

В.И.КРАСИКОВА

# БИОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КРАСНИКИ НА САХАЛИНЕ



07 09  
K980

УДК:581.5+581.6:582.912+502.7(571.642)

Красикова В. И. Биология и рациональное использование красники (*Vaccinium praestans* Lamb.) на Сахалине. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. 108 с.

В работе представлены результаты восьмилетних стационарных и маршрутных исследований биологии и экологии красники. Описан онтоморфогенез. Охарактеризован процесс формирования урожая, начиная от закладки генеративных почек до полного созревания плодов. Приведены сведения об урожайности и запасах. Предложены рекомендации по рациональному использованию и охране.

Книга рассчитана на ботаников, лесоводов, работников лесного хозяйства.

Ил. 34, табл. 17, библ. 100.

Издано по решению  
Редакционно-издательского совета ДВНЦ АН СССР

Ответственный редактор д. б. н. С. С. Харкевич

Рецензенты д. б. н. И. А. Бункина, к. б. н. В. Ю. Баркалов

1918-4-89

## ВВЕДЕНИЕ

В Сахалинской обл., где из-за своеобразных климатических условий отсутствуют садоводство и виноградарство, а также недостаточно развито промышленное ягодоводство, дикорастущие ягоды представляют существенный запас пищевых ресурсов. Использование ягод природных экосистем способствует лучшему обеспечению населения в продовольственном отношении, обуславливает разнообразие питания, улучшает структуру пищевого рациона. Кроме непосредственно пищевой ценности ягоды обладают высокими лечебно-диетическими свойствами, служат сырьем для пищевой и фармацевтической промышленности. Среднегодовой объем централизованных заготовок дикорастущих ягод (по данным Сахалинского областного статистического управления за 1975—1985 гг.) составил 568 т, культурных плодово-ягодных (смородина, земляника, крыжовник, черноплодная рябина, груша) — 645 т. Для личных нужд население острова ежегодно заготавливает не менее 600 т ягод.

Среди дикорастущих ягодных растений Сахалинской обл. в настоящее время особой популярностью пользуется красника *Vaccinium praestans* Lamb., интенсивное использование которой отмечено начиная с середины 60-х гг. XX в. В последние годы интерес к краснике возрос также и за пределами области, о чем свидетельствуют многочисленные заказы на семенной и посадочный материал.

Красника, занимающая ограниченный ареал, массово представлена только на о-ве Сахалин, который является единственным местом, где осуществляются промышленные заготовки плодов этого пищевого растения. Ягоды красники широко используются населением острова для приготовления соков, джема, пасты, варенья, в меньшей степени, из-за высокой кислотности и своеобразного запаха, они употребляются в свежем виде. Местная кондитерская промышленность выпускает тонизирующие напитки «Горный воздух» и «Красничка», мармелад «Красника». В виде консервов вырабатывается красничный сок с сахаром и без сахара, красника протертая с сахаром. В народной медицине сок из ягод красники используется при гипертонии, простудных заболеваниях. Считается, что употребление ягод красники значительно улучшает пищеварение.

В настоящее время антропогенные нагрузки на красничники острова резко возросли. Этому способствовали следующие факторы: развитие сети дорог, увеличение личного и общественного

транспорта, организация массовых выездов на предприятиях в период сбора ягод, а также повышение закупочных цен. Кроме того, возросло число отпускников, не выезжающих летом за пределы острова. Такое сильное воздействие приводит к снижению продуктивности естественных красничников. Поэтому настало время, когда необходимо проводить заготовки рационально, с учетом эколого-биологических особенностей вида. Между тем в литературе имеются лишь отрывочные сведения о биологии и распространении красники (Рыбак, 1950; Толмачев, 1954а; Никитин, 1957; Есаулов, Мальцев, 1972; Есаулов, 1974; Черняева, 1979; Дуплищев, Дайнеко, 1981; Мазуренко, 1982).

Настоящая работа представляет собой первое полное монографическое исследование по биологии, экологии, запасам, охране и рациональному использованию красники. Сведения, содержащиеся в работе, помимо теоретического интереса имеют важное практическое значение. Прежде всего они служат основой для разработки мероприятий по рациональному использованию, воспроизводству и охране естественных красничников о-ва Сахалин. Переданные в Управление облрыболовпотребсоюза рекомендации «Сроки сбора ягод красники и планирование заготовок с учетом колебаний по годам» и «Краткосрочное прогнозирование урожая ягод красники» используются в районах хозяйственной деятельности коопзверопромхозов при объявлении населению сроков сбора и при планировании заготовок. На основании наших разработок Сахалинский областной Совет народных депутатов начиная с 1982 г. запретил на территории острова преждевременный сбор плодов красники.

