пятый класс включает наземные травяные экосистемы с подклассами (саванны, прерии, степи, луга, болота, топи, разнотравья и др.). Почти в каждом подклассе выделены высокотравья. Позднее в эту классификацию были внесены уточнения, включающие морфоструктурные определения с количественными параметрами основных категорий травяных экосистем. Так, для крупнозлаковой растительности саванны предложена высота травостоев свыше 2 м. Злаковые сообщества с высотой фоновых видов от 0,5 до 2 м отнесены к категории средневысотных. Высокорослое разнотравье включает сообщества, у которых более половины растений превышает 1 м.

Однозначного определения основных морфометрических признаков высокотравных группировок нет и в нашей стране. Ботаники для этого обычно используют ограниченный набор условных терминов, преимущественно сравнительного и относительного характера. Нередко различными исследователями идентичные высокотравные ценозы называются неодинаково или разные по генезису, морфоструктуре, видовому составу относят к высокотравьям. Из травяных экосистем на российском Дальнем Востоке широко представлены сообщества с доминированием высокорослых растений. Такие ценозы формируют общее впечатление о характере растительного покрова лугово-болотных комплексов и травяного яруса некоторых лесных формаций. Наиболее показательны для разнообразных экотопов во всех районах (от крайнего северо-востока до южного Приморья) – злаковые вейниковые высокотравные луга. Им уступают разнотравные, злаково-разнотравные и разнотравные сообщества с участием высокорослых двудольных мезофитов. Лугово-болотные и прибрежно-водные комплексы в южной части

региона и на Камчатке часто представлены зарослями тростника обыкновенного *Phragmites australis**, а в приморских районах Сахалина и юга Приморья – т. высочайшего *Ph. altissimus*, выделяющихся здесь, как и в других районах мира, своими размерами. Обычная высота этих сообществ составляет 2,0 – 2,5 м.

В долинных кедровниках, чозениевых, ильмовых, тополевых, ясеневых и других лесах травяной покров имеет высоту более 1,5 м и включает много высокорослых нередко доминирующих видов (*Aconitum albobviolaceum*, *Angelica cincta*, *Sacalia auriculata*, *C. hastata*, *Dryopteris buschiana*, *Matteuccia struthiopteris*, *Osmundastrum asiaticum*, *Urtica angustifolia*). На юге региона не уступают вейниковым ценозам, а нередко значительно их превосходят по высоте злаковые сообщества: *Elytrigia repens*, *Miscanthus sacchariflorus*, *M. purpurascens*, *Phalaroides arundinaceae*, *Spodiopogon sibiricus* и др. В Приморье и Приамурье заросли *Zizania latifolia* 2,5-4,0 – метровой высоты не считаются редкостью. Наиболее привлекательными и загадочными среди многообразия высокотравий Голарктики остаются сообщества дальневосточного крупнотравья (рис. 1).

После выхода замечательной книги "Описание земли Камчатки" известного русского ботаника академика С.П. Крашенинникова стало известно об особой высокорослости трав в приокеанических районах Дальнего Востока. Он пишет: "Травы по всей Камчатке без изъятия столь высоки и сочны, что подобных им трудно сыскать по всей Российской империи. При реках, озерах и в перелесках бывают оные гораздо выше человека и так скоро растут, что на одном месте можно сено ставить по последней мере три раза в лето". [19, с. 153, 154]. Работая над рукописью своей книги, С.П. Крашенинников широко пользовался сведениями Г.В. Стеллера, вместе с которым участвовал во Второй Камчатской экспедиции (1740 – 1743 гг.). По флористическим материалам Г.В. Стеллера подробно описаны мощные травостои *Angelica ursina* [49].

В ранних публикациях о растительности восточных окраин России многие естествоиспытатели отдают заметное предпочтение описанию экзотических высокорослых трав. Интересу исследователей к ним способствовало двукратное издание альбома с великолепными рисунками ботанических пейзажей Ф.Г. Киттлица, которые попали в Европу после дальневосточного этапа его кругосветного путешествия в 1827 – 1929 гг. Не менее привлекательными оказались многочисленные литографии Л. Стейнегера [50].

Академик В.Л. Комаров, подводя итоги



Рис.1. Сообщества дальневосточного крупнотравья (худ. В.Морозов)

почти 200-летнего ботанического изучения растительности северо-восточной Азии, пишет: "...что касается травянистых растений, то в литературе преимущественно оттеняется гигантский рост трав; высокий лабазник камчатский, о котором так часто упоминает К. Дитмар, и гигантские зонтичные (*Angelica ursina* и *Heracleum lanatum*), со времени Ф.Г.Китлица сделавшиеся как бы синонимом камчатской флоры, памяты каждому, читавшему что-либо о Камчатке" [17, с. 412]. Специальные статьи, посвященные изучению дальневосточного крупнотравья, появились в зарубежной и отечественной литературе около 50 лет назад [2, 12, 22, 53, 54], до этого сведения о нем были лишь в общегеографических и биологических публикациях.

Какие же ценозы можно назвать высоко-травьем и какие крупнотравьем? В чем сходство и различие высокотравий Дальнего Востока и других районов земного шара? Для объяснения некоторых терминов обратимся к "Словарю..." [25]: высокий – большой по протяженности или далеко расположенный в направлении снизу вверх. Крупный – состоящий из частей, элементов, частичек большого размера, большой по размерам, величине. К высокотравьям мы относим сообщества, у которых высота растений превышает 1 м.

Ими могут быть вейниково-разнотравные, разнотравные, различные злаковые и т.п., в том числе и крупнотравные ценозы. Можно согласиться с Р. И. Гагнидзе [7] о выделении в Палеарктике самобытных географических вариантов высокотравий: балкано – южно – европейский, колхидский (или эвксинский), кавказский, уральский, сибирский, дальневосточный (или океанический). Последний отличается от сходных ценозов других районов. Говоря о самобытности высокорослых ценозов на Дальнем Востоке (Камчатка, Курилы, Командоры, Сахалин, Хоккайдо и Хонсю) мы отмечаем, что здесь нет видов, общих с субальпийским высокотравьем западных районов России и государств ближнего зарубежья (за исключением *Anthriscus sylvestris*, встречающегося в разных типах растительности). Ценообразующая роль принадлежит в других регионах различным родам, среди них есть общие (*Heracleum*, *Senecio*, *Cirsium* и др.), но большинство доминантов дальневосточных высокорослых сообществ характерны только для приокеанических районов северо-восточной Азии (*Filipendula*, *Reynoutria*, *Aconogonon* и др.).