Работа является результатом стационарных и маршрутных исследований, проведенных в течение полевых сезонов 1977—1984 гг. Сделано 200 геоботанических описаний, выполненных согласно методическим указаниям (Сукачев, Зонн, 1961). Названия видов приведены по «Определителю высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974) с учетом работы С. К. Черепанова (1981). Степень увлажнения и богатства почв местообитаний установлена по экологическим шкалам (Раменский и др., 1956). Определение типа почв и pH проведены по методу Алямовского с комбинированным индикатором (Аринушкина, 1962).

Жизненная форма красники описана по методике И. Г. Серебрякова (1964) с учетом терминологии и классификации типов побегов, разработанной М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряковым (1977) для кустарников. Фенологические наблюдения проведены по методике И. Н. Бейдеман (1974), а результаты обработаны статистически (Зайцев, 1973). В основу исследований по изучению особенностей цветения и опыления положена методика А. Н. Пономарева (1960).

Для выяснения зависимости числа раскрывающихся цветков от температуры и относительной влажности воздуха на уровне

2 м и 3 см и температуры почвы на глубине 5 см применен центральный метод факторных моделей (Иберла, 1980).

Урожайность плодов в различных ценозах определяли на пробной площади размером 0,4—1,3 га, в пределах которой случайным образом закладывали учетные площадки размером 50×50 см. Число их, обеспечивающее точность определения 15—20%, вычисляли по формуле (Василевич, 1969) и определяли для каждого конкретного ценоза (Корнева и др., 1980). Все ягоды с каждой площадки собирали, подсчитывали и взвешивали. Урожайность вычисляли с учетом проективного покрытия. Данные обработаны статистически (Плохинский, 1970).

Определение запасов выполнено по методике А. А. Скрыбиной (1978). Собственные данные дополнены лесоустроительными материалами Сахалинского управления лесного хозяйства.

Микроклимат исследовали на специально оборудованных площадках с помощью термографов, гигрографов, максимальных, минимальных и срочных термометров, а также почвенно-глубинных термометров Савинова. Осадки измеряли осадкомером Третьякова. Обработка материалов проведена по общепринятым методикам (Руководство..., 1948; Наставления..., 1958). Влажность почвы определена весовым методом (Бейдеман, Филенко, 1959). Изоплеты вычерчены по Г. С. Базыкиной и А. А. Роде (1976).

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность всем сотрудникам Отдела островных биоресурсов Института морской геологии и геофизики ДВНЦ АН СССР, помогавшим мне в выполнении работы, особенно А. М. Алексеевой, А. И. Абеевой, Н. А. Каплинской, В. А. Кейш, Ю. А. Колеснику. Особо признательна к. б. н. И. Г. Корневой, способствовавшей организации и проведению настоящего исследования. За содействие в выполнении работы ценными советами и замечаниями благодарна также профессору С. С. Харкевичу.

# ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

## Орография

О-в Сахалин расположен у восточной окраины Азиатского материка (141° и 144° в. д.), он вытянут в меридиональном направлении на 948 км. Северная часть острова достигает 54° с. ш. и расположена ближе к материку, южная — 45° с. ш. и приближена к Курильским островам. С севера и востока остров омывается водами холодного Охотского, с запада и юго-запада — теплого Японского морей. О-в Сахалин занимает площадь около 78 тыс. км<sup>2</sup>. По особенностям рельефа его условно можно разделить на три части: северную — от 54° до 51° с. ш., центральную — от 51° до 48° с. ш., южную — от 48° до 45° с. ш.

Северная часть острова представляет собой в основном пологую равнину с небольшими обособленными грядами сопок умеренной высоты. Центральная и южная части более гористы. Все основные горные хребты вытянуты вдоль длинной оси острова. Абсолютные высоты гор невелики. Большая часть их достигает 600—700 м над ур. м. Наиболее значительные высоты ряда вершин центральной части острова — гора Лопатина (1609 м над ур. м.) и гора Возвращения (1322 м над ур. м.). В южной части Сахалина наивысшие точки едва превышают 1000 м (гора Чехова — 1046 м над ур. м.).

Стационар, где проводились исследования, расположен в южной части острова около пос. Утесное Корсаковского р-она, по восточному побережью зал. Анива. Рельеф района гористый. Сопки высотой 50—180 м над ур. м. Фитоценозы с участием красники распространены по склонам сопок на высоте 100—180 м. Микрорельеф склонов бугристый. Бугорки небольшие, 1,5—2 м в ширину, 20—30 см в высоту. Они образовались на местах обгоревших и срубленных пней, упавших деревьев.

Горный рельеф о-ва Сахалин, его островное положение, большая протяженность с севера на юг, соседство с холодным Охотским и теплым Японским морями обуславливают своеобразие климата, почв, а также распределение растительности.

## Климат

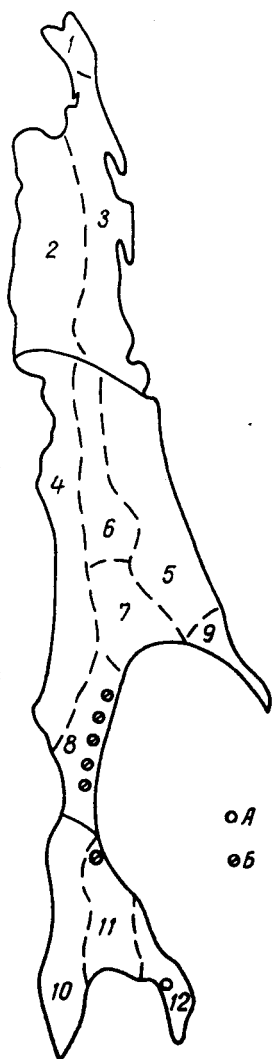
Климат острова носит муссонный характер. Большое влияние на него оказывают окружающие моря, которые в зимнее время

повышают температуру воздуха, а в летнее снижают. Климат острова неоднороден. А. И. Земцова (1968) выделяет в пределах о-ва Сахалин 3 климатические области (рис. 1).

С продвижением с севера на юг среднегодовые температуры повышаются, количество осадков увеличивается, изменяются другие климатические показатели. Так, среднегодовая температура воздуха в среднесахалинской горной климатической области

**Рис. 1.** Климатическое районирование о-ва Сахалин (по А. И. Земцовой, 1968) и пункты стационарных (А) и полустационарных (Б) исследований красники.

**Северо-Сахалинская низменная область:** 1 — п-ов Шмидта, 2 — побережье Амурского лимана и внутренняя часть Северного Сахалина, 3 — северо-восточное побережье Сахалина;  
**Среднесахалинская горная область:** 4 — западное побережье и Западно-Сахалинские горы, 5 — восточное побережье и Восточно-Сахалинские горы, 6 — Тымовская долина, 7 — Поронайская долина, 8 — восточные склоны Камышового хребта, 9 — п-ов Терпения;  
**Южно-Сахалинская область:** 10 — юго-западное побережье и южная часть Камышового хребта, 11 — Южно-Сахалинская низменность, 12 — юго-восток Сахалина



(центральная часть острова) равна  $-1,9^{\circ}$ , в южносахалинской  $+2,1^{\circ}$ , среднегодовое количество осадков составляет соответственно 600 и 800 мм.

Специфическими особенностями климата о-ва Сахалин являются затяжная снежная зима, холодное начало лета, преобладание постоянно дующих ветров (зимой северных, летом южных), высокая относительная влажность воздуха летом (85—90%, нередко до 100%) и частые туманы.

Основные красничные массивы расположены в среднесахалинской горной области (районы 4, 7, 8, 9), отличительными особенностями климата которой являются умеренно холодная многоснежная зима и умеренно холодное лето. Стационар находится в юго-восточном районе южносахалинской климатической области. Для этого района характерны сравнительно теплая зима и прохладное лето. Охлаждающее влияние на побережье зал. Анива оказывает проходящее вдоль восточного берега острова холодное Сахалинское течение. Кроме того, для этой территории весной и летом характерны густые туманы, способствующие меньшему нагреванию земли лучами солнца. Среднегодовая температура в районе стационара  $+3^{\circ}$ , среднемесячная (самого холодного месяца января)  $-11^{\circ}$ , теплого августа  $+17^{\circ}$ . Безморозный период составляет 140—160 дней (рис. 2) (для сравнения отметим,

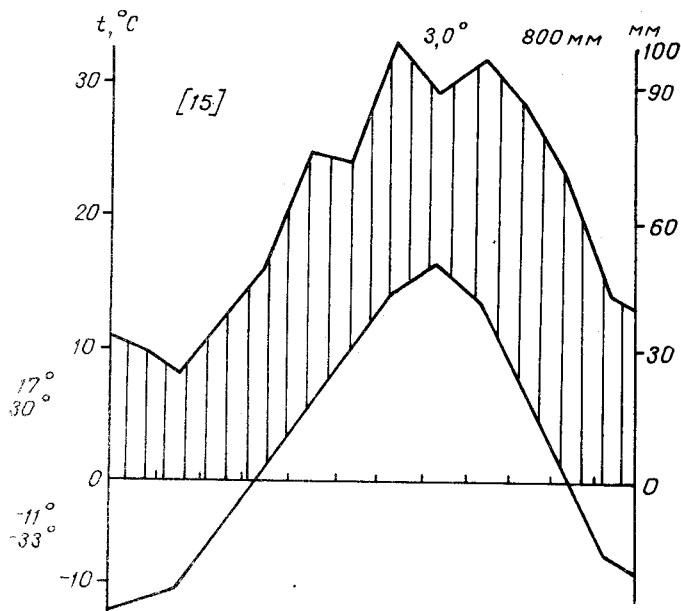


Рис. 2. Климатодиаграмма стационара по изучению красники (окрестности пос. Утесное Корсаковского р-на)