А.И. Толмачев [35] в связи с различными ареалами видов крупнотравья выделяет в составе его флоры следующие группы: сахалино-северояпонская, сахалино-японо-камчатская, дальневосточно-североамериканская (с дизъюнктивным распространением) и восточно-ангарская (растения встречаются

*Название растений приведены по С.К.Черепанову [37].

на востоке Восточной Сибири и на Дальнем Востоке от северного Китая и Кореи на юге и до бассейна Анадыря на северо-востоке).

Прежде чем рассмотреть факторы высокорослости этих интересных группировок приведем некоторые морфометрические характеристики доминантов. *Filipendula camtschatica* – многолетнее корневищное растение (сем. Rosaceae) образует 90% всей наземной фитомассы и достигает высоты 3,5 м. Растение имеет мощное корневище, развивающееся в горизонтальном направлении до 1 м и более. Площадь листьев на одном побеге достигает 1,0 м². Максимальная площадь одного листа – 0,15 м². Число листьев на одном побеге 13 – 19. Среднее количество побегов в период цветения 12 – 17 на 1 м² поверхности почвы. Максимальный прирост побегов 10 см в сутки мы наблюдали в июне на Сахалине. Возраст парциальных кустов на Камчатке колеблется от 12 до 23 лет, на Сахалине – 4 – 6, редко 10 – 15 лет [16].

Angelica ursina – самое крупное монокарпическое растение из сем. Apiaceae и

самое большое (иногда до 5 м высоты) из травянистых растений не только Дальнего Востока, но и всей умеренной зоны земного шара. Имеет мощный неветвистый стеблекорень и толстый вертикальный корень. Мощные одиночные полые стебли при основании достигают диаметра 8 – 10 см. Растение имеет 6 – 7 прикорневых и розеточных листьев с черешками до 60 см длины. Широкотреугольные листовые пластинки до 60 см длины и 40 см ширины. Площадь одного листа достигает 2, 2 м². Количество побегов составляет 6 – 8 на 1 м² поверхности почвы.

У *Heraclium lanatum* (сем. Apiaceae) площадь одного листа достигает 0,6 м², площадь листьев одного растения до 1,31 м². *Petasites amplus* (сем. Asteraceae) образует мощные черешки (до 2 м высоты) с огромными листовыми пластинками до 1,3 м². Размеры листовых пластинок у него рекордные среди растений природной флоры России.

Reynoutria sachalinensis в условиях Сахалина достигает высоты 4,5 – 5 м. Ее корневище может занимать площадь 30 м². Наиболее крупные листья имеют площадь 0,1 м², а их площадь на одном побеге достигает 2,8 м². Это самое крупное растение из более 90 дальневосточных представителей сем. Polygonaceae. К этой характеристике следует добавить, что вегетация у крупнотравья начинается поздно и проходит быстро: на Камчатке за 40 – 45 суток нарастает основная наземная фитомасса. Интенсивность роста у некоторых растений достигает 17 см/сут.

Таким образом, дальневосточное крупно-

травье самобытно своей высокорослостью и самыми крупными, мощными морфоструктурными органами у доминантов ценозов. Его аналоги встречаются на Кавказе, Карпатах, Алтае, Саянах, в восточных Альпах, Родобах (Балканский п-ов), Понтийских горах (п-ов Малая Азия).

На Камчатке крупнотравье представлено бедным флористическим составом. Основными ценозообразователями являются всего 5-8 высокорослых растений с высотой травостоев 3,0-3,5 м. На Сахалине видовой состав ценозов включает 40 видов, их высота достигает 5,0-5,5 м. Как на Камчатке, так и на Сахалине, Курильских и Командорских овах наиболее мощные травостои отмечены на пойменных местообитаниях. На Хоккайдо распространение крупнотравья связано с теми же экотопами, что и у сообществ на Сахалине. И доминанты те же. В северной части Хонсю видовой состав высокорослых группировок обогащается южными видами луговых растений, а представители сахалинского крупнотравья утрачивают доминирующую роль. Типичные крупнотравные ценозы перемещаются в пояс субальпийской растительности [44, 45]. В горах центральной части Хонсю отмечаются полидоминантные сообщества со значительным участием высокорослого разнотравья, которые имеют физиономическое сходство с ценозами Кавказа, Саян, Алтая и в меньшей степени с травостоями Сахалина и Камчатки. Южнее Токио в горах на высоте 2700 м высокотравных сообществ в субальпийском и альпийском поясах нет. Представителей крупнотравья здесь также нет.

Сходным показателем для всех районов произрастания крупнотравья является относительная влажность воздуха: средняя годовая 75 – 76 %; сравнительно невысокая в начальный период развития растений и очень высокая во второй половине вегетационного периода. Суммы активных температур воздуха (> 10 °С) на Сахалине и в Приморье – величины близкие (более 2000 °С). На Камчатке этот показатель в 2 раза ниже. Сравним среднемесячную температуру воздуха и сумму осадков (табл. 1) в районах произрастания крупнотравья (Камчатка, Сахалин, Япония) и его фрагментов (Приморье).

Районы северного предела ареала крупнотравья (Камчатка, устье р. Камчатка) характеризуются низкими среднемесячными температурами воздуха и небольшим количеством осадков в летние месяцы. Выше этой границы распространение высокорослых ценозов лимитируют низкие температуры воздуха (среднесуточные в период вегетации часто были ниже 14 °С). Высокие тем-