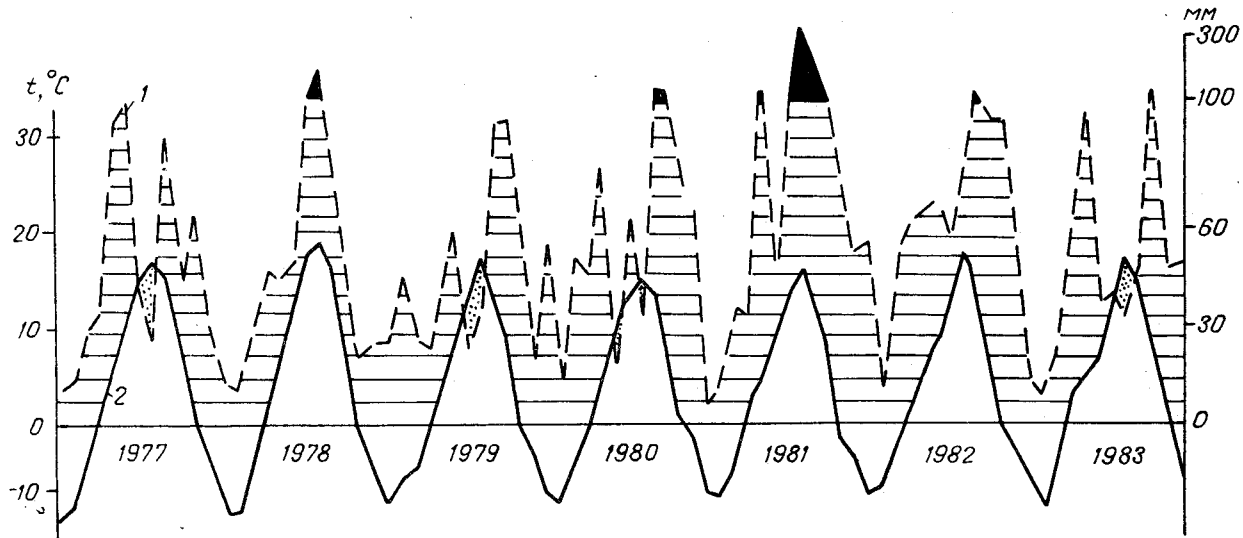


Рис. 3. Климациаграмма стационара за годы исследований: 1 — сумма месячных осадков, 2 — среднемесячная температура воздуха

что в центральной части острова он достигает 100 дней). Отрицательной среднемесячной температурой характеризуются 5 месяцев в году. Повышение температуры происходит с февраля, достигая максимума в августе, затем наблюдается ее неуклонное снижение к зиме.

Распределение осадков по всему острову имеет муссонный характер. Минимум отмечается в феврале (в районе стационара 22 мм), максимум — в июле и сентябре (соответственно 80 и 92 мм). Постоянный снежный покров в центральной части острова устанавливается в конце октября—начале ноября, в южной позже—в конце ноября—начале декабря. Сход снега на юге обычен в первых числах апреля, в центральной части — в конце апреля—начале мая.

Изменения среднемесячных температур воздуха и количества осадков на стационаре в 1977—1984 гг. представлены на рис. 3. Наиболее высокие среднемесячные температуры воздуха в период вегетации отмечались в 1978, самые низкие — в 1981 и 1983 гг. По сумме осадков наиболее влажным был 1981, самым засушливым — 1984 г. Накопление тепла и суммы осадков в течение вегетационного сезона в различные годы происходило по-разному (табл. 1, 2).

За период наблюдений среднесуточные температуры в июле, августе и сентябре никогда не опускались ниже 5°. В начале же вегетации красники (май—июнь) возможны возвраты холодов,

Таблица 1

Динамика накопления суммы положительных (верхняя цифра)  
и эффективных (нижняя цифра) температур (выше 5°)

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Сумма	% от нормы
1977	167	291	450	496	444	236	2084	99
	126	282	450	496	444	212	2034	98
1978	214	339	558	546	435	208	2300	109
	198	334	558	546	435	177	2247	108
1979	155	303	406	549	423	245	2081	99
	111	303	406	549	423	233	2025	98
1980	158	339	422	450	405	202	1975	93
	142	339	422	450	405	155	1913	92
1981	149	276	446	474	369	229	1944	92
	105	272	446	474	369	202	1867	90
1982	195	283	443	538	437	232	2128	101
	144	283	443	538	437	222	2067	100
1983	168	206	383	527	385	180	1849	88
	127	188	383	527	385	143	1753	85
1984	177	395	509	513	416	206	2216	105
	133	395	509	513	416	181	2147	104
Среднее многолет- нее (нор- ма)	171	297	456	530	417	233	2104	100
	143	285	456	530	417	220	2051	100

Т а б л и ц а 2

Распределение осадков за вегетационный период

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Сумма
1977	92	107	47	27	93	45	411
1978	44	51	224	116	44	42	521
1979	45	62	24	38	94	95	358
1980	80	17	66	30	122	120	435
1981	127	44	112	344	158	113	898
1982	66	69	56	78	129	93	491
1983	106	35	42	32	48	114	377
1984	20	75	31	60	101	59	347
Среднее многолетнее (норма)	74	72	100	87	96	85	514

поэтому в мае всегда (в июне реже) сумма эффективных (выше 5°) температур ниже суммы положительных. Наиболее теплым был вегетационный сезон в 1978 г., самым прохладным — в 1983 г.

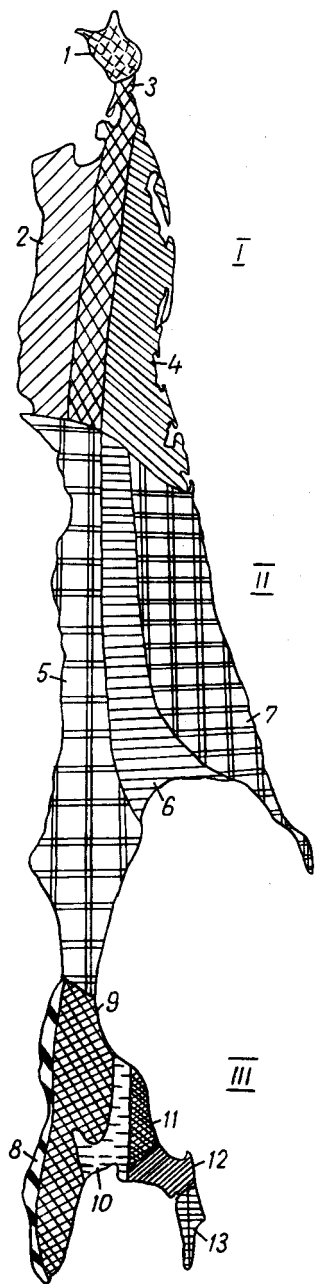
Максимальное количество осадков, выпавших за сезон, отмечено в 1981 г., минимальное — в 1979 и 1984 гг. Наиболее влажными месяцами зафиксированы июль 1978 (224 мм) и август 1981 г. (344 мм), засушливыми — июль 1979 (24 мм) и 1984 г. (31 мм).

В связи с тем что годы исследований значительно различались по погодным условиям, представилась возможность более полно проследить влияние различных метеофакторов на рост и развитие красники, а также на процесс формирования урожая ее плодов.

### Почвы

А. М. Ивлев (1965) выделяет в пределах Сахалинской почвенной области 3 подзоны, включающие 13 районов (рис. 4): I — северная подзолисто-болотная подзона, подразделена на 4 района (1—4); II — центральная комплексная дерново-подзолистая — 3 района (5—7), III — южная буро-дерновая — 6 районов (8—13). В целом на о-ве Сахалин преобладают подзолистые почвы.

Для основных мест обитания красники характерны горно-лесные кислые, горно-подзолистые, горно-лесные бурые почвы. Она также растет на луговых, болотных, лесных дерновых почвах. Стационар расположен на стыке двух почвенных районов: лесных дерновых почв Муравьевской низменности и горно-лесных почв Тонино-Анивского хребта. Кроме этих двух преобладающих типов почв, здесь небольшими участками встречаются луговые и болотные почвы, а также бурые лесные.



**Рис. 4.** Почвенное районирование о-ва Сахалин (по А. М. Ивлеву, 1965): I — северная, II — средняя, III — южная часть; 1 — горно-подзолистые почвы п-ова Шмидта, 2 — северо-западный район болотных почв, 3 — подзолистые почвы Северо-Сахалинской низменности, 4 — северо-восточный район болотных почв, 5 — горно-лесные кислые и горно-подзолистые почвы Западно-Сахалинского хребта, 6 — луговые и болотные почвы Тымь-Поронайской депрессии, 7 — горный район Восточно-Сахалинского хребта горно-лесных кислых поверхностно-глевых почв, 8 — горно-лесные бурые и лесные дерново-перегнойные почвы юго-западного побережья, 9 — горно-лесные бурые почвы южной оконечности Западно-Сахалинского хребта, 10 — луговые и болотные почвы долин рек Сусуя и Лютога, 11 — горно-лесные бурые почвы Сусунайского хребта, 12 — лесные дерновые почвы Муравьевской депрессии, 13 — горно-лесные бурые почвы Тонино-Анивского хребта

Почвенный покров стационара представлен бурой лесной оподзоленной почвой. Ее морфологический профиль имеет следующий вид (описание приведено по данным почвоведом отдела островных биоресурсов ИМГиГ Н. А. Каплинской).

$A_n$  0—3 см. Дернина, густо переплетенная корнями.