Местоположение, метеостанция	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	За год
Камчатка, Усть – Камчатск	<u>1,4</u> 44	<u>6,6</u> 33	<u>11,2</u> 58	<u>12,2</u> 64	<u>9,0</u> 54	<u>-0,9</u> 1050
Камчатка, Пушино	<u>3,5</u> 45	<u>10,6</u> 37	<u>14,3</u> 71	<u>13,3</u> 67	<u>7,6</u> 50	<u>-2,4</u> 976
Сахалин, Холмск	<u>6,7</u> 58	<u>11,1</u> 70	<u>15,7</u> 97	<u>18,0</u> 99	<u>14,4</u> 106	<u>4,0</u> 800
Приморье, Приморская	<u>10,8</u> 76	<u>15,5</u> 94	<u>19,7</u> 108	<u>20,7</u> 127	<u>14,8</u> 114	<u>2,6</u> 751
Hokkaido, Sapporo	<u>13,2</u> 100	<u>16,2</u> 129	<u>20,3</u> 127	<u>22,5</u> 134	<u>18,6</u> 195	<u>10,4</u> 1289
Honsu, Miyako	<u>11,8</u> 59	<u>15,7</u> 73	<u>20,2</u> 90	<u>21,7</u> 112	<u>16,9</u> 150	<u>7,8</u> 1141
Honsu, Nagano	<u>7,9</u> 136	<u>13,4</u> 194	<u>16,5</u> 240	<u>17,8</u> 167	<u>13,7</u> 176	<u>4,6</u> 1680
Honsu, Kavataby	<u>13,8</u> 135	<u>16,8</u> 186	<u>21,3</u> 247	<u>22,5</u> 283	<u>17,9</u> 212	<u>8,2</u> 2335

Таблица 1. Среднесуточная температура воздуха, °С и сумма осадков, мм (средние многолетние) [3]

пературы воздуха в период развития травостоев (среднесуточные выше 22 – 24 °С) и обильные осадки в течение всего года типичны для южной границы ареала крупнотравья (Япония, Хонсю). Распространению последних южнее препятствуют высокие температуры воздуха.

Решающий фактор для произрастания крупнотравья – снежный покров. На Камчатке и Сахалине его высота изменяется в разные годы и на различных местообитаниях от 70 – 220 см. Почва промерзает до 40 – 50 см. В Приморье снежный покров устанавливается поздно, в отдельные годы в декабре – январе на южных склонах не превышает 5 см, а в долине может достигать 120 см. В годы с незначительным снежным покровом глубоко промерзает почва: северные склоны до 120 см, южные – более 150 см, поэтому в Приморье крупнотравья нет и эпизодические высококорослые группировки встречаются только в пойме.

Интересным оказалось то, что несмотря на кажущиеся «комфортные» условия в Японии для видов крупнотравья, последние имеют в 2 – 4 раза меньшие размеры, [47], чем те же представители на российском Дальнем Востоке. Высота травостоев на Сахалине достигает 4,5 – 5,5 м, на Курильских о-вах – до 3 м, на Хоккайдо и Хонсю – до 2 м; запас абсолютно сухой надземной фитомассы соответственно изменяется от 18, 5 до 3,5 т/га.

Высокорослость травостоев в разных

районах ученые объясняли различными факторами: на Кавказе – повышенной влажностью воздуха и почв [26], на Камчатке – особенно благоприятными условиями питания, создаваемыми разлагающейся после нереста рыбой лососевых пород. [18], на Кузнецком Алатау и Салаире – богатыми питательными веществами почвами, наполненными микроорганизмами, постоянным увлажнением, мощным снежным покровом, обеспечивающим положительные температуры в холодное время года, и прямой солнечной радиацией в горах при отсутствии пылевого экрана [13].

В 60 – 70 годы наибольшую известность и популярность получила гипотеза «гигантизма травянистых растений» [11, 12], при успешной реализации которой открывались широкие перспективы оценки структурно-функциональных особенностей растений и возможности практического использования их полезных свойств. Истоки концепции «гигантизма» исследователи обосновывали влиянием на растения вулканических пеплопадов, высокой сейсмичности территории, особого спектрального состава солнечной радиации, нефтегазоносных месторождений шельфовой зоны, селективной импульверизации морских солей, проявлением генотипических, физиологических и биохимических свойств доминантов. Обоснование ускоренных ростовых процессов растений, связанное с проявлением на Сахалине естественной нефтегазоносности, не увенчалось успехом [12]. В

специальных агротехнических опытах ученых с применением нефтяных ростовых веществ высокорослость растений не наблюдалась. На загадки роста не помогли ответить и наши спектро- и актинометрические наблюдения. Мы экспериментально доказали отсутствие селективной спектрофотометрической зависимости процесса жизнедеятельности доминантов крупнотравья от радиационных потоков. Интенсивность использования солнечной энергии дальневосточными растениями в ходе синтеза органической продукции не оставляет сомнений в отсутствии лимитирующего влияния на них светового фактора.

Попытки ученых объяснить мощный рост растений часто были визуальными и носили предположительный характер. Так, профессор В.В. Пономарева [27, 28] выделяет влияние морской импัลверизации солей. Однако, на наш взгляд, этим трудно объяснить высокорослость трав в континентальных или удаленных от морских побережий районах. Аналогичное заключение нами сделано по отношению к стимулирующему влиянию на интенсивность роста растений вулканических выбросов пепла и газов и сейсмичной подвижности подстилающей поверхности на вулканогенных территориях. Вблизи районов активного вулканизма в локальных зонах произрастания крупнотравья и других фитоценозов, мы не исключаем и не отрицаем роль солевого, пеплового и газового эффектов.

Итак, аргументы сторонников подобных предположений для подтверждения особой высокорослости растений разных природных зон и районов считаем несостоятельными.

Важнейшим элементом гипотезы о гигантизме сахалинского крупнотравья выдвигалась отзывчивость растений на специфические ростовые вещества. Поиски Н.Н. Чумаковского [38] с сотрудниками природных регуляторов роста у растений не увенчались успехом. Были попытки объяснить высокорослость растений плоидностью. Рассматривая результаты определения хромосомных чисел у основных представителей дальневосточного крупнотравья, приведенных в работах ботаников, следует отметить, что изученные виды имеют широкий диапазон набора хромосом [2n – от 10-14 до 96], поэтому увязывать высокорослость с их плоидностью нет оснований [21]. Итак, получить конструктивный ответ на основные вопросы, объясняющие феноменальное явление крупнотравья, не удалось. Теоретические предпосылки "гигантизма" не подтвердились экспериментально, и их дальнейшее продвижение было приостановлено. Но до сих пор при освещении уникальных природных ресурсов Даль-

него Востока остается привлекательной концепция гигантизма крупнотравья [1, 20]. Результаты ее изучения позволили направить внимание ученых на решение вопросов экологии и структурно – функциональной организации высокопродуктивных экосистем.