$A_1$  3—5 см. Суглинок черного цвета с рыжеватым оттенком, густо переплетен корнями, свежий, переход в горизонт  $A_2$  заметен по окраске, бесструктурный.

$A_2$  5—13 см. Суглинок серого цвета с голубоватым оттенком, уплотнен, увлажнен, плитчатой структуры, густо пронизан корнями, переход в горизонт В заметен по окраске.

$B_n$  13—32 см. Тяжелый суглинок ярко-бурого цвета, плотный, увлажнен, обилие мелких и крупных камней, камни покрыты шоколадно-охристой пленкой, что придает горизонту яркий оттенок, обилие корней растений, структура ореховатая, переход в горизонт ВС заметен по сложению и структуре, частично по окраске.

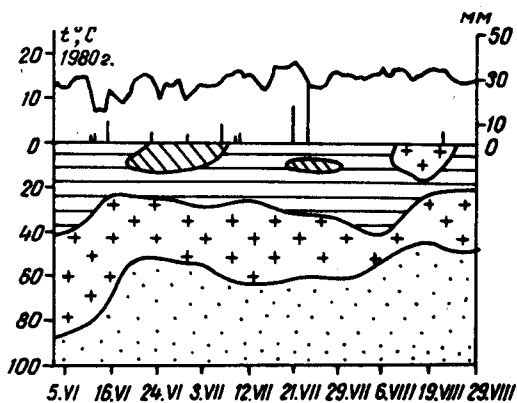
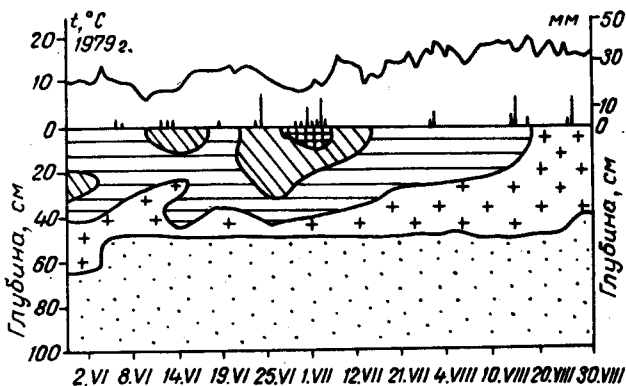
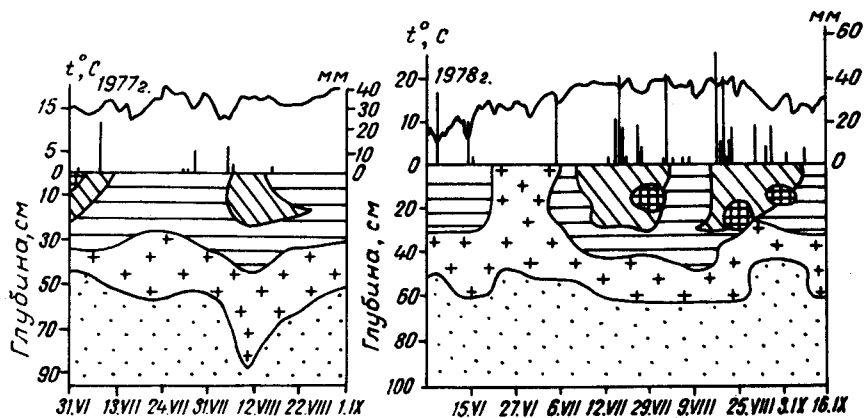
$BC_n$  32—45 см. Тяжелый суглинок темно-желтого цвета, увлажнен, менее плотный, чем горизонт В, корни растений, обилие мелких и крупных камней, структура творожистая, переход в горизонт С заметен по сложению и структуре.

$C_n$  45—74 см. Тяжелый суглинок грязно-желтого цвета, несолько светлее горизонта ВС (разница в цвете заметна в сухом состоянии), влажный (на стенках сочится вода), обилие камней, единичные корни растений, бесструктурный.

Морфологическое описание свидетельствует об укороченности профиля исследуемой почвы, маломощности генетических горизонтов и не особенно четкой их дифференциации в нижней части разреза. По механическому составу верхние горизонты более легкие, чем нижние.

По данным химического анализа бурая лесная оподзоленная почва характеризуется высоким содержанием гумуса, количество которого в горизонте  $A_1$  достигает 22%. Почва кислая. Кислотность в значительной степени обусловлена алюминием, содержание которого в горизонте В достигает 5—74 мг/экв. Почва обеднена подвижным фосфором. Подвижного калия много в верхнем горизонте (0—3 см), затем содержание его постепенно уменьшается.

Изучение режима влажности бурой лесной оподзоленной почвы (стационар) показало, что содержание воды по почвенному профилю колеблется от 20 до 70% (рис. 5). Переувлажнения не наблюдается даже в дождливые сезоны, что подчеркивает хорошую фильтрацию почв. Иссущение верхних горизонтов отмечается очень редко (влажность составляет 20—30%). Влажность почвы в горизонтах, расположенных ниже 50 см, в течение сезона никогда не бывает высокой (не более 20%). Грунтовые воды в конце мая располагаются на глубине около 1 м, летом снижаются до 1,5 м.



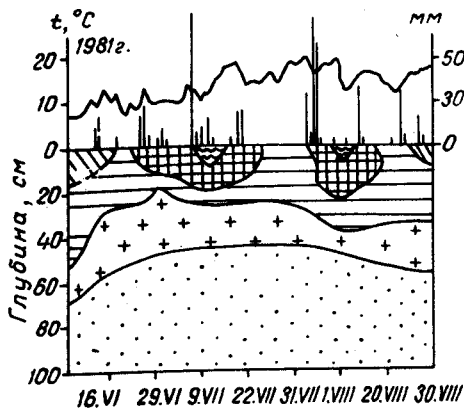
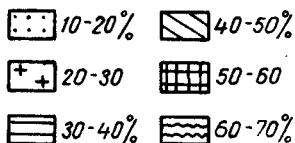


Рис. 5. Хроноизоплеты влажности бурой лесной оподзоленной почвы (в % от ее сухой массы) на стационаре (поляна среди елово-пихтового редколесья)



## Растительность

А. И. Толмачев (1955) относит о-в Сахалин к зоне хвойных лесов и выделяет в ней четыре подзоны: лиственничных лесов, зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели аянской, темнохвойных лесов с преобладанием пихты сахалинской, темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород (рис. 6).

Растительность подзоны лиственничных лесов имеет заметно выраженный таежный характер. Лиственничники и редколесья преобладают над всеми другими растительными формациями.

Подзона зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) занимает значительную часть поверхности о-ва Сахалин. В нижней и средней частях горные склоны всех экспозиций заняты елово-пихтовыми лесами. На более значительных высотах встречаются редкостойные леса из каменной березы (*Betula ermanii* Cham.). Массовым спутником ее на большей территории подзоны является курильский бамбук (*Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata), который образует труднопроходимые заросли. На дренированных террасах в долинах развиты елово-пихтовые леса с коврами папоротников. Лиственничные леса распространены в основном по заболоченным низинам и занимают небольшие площади.

Основной характерной чертой подзоны темнохвойных лесов с преобладанием пихты является относительно слабое развитие типичных темнохвойных лесов-зеленомошников и значительное распространение елово-пихтовых лесов с хорошо развитой синузией папоротников на горных склонах. Широко распространены заросли курильского бамбука. Лиственничные леса представлены в основном на низменных, заболоченных пространствах.

В юго-западной части о-ва Сахалин выделена подзона темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород. Типичные

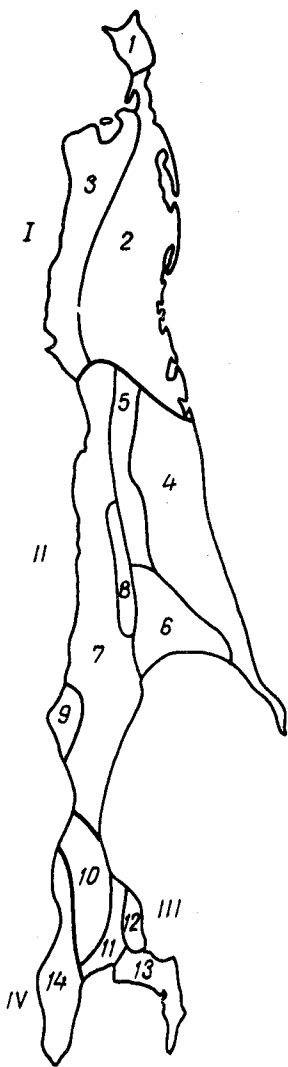


Рис. 6. Геоботанические районы о-ва Сахалин (по А. И. Толмачеву, 1955).

I — подзона лиственных лесов: 1 — район п-ова Шмидта, 2 — Северо-Восточный район, 3 — Северо-Западный район; II — подзона зеленомошных темнохвойных лесов с преобладанием ели: 4 — Восточно-Сахалинский горный район, 5 — Тымский район, 6 — Поронайский район, 7 — Западно-Сахалинский горный район, 8 — район Поронайской горной цепи, 9 — Ламанонский прибрежный район; III — подзона темнохвойных лесов с преобладанием пихты: 10 — Центральный (Южно-Сахалинский) горный район, 11 — район Южно-Сахалинской низменности, 12 — Сусунайский горный район, 13 — Юго-Восточный район; IV — подзона темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород: 14 — Юго-Западный район

зеленомошники не развиты. Преобладают папоротниковые типы лесов с примесью широколиственных пород: бархат сахалинский (*Phellodendron sachalinense* (Fr. Schmidt) Sarg.), дуб курчавый (*Quercus crispula* Blume), черемуха Сьори (*Padus ssiori* (Fr. Schmidt) Schneid.), вишня сахалинская (*Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom.) вяз японский (*Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg.). Часто в лесах встречаются лианы: актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim.), актинидия острая (*A. arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq.), виноград Куанье



(*Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch.), древогубец щетинковый (*Celastrus strigillosa* Nakai), гортензия черешчатая (*Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc) и др.