Оценивая архитектонику представителей крупнотравья, необходимо отметить разнообразие их морфоструктурных свойств, динамизм и адаптационную пластичность. Благодаря этому растения успешно противостоят конкуренции в составе некоторых лесных и луговых сообществ. Нам удалось подтвердить природную устойчивость высокорослости у лабазникового крупнотравья в верховьях р. Кашкан у Пущинских термально – минеральных источников на Камчатке. В этом районе в 1909 г. В.Л. Комаровым были выполнены оригинальные фотографии травостоев, фотосъемку и описание которых мы повторили через 70 лет.

Доминанты крупнотравных ценозов характеризуются интенсивным ростом побегов и быстрым формированием важнейших морфоструктурных элементов. Растения за короткий вегетационный период создают мощный ассимиляционный аппарат, аналоги которого у видов природной флоры встречаются очень редко. Листья у крупнотравных растений имеют различную форму, что очень важно при совместном произрастании видов в составе сообществ. За счет ярусного размещения листьев по высоте побегов, их мозаичной горизонтальной проекции и переменной пространственной ориентации растения обладают высоким продукционным потенциалом. Гено- и фенотипические морфоструктурные признаки у крупнотравья способствуют формированию их оптимальной архитектоники. Наиболее заметны структурные особенности у высокорослых растений в сомкнутых сообществах с большой производительностью.

Перспективы использования уникальных свойств роста, оптимальное размещение основных фитоэлементов в пространстве и высокая продуктивность растений оказались привлекательными для прикладной ботаники, но не получили должного внимания специалистов в области моделирования фотосинтетической деятельности растительного покрова. Между тем, характер архитектоники и динамика морфометрических параметров у видов крупнотравья указывают на возможность их использования в качестве природного объекта для модельного описания продукционных процессов высокоэффективных травяных экосистем.

Результаты фитоактинометрических исследований в крупнотравных сообществах показали, что растения в процессе жизнедеятельности

тельности не испытывают серьезного лимитирующего воздействия радиационных потоков. По отношению к солнечной радиации группировки в различных экологических условиях характеризуются высокой поглощающей способностью. Огромная листовая поверхность и ее оптимальное пространственное распределение в пределах объема, занимаемого экосистемами, способствуют поглощению максимально возможного количества (85–90 %) солнечной энергии. При минимальном отражении и ничтожном пропускании (0,9–5,1 %) лучистой энергии растения, поглощая основную часть радиации, используют ее для эффективных процессов жизнедеятельности. Благоприятное распределение солнечной радиации внутри растительных сообществ связано с их оптимальной архитектурной. Отзывчивость морфоструктурных органов доминантов крупнотравья на воздействие радиационных потоков, благодаря быстрой адаптации растений к изменению условий, отражается на их геометрических свойствах. Приспособительные реакции для поглощения солнечной радиации у видов крупнотравья – очень важное природное морфобиологическое свойство растений.

Хорошая поглощающая способность, а также индивидуальные свойства геометрической структуры сообществ обеспечивают эффективное использование энергетических потоков с целью сохранения стабильной продукционной деятельности растений. Изученные виды крупнотравья обладают очень высокими потенциальными и реальными возможностями для устойчивого фотосинтеза. Высокая продуктивность фотосинтеза растений в начале вегетации, когда листовая поверхность еще не сформирована, связана с интенсивным использованием запасящихся веществ из мощных подземных органов, а также с благоприятным водоснабжением. В процессе быстрого роста и увеличения ассимиляционных органов фотосинтетическая деятельность сообществ замедляется. Снижение продуктивности фотосинтеза во второй половине вегетации мы связываем с водообеспеченностью почвы и естественным старением растений.

Крупнотравные сообщества, их доминанты и основные представители в приокеанических районах Дальнего Востока характеризуются очень высокой биологической продуктивностью не только в оптимальных экологических условиях, но и при недостаточном водоснабжении. Наибольшие запасы фитомассы отмечены у фитоценозов на Сахалине (до 7110 г/м² абсолютно сухого вещества), а производительная способность их на Камчатке (до 3270) и Хонсю (до 2890) значительно ниже. Годичный прирост фитомассы

сообществ достигает 3820 г/м². Создавая большую органическую продукцию мощным ассимиляционным аппаратом, ценозы аккумулируют ее основную часть в подземных органах. Отношение надземной фитомассы к подземной у крупнотравья изменяется в зависимости от гидротермических условий местообитания от 1: 0,3 до 1: 10,4. Годичный прирост высокопроизводительных сообществ в оптимальных эдафических условиях нередко превышает общий запас фитомассы на сухих биотопах.

Сравнение наших материалов и литературных данных по продуктивности высококачественных позволяет сделать заключение о феноменальной производительности дальневосточного крупнотравья в суровых условиях северо – восточной Азии.

Крупнотравья характеризуются не только высокой биологической продуктивностью, но и исключительно эффективным использованием солнечной радиации. Экосистемы способны связывать в общей фитомассе до 115, 2 МДж / м² энергии. Средняя величина коэффициента утилизации фотосинтетически активной радиации (энергия видимой области солнечного спектра) достигает высоких параметров (4,9 – 8,7 %), редко наблюдаемых у других растений в природных условиях. Это дает основание сделать вывод о совершенстве их структурно – функциональной организации. Эффективность продукционного процесса и высокий запас энергии в фитомассе крупнотравья определяют не столько размеры их листовой поверхности и количество поглощаемой солнечной радиации, а биологические свойства доминантов и водообеспеченность экосистем. Особенности утилизации энергии сообществами в разных местообитаниях показывают, что потенциальные возможности растений в биопродукционном процессе не исчерпываются.

В период бурного весеннего роста использование ценозами энергии видимой области солнечного спектра (13–22 %) достигает уровня, теоретически обоснованного для модельных высокопроизводительных фотосинтезирующих систем. Такая эффективность функционирования сообществ подтверждает вывод об уникальности ростовых процессов дальневосточного крупнотравья и коренным образом меняет представления о природных возможностях растительного покрова. Феномен крупнотравья не связан с особым «гигантизмом» растений, а обусловлен их генетическими свойствами, биоморфологией, структурно – функциональными особенностями и комплексом внешних благоприятных факторов.

Первым исследователем, пытавшимся объяснить гигантский рост сахалинского

крупнотравья, был проф. М.Г. Попов, обладавший необыкновенной проницательностью. В своей рукописи, опубликованной ботаниками – энтузиастами в 1969 г., он в 1948 г. писал: ”В этом скоростном и интенсивном росте главным фактором является вода и только вода – вода почвы и воздуха... сахалинская трава растет на воде и состоит главным образом из воды” [29, с. 58, 60]. Если предположить, что природному феномену с огромной фитомассой и быстрым ростом требуется большое количество воды, остается неясным, каким образом растения – гиганты при интенсивном росте и громадной испаряющей поверхности, произрастая в суровых климатических условиях Дальнего Востока, обеспечивают водоснабжение? Районы распространения крупнотравья характеризуются недостаточным увлажнением. В то же время при высокой увлажненности почв на территории Камчатки мы наблюдали массовую гибель крупнотравья в отдельные, даже короткие засушливые периоды, поэтому изучение водного режима представляет интерес в этом плане.

Для получения правильного представления о регулировании водного хозяйства высокогорьем и путях приспособления растений к суровой природной обстановке нами тщательно изучены биотопы (микроклимат и гидротермический режим почв ценозов в крайних условиях их обитания: оптимальные - на пойме, неблагоприятные - на надпойменной террасе) на северной границе распространения крупнотравья (Камчатка) и в средней части ареала (Сахалин). В связи с тем, что южный предел произрастания этих фитоценозов находится в Японии, для сравнения привлечены многочисленные результаты исследований японских ученых.

Во всех районах и на всех участках наблюдений было отмечено, что доминанты являются эдификаторами сообществ и определяют их микроклимат. Основные показатели последнего – относительная влажность и температура воздуха. На Камчатке, когда крупнотравье только начинает отрастать, амплитуда колебаний температур воздуха в течение суток довольно высокая. Например, в середине июня, у поверхности почвы она составляла 2,5 – 28,0 °С. С развитием травостоя колебания температур уменьшались и только в отдельные дни достигали 10 – 13 °С (максимум – 23,4). В начале вегетации в плохоразвитом ценозе изменения относительной влажности воздуха были значительные (в течение дня от 48 до 76 %, в июле – августе – 80 – 98 %). На Сахалине в травостоях разница предельных температур не большая (до 7 °С) в течение всего сезона вегетации, максимальная – такая же как на Камчатке. От-

носительная влажность воздуха на всех участках высокая (с июня по август – 70-98%).

При анализе гидротермического режима почв крупнотравья оказалось, что обеспеченность ценозов водой определяет уровень грунтовых вод и мощность корнеобитаемого слоя почвы (запас влаги в нем). В начальный период развития растений водоснабжение травостоев обеспечивает, образовавшийся в почве после таяния снега, запас влаги, который зависит от мощности снежного покрова и длительности снеготаяния.

По нашим данным, вулканические почвы Камчатки с их слоистостью, высокой влажностью завядания, термическим режимом (только верхние органогенные горизонты прогреваются до 10-15 °С, на глубине 40 см температура почвы 7-10 °С) не благоприятствуют развитию мощных травостоев. На Камчатке на надпойменных террасах в отдельные периоды влажность почвы опускается до влажности завядания. На Сахалине (юго-западное побережье) снижение влажности почвы ниже влажности замедления роста в условиях поймы не наблюдалось даже тогда, когда осадков за вегетацию выпало в 2 раза меньше средней многолетней суммы. Температурные условия этих почв более благоприятны, чем почв Камчатки – в августе на глубине 40 см температура 14-16 °С. В целом оптимум гидротермических условий у дальневосточного крупнотравья отмечен на пойменных биотопах с близким расположением почвенно-грунтовых вод.

Для познания функционирования травостоев необходимо прежде всего иметь представление о водном режиме растений. В связи с самобытностью ценозов такие исследования проведены для выяснения их эколого-географической специфики и особенностей водного баланса. Было определено влияние различной влагообеспеченности на продуктивность травостоев для оценки потенциальных возможностей крупнотравья. При этом использовали различные показатели водного режима. С запасом воды в растениях, ее содержанием в различных органах связано течение всех физиологических процессов. Предельные величины оводненности в различных органах растений характеризуют крайние условия, к которым им приходится приспосабливаться. Учеты влажности листьев на протяжении нескольких сезонов развития растений показали, что верхний предел оводненности у видов на Камчатке – 94-90% (от сырой массы), у сахалинских растений границы этого показателя шире – 95-84%. Наименьшие значения содержания воды, равные 60-67% у растений Камчатки, оказались пределом, соответствующим величинам оводненности, при которых стали наблю-

даться признаки серьезных нарушений водного баланса. При рассмотрении диапазона влажности в пределах одного местообитания разница ни у одного вида не достигала 30%, что мы наблюдали в засушливый период в условиях надпойменной террасы. Такое отклонение характеризовало более затрудненное водоснабжение и менее благоприятные климатические и почвенные условия растений Камчатки по сравнению с крупнотравьем на Сахалине. Способность изменять величину водного запаса в течение дня является адаптивной характеристикой у изученных видов. От высокотравий других географических областей крупнотравья отличаются суточными колебаниями содержания воды в листьях доминантов [3].

Эдификаторы дальневосточного крупнотравья по максимальным величинам содержания воды в листьях близки прежде всего к эфемероидам дубового леса [9], растениям субнивального пояса Кавказа [23] и некоторым луговым травам. Минимальные величины последних намного ниже, чем эти показатели у видов крупнотравья. Стебли, черешки листьев и корни доминантов высокоуровневых ценозов выполняют водозапасающую функцию, что помогает им функционировать при неблагоприятном водоснабжении. На Камчатке крупнотравье удерживает в общей фитомассе до 17,5 мм воды, на Сахалине – 25,5 (луговые высокотравья – не более 2 мм).

Расход воды на транспирацию побегами и ценозами, продуцирующими много органического вещества, значителен. Интенсивная транспирация в июне ведет к большой потере воды, в дальнейшем она снижается, но увеличивается листовая поверхность и в связи с этим возрастает общий расход воды. В отдельные дни в условиях Камчатки на пойме потери воды могут достигать очень высоких величин: у *Heracleum lanatum* 2,1 мм в день на один побег. Столько же теряют луговые травостой в день. В наземной части крупнотравья запас воды достигает 18,3 мм (18,3 л на 1 м² поверхности почвы). В период кульминации травостоев коэффициент водообмена у растений варьирует от 0,18 до 4,2, на сухих биотопах вода в течение дня сменяется от 0,9 до 14 раз, т.е. доминанты ценозов «качают» ее из почвы как мощные насосы. Какая сила нужна растениям для добывания воды? Сосущая сила листьев у доминантов крупнотравья в начале вегетации невысокая (100-800 кПа) в связи с достаточным содержанием влаги в почве и низким температурным режимом корнеобитаемого слоя, она повышается во второй половине вегетации на пойме до 1540 кПа на Камчатке, и до 1700 кПа – на Сахалине. На сухих биотопах в напряженный период водообме-

на мы наблюдали повышение сосущей силы на Камчатке до 2302 кПа, на Сахалине до 2100. Осмотическое давление у изученных видов достигает 2100кПа.

Сопоставление величин сосущей силы и осмотического давления показало, что в первой половине вегетации, когда листья насыщены водой, сосущая сила ниже осмотического давления (растения тургесцентны). Во второй половине вегетации иногда наблюдали преобладание сосущей силы над осмотическим давлением, в результате чего возникло отрицательное тургорное давление.

Специфика водного режима крупнотравья проявилась в связи с особенностями анатомо-морфологических показателей растений и вертикальной неоднородностью условий в травостоях. Расположение устьиц на нижней стороне листа, крупные клетки эпидермиса с извилистыми стенками – характерные черты сциоморфных растений. Рыхлая паренхима с крупными межклеточными полостями у некоторых изученных видов указывает на гигрофильность их листьев. Из-за отсутствия у листьев специальных анатомо-морфологических приспособлений растения легко отдают воду и быстро завядают. При водном дефиците слабо развитая механическая ткань не способна поддерживать огромные листовые пластинки в пространстве и они легко завядают. Начальные признаки завядания проявляются у некоторых представителей крупнотравья в исчезновении блеска поверхности листовой пластинки, затем они обвисают «как кусочки ткани», у других – в скручивании края листа или двухметровые мощные черешки с метровой в поперечнике листовой пластинкой наклоняются до поверхности земли. В данном случае наблюдали превышение расхода воды листьями над ее поступлением, корневые системы не успевали справляться с ее подачей из-за высокой интенсивности транспирации, к вечеру же с понижением последней листья восстанавливают тургор и свой первоначальный вид. Глубокое завядание этими растениями используется как способ сокращения потерь воды.

Особенности водного режима растений и ценозов проявились при экстремальных ситуациях на сухих местообитаниях, когда мы наблюдали пороговые значения содержания воды в листьях, высокие величины максимальной интенсивности транспирации и водного дефицита (последний фактически соответствовал критическим значениям), низкое тургорное давление и часто наступающее глубокое завядание.

Вертикальная мозаичность условий и показателей водного режима растений в различных фитоценозах не одинаковы. В разных

слоях высоких травостоев с крупными листьями возникает пестрота радиационных полей, что вызывает неоднородность показателей водного режима растений, сходную с таковыми древесных пород. В оптimumе находятся листья среднего яруса.

За сезон вегетации сообщества *Filipendula camtschatica* на Камчатке в пойме расходуют 760 мм воды при осадках 976 мм в год, из них 75% составляет талая снеговая вода. Изменение ее физико-химического состояния способствует активизации водобмена и повышению биологической продуктивности крупнотравья. Такие же ценозы на Сахалине расходуют за вегетацию до 1470 мм воды. Сообщества *Reynoutria sachalinensis* - до 2440 мм. Величины расхода воды на транспирацию как отдельными растениями, так и сообществами крупнотравья, оказались рекордно высокими по сравнению с таковыми у других травяных экосистем земного шара. Такие высокие значения для крупнотравья не стали пределом. По нашим данным, на небольших локальных участках юго-западного побережья Сахалина, где произрастали гигантские травостои, величины потерь воды оказались значительно выше. На эту территорию (и на острова Хоккайдо и Хонсю) зимой холодные ветры с моря приносят самое большое в мире количество снега, который сдувается с близлежащих территорий в поймы рек, к подножью горных склонов и увалов. Снег предохраняет мощные корневища трав от вымерзания и аккумулирует большой запас биологически активной воды для развития ценозов весной.

В. Н. Ворошилов [5] выделяет ареал, за пределами которого представителей крупнотравья или совсем нет, или они теряют признак высокорослости и при этом иногда представлены особыми расами. Так, *Casalia hastata* на Сахалине достигает высоты 3 м, за пределами крупнотравного ареала (в Сибири и Европе) 0,5 – 1 м; *Angelica sincta* на юге Сахалина – 4 м, в Приморье и Приамурье – 2 м. У *Petasites amplus* на Хоккайдо и Сахалине пластинка листьев имеет 150 см в поперечнике и черешок – 200 см длины, на островах Хонсю и Сикоку, Кюсю, в Корее и Китае пластинка бывает только 15-30 см в поперечнике на коротком черешке. Почему? Если это какие-то особые камчатско-сахалинские условия, то где эта высокорослость у рядом обитающих луговых растений (*Poa angustifolia*, *Geum allericum* и др.)? Гигантские растения растут и далеко за пределами крупнотравного ареала: *Angelica dahurica* – в Восточной Сибири, Приморье, Приамурье, Корее и Китае.

Опыт интродукции представителей дальневосточного крупнотравья в Главном бота-

ническом саду (г. Москва) подтвердил предположение, что признак высокорослости у них вполне устойчив [6].

Анализ основных экологических условий в районах произрастания высокорослых сообществ помог ответить на поставленные выше вопросы. И.В. Зыков [14] называет снежный покров фактором развития высокотравья. Он, рассматривая значение снега для растений горной тайги Кузнецкого Алатау, приходит к выводу, что мощный снежный покров (до 2 м) с рыхлой его структурой обеспечивает сохранение положительной температуры почвы в холодное время года, а потому и зимой микрофлора и микрофауна почвы сохраняют свою жизнеспособность. Эта важная мысль ученого осталась незамеченной и не получила развития в нашей стране.

Подчеркивая своеобразие растительности и природных условий южных Курильских островов, лесовед Н.А. Попов [30] удачно назвал район "снежными субтропиками". К сожалению, определение не получило должного признания исследователей региона, хотя объективно отражает эколого-географическую специфику природы юго-восточной притихоокеанской окраины России. В условиях сурового климата при обилии муссонных зимних осадков здесь накапливаются огромные запасы снега, благодаря которым в холодный период успешно выживают многие южные растения, а летом тающие снежники поддерживают оптимальное водоснабжение влаголюбивых видов. Для этой части территории характерно высокое флористическое разнообразие и особая фитоценотическая неповторимость растительности. С природой "снежных субтропиков" в широком понимании их границ мы связываем распространение дальневосточного крупнотравья.

Интересные материалы были получены Тен Хак Муном [34] на Сахалине об особой микробиологической активности почв: сырая масса микроорганизмов составляет 14 т /га, или 12-14 % от всей надземной массы крупнотравья, что в 2 раза превышает микробную биомассу под рядом растущим низкостебельным разнотравьем. В летний период процессы минерализации идут весьма интенсивно, за 1,5 месяца разлагается более 50 % органических остатков. В течение 1 года перерабатывается полностью растительный опад предыдущего года.

М. Нумата и К.Огава [45] отмечают, что границы выпадения обильных осадков совпадают с границей распространения крупнотравья. Зимние осадки на Хоккайдо и северо-западе Хонсю очень сходны: глубина снежного покрова на высоте 600 м над уровнем моря 1-2 м. Участки крупнотравья длиной до 100 м и более заняты *Petasites amplus*

и *Сasalia hastata*. Высота травостоев до 2 м. Зимой на территорию Японии (Хоккайдо и Хонсю), обращенную к Японскому морю, выпадает больше снега, а на участках, обращенных к океану, его нет [53, 54]. На приведенных автором картах среднегодовой глубины снега видно, что там, где снега выпадает менее 50 см, крупнотравье не произрастает.

В центральной Японии (префектура Нагано) распределение крупнотравья на северных склонах обусловлено толщиной снега. В связи с тем, что почва под снегом не промерзает, там где толщина снега более 90 см, преобладает высокотравье, а где 50 см и меньше произрастает *Sasa*.

Итак, на Камчатке, флороценотический комплекс крупнотравья обеднен видами и расселению ценозов севернее препятствуют низкие летние температуры и короткий период вегетации. На Сахалине, Курилах и Хоккайдо условия оказались благоприятными для формации крупнотравья, представленной растениями с умеренными потребностями в тепле и распространенной в основном в долинных местообитаниях. На о-ве Хонсю встречаются флористически разнообразные, но менее развитые ценозы с невысокими растениями в субальпийском поясе гор, что указывает на неблагоприятные условия этого района для произрастания и расселения крупнотравья, его отдельных компонентов, из-за более высокого уровня тепла.

Наиболее благоприятные условия для роста и развития крупнотравья оказались на Сахалине в юго-западной его части. Здесь атмосферных осадков выпадает больше, чем в Приморье и на Камчатке, особенно зимних в виде снега. Отрастание растений начинается сразу же после схода снега. Этот период характеризуется обилием талой биологически активной влаги, благотворно влияющей на растения и микроорганизмы. Т.А. Работнов [31] считает, что это связано с большим содержанием в ней кислорода, растворимость которого возрастает с понижением температуры воды. Высказывалось мнение, что биологическая активность талой воды обуслов-

лена изменением структуры ее молекул [4, 10, 36].

В юго-западной части Сахалина рост и развитие травостоев происходит при благоприятном сочетании факторов среды (равномерное выпадение осадков в течение года и периода вегетации, обильные зимние осадки, оптимальные среднесуточные температуры воздуха). Здесь наблюдались лучшие эдафические факторы для крупнотравья (высокое увлажнение почвы, ее тяжелый механический состав, способствующий созданию анаэробных условий для развития азотофиксирующих микроорганизмов, пониженные температуры почвы), чем в других районах Дальнего Востока.

Нами было замечено, что границы выпадения обильных осадков в виде снега в приокеанических районах Дальнего Востока совпадают с ареалом крупнотравья. Распространение высокотравий в нашей стране и за ее пределами связано со снежным покровом, его глубиной и продолжительностью.

Выводы

Самобытные сообщества дальневосточного крупнотравья распространены в приокеанических районах северо-восточной Азии. Высокорослость ценозов обусловлена наследственными свойствами растений и реализуется при наличии глубокого и продолжительного снежного покрова, предохраняющего мощные корневища растений с большим запасом воды и питательных веществ от вымерзания и аккумулирующего запас биологически активной воды. Кроме того, существование ценозов возможно при сочетании комплекса факторов: хороших эдафических условий (оптимальное увлажнение почвы с близким залеганием грунтовых вод и пониженные ее температуры, повышенная микробиологическая активность и высокая содержание азота), высокой относительной влажности воздуха и умеренных ее температур в период развития травостоев.

Продуктивность крупнотравья в основном определяет биологически активная влага в почве от тающего снега, запас воды и питательных веществ в мощных корневищах.

Список использованной литературы

1. Артамонов В.И. Занимательная физиология растений. М.: Агропромиздат, 1991. 336 с.
2. Белая Г.А. Экология доминантов камчатского крупнотравья. М.: Наука, 1978. 124 с.
3. Белая Г.А. Структура и функционирование высокопродуктивных травяных экосистем. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 272 с.
4. Блох А.М. Структура воды и геологические процессы. М.: Недра, 1969. 294 с.
5. Ворошилов В.Н. Методологические аспекты изучения флоры советского Дальнего Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1981. 32 с.
6. Ворошилов В.Н. Феномен дальневосточного крупнотравья // Природа, 1982. №2. С. 28-35.
7. Гагидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1974. 226 с.
8. Горчаковский П.Л. Луга высокогорных районов Урала. Свердловск: Уральск. кн. изд-во, 1955. 32 с.
9. Горышина Т.К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с.
10. Гуман А.К. Особенности талой воды // Структура и роль воды в живом организме. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. Сб. 1. С. 179-189.

11. Зими́на Т.А., Бутовский Б.Г., Насонова С.В., Крюкова Т.Н. О действии и последствии нефтяного ростового вещества (НРВ) при обработке семян некоторых культур в южной части Сахалина // Тр. СахКНИИ СО АН СССР, 1966. Вып. 17: Растения и факторы внешней среды. С. 126-130.
12. Зими́на Т.А., Насонова С.В., Тен Хак Мун, Федорова Л.В. О росте и экологии некоторых представителей сахалинского крупнотравья // Тр. СахКНИИ СО АН СССР, 1966. Вып. 17: Растения и факторы внешней среды. С. 141-159.
13. Зыков И.В. Кипрей и его хозяйственное применение на севере // Природа, 1946. № 1. С. 78-80
14. Зыков И.В. Факторы высокоотравья в горных ландшафтах // Ботан. журн., 1956. Т. 41. № 8. С. 1208-1212.
15. Ионов Р.Н. Высокоотравные луга Киргизского хребта: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 31 с.
16. Качура Н.Н. Морфобиоэкологический анализ жизненных форм основных видов изучаемых ценозов // Биологическая продуктивность луговых сообществ Дальнего Востока. М.: Наука, 1981. С. 49-91.
17. Комаров В.Л. Путешествие по Камчатке в 1908-1909 годах. Камчатская экспедиция Ф.П. Рябушинского. Бот. отд. Вып. 1. М., 1912. 456 с.
18. Комаров В.Л. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 2-52.
19. Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки. СПб.: Изд. имп. АН, 1755. Т. 1. 438 с.; Т.2. 319 с
20. Леонов П.А., Панькин И.В., Белоусов И.Е. Область на островах. Южно-Сахалинск: Дальневост. кн.изд-во, 1970. 426 с.
21. Морозов В.Л. Феномен природы-крупнотравье. М.: Наука, 1994. 228с.
22. Морозов В.Л., Белая Г.А. Экология дальневосточного крупнотравья. М.: Наука, 1988. 255 с.
23. Нахуцришвили Г.Ш. Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1972. 52 с.
24. Овчинников П.Н. О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. 1948. Вып. 10. С. 27-30.
25. Ожегов С.И. Словарь русского языка. М.: Русский язык, 1986. 797 с.
26. Панютин П.С. Высокоотравье западного Кавказа // Изв. гос. геогр. о-ва, 1939. №9. С. 1339-1351.
27. Пономарева В.В. Некоторые особенности почвообразования на о. Сахалин и вопросы экологии луговых трав // Почвоведение, 1971. №10. С. 18-29.
28. Пономарева В.В. Условия водно-минерального питания растений, типы растительности и почвообразование // География, генезис и плодородие почв. Л.: Колос, 1972. С. 24-32. (Тр. ВАСХНИЛ; вып.5).
29. Попов М.Г. Растительный мир Сахалина. М.: Наука, 1969. 136 с.
30. Попов Н.А. Снежные субтропики // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВФ АН СССР, 1961. Вып. 1. С. 51-56.
31. Работнов Т.А. Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176с.
32. Ронгинская А.В. Динамические процессы в луговых фитоценозах (на примере лугов Салаирского кряжа). Новосибирск: Наука, 1988. 159с.
33. Смирнов И.А. Динамика крупнотравья в подтаежных березняках // Экология и физиология растений. Калинин, 1974. Вып. 1. С. 34-38.
34. Тен Хак Мун. Микробиологические процессы в почвах островов приокеанической зоны. М.: Наука, 1977. 180с.
35. Толмачев А.И. Введение в геоафию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
36. Угаров Г.С. Особенности поглощения талой воды семенами растений // Физиологические и биохимические основы адаптации растений к условиям Севера. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1976. С. 84-86.
37. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990с.
38. Чумаковский Н.Н. К вопросу о природных регуляторах роста высокорослых видов растений на Сахалине // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1970. С. 169-174.
39. Balatova-Tulackova E. Synokologische verhältnisse der Filipendula ulmaria-gesellschaften NW-Bohmes // Folia geobot. et phytotaxon, 1979. Vol. 14. P. 225-258.
40. Blazkova D. Contribution to the knowledge of tall-herb communities from northern Norway // Folia geobot. et phytotaxon, 1981. Vol. 16, № 1. P. 45-59.
41. Glenn S.M., Collins S.L. Patch structure in tallgrass prairies: Dynamics of satellite species // Oikos, 1990. Vol. 57, №2. P. 229-236.
42. Kauppi P., Selkainaho J., Puttonen P. A method for estimating above-ground biomass in Phragmites stand // Ann. bot. fenn. 1983. Vol. 20. №1. P. 51-55
43. Miyawaki A. Vegetation of Japan, compared with other regions of the world. Tokio: Gakken, 1967. 535 p.
44. Numata M., Miyawaki A., Itow S. Natural and seminatural vegetation in Japan // Blumea, 1972. Vol. 20. № 2. P. 435-496.
45. Numata M., Ogawa K. A field experiment at a stand of Phyllostachys bambucoides. 1, 2 // J. Coll. Arts and Sci. Chiba Univ., 1959. Vol. 2. P. 284-294; Vol. 3. P. 61-70.
46. Ohba T. Syntaxonomische Studien über die Standenflurengesellschaften der subalpinen Stufe Japan. 2 // Bull. Kanagawa Pref. Mus., 1976. №9. P. 9-36.
47. Ohwi J. New flora Japan. Tokyo: Shibundo, 1983. 1716 p.
48. Olson J. S. Geographic index of world ecosystems // Ecol. Stud. 1970. Vol. 1. P. 66-84.
49. Pallas P. S. Nachricht von dem oekonomischen Gebrauch des wilden Barrenklaus (Sphondylium) und einiger andern Krauter und gewalchse bei den Kamtschadalen // Stralsundisches Mag., 1769. Bd. 5. S. 411-434.
50. Stejneger L. The Russian Fur-Seal Islands // Bull. of the U.S. Fisch. Commision, 1896. Vol. 16. P1-146.
51. Vogel A. Angelica archangelica - Hochstaudenfluren auf Island natürlich oder anthropogen? // Flora, 1988. Vol. 180. №1/2. P. 19-29.
52. Walter H. Die Vegetation der Erde. Bd. 2. Die demassigten und arktische Zonen. Jena-Stuttgart: VEB Gustav Fischer. 1968. 1001 S.
53. Yoshino M.M. Altitudinal vegetation belts of Japan with special reference to climatic conditions // Arct. and Alp. Res. 1978. Vol. 10. №2. P. 449-456.
54. Yoshino M.M. Reginality of climatic change in Monson Asia // Climatic change and food production. Tokyo: Univ. press, 1978. P. 331-342.

Статья поступила в редакцию 29. 02. 2000г.