Стационарные исследования проводились в юго-восточном районе подзоны темнохвойных лесов с преобладанием пихты. Растительность в районе стационара представляет сложный комплекс, состоящий из лиственнично-елового редколесья (*Picea japonensis* + *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) с развитым травяно-кустарничковым ярусом. Видовой состав лиственнично-елового сообщества насчитывает более 40 видов высших растений. Растительный покров ценоза трехъярусный, проективное покрытие достигает 98%. Для вегетации сообщества характерна частая смена хорошо выраженных красочных аспектов. Обильное цветение белых соцветий дерена (*Chamaepericlymenum canadense* (L.) Aschers. et Graebn.) сменяется спектром оранжевых корзинок ястребинки (*Hieracium aurantiacum* L.), затем густо окрашенных соцветий горечавки (*Gentiana axilliflora* Lévl. et Vaniot) и ажурно-белого шеломайника (*Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim.). До глубокой осени сохраняется зелень вегетативных органов трав.

В вертикальном строении травяно-кустарничкового яруса можно выделить 3 подъяруса. Первый, высотой 70—150 см, образует главным образом разнотравье с обилием (сор.) *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. Реже встречаются *Senecio cannabifolius* Less., *Artemisia montana* (Nakai) Pamp., *Cimicifuga simplex* Wormsk., *Thalictrum thunbergii* DC., *Aconitum fischeri* Reichenb., *Dactylis glomerata* L., *Calocalymma kamtschatica* (Maxim.) Kudo, *Cirsium kamtschaticum* Ledeb. Изредка в травостое отмечены *Aster glehnii* Fr. Schmidt, *Filipendula camtschatica*, *Angelica ursina* (Rupr.) Maxim.

Во второй подъярус, высотой 15—70 см, входит большинство видов этого ценоза: обильны (sp.-gr.) *Arnica sachalinensis* (Regel) A. Gray, *Trifolium pratense* L., *Platanthera extremorientalis* Nevski; более равномерно распределены (sp.) *Parmelia speciosa* DS., *Hieracium aurantiacum*, *Phleum pratense* L., *Agrimonia japonica* (Miq.) Koidz., *Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim., *Galium verum* L., *Anaphalis margaritacea* (L.) Clarke; реже отмечены (sol.) *Solidago decurrens* Lour., *Picris japonica* Thunb., *Gentiana axilliflora*, *Trifolium repens* L., *Rumex acetosella* L., *Achillea millefolium* L., *Hypericum erectum* Thunb., *Halenia corniculata* (L.) Cornaz, *Crepis tectorum* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.

Третий подъярус, высотой 0—15 см, образуют виды с обилием (сор.-sp.) *Vaccinium praestans*, *Taraxacum leptoceras* Dahlst., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Chamaepericlymenum canadense*, в небольшом количестве (sol.) встречаются *Licopodium clavatum* L., *L. juniperoideum* Sw., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub.

# АРЕАЛ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

## Географическое распространение

Вид *Vaccinium praestans* Lamb. описан в 1811 г. Альбертом Ламбертом (Lambert, 1811) (цит. по Е. А. Буш, 1919). Русское название вида приводит В. Л. Комаров (1929). Из-за специфического запаха краснику в народе называют «клоповкой». Айны, жившие на о-ве Сахалин, называли краснику «учичара» или «чикайба» (*Utschitschara-Tschikaiba*) (Fr. Schmidt, 1868). Японское название «ивасусуди» (Sugawara, 1940).

Согласно А. И. Поярковой (1952), *Vaccinium praestans* относится к роду *Vaccinium* L., секции *Euvaccinium* A. Gray, семейству *Vacciniaceae* Lindl. В литературе имеются противоречивые сведения об объеме рода *Vaccinium*. М. А. Розанова (1934) указывает 200 видов, С. Я. Соколов и Н. В. Шипчинский (1960) — 150, Виллис (Willis, 1966) — 300—400 видов, включая род *Oxycoccus* Hill., для которого он указывает 4 вида. Ю. П. Кожевников (1981) приводит 350 видов. Систематическое положение рода *Vaccinium* изучается и уточняется до настоящего времени. Одними систематиками он относится к большому семейству *Ericaceae* DC. (Е. Буш, 1919; Ворошилов, 1966; Tatewaki, 1957; Hitchcock, 1959; Ohwi, 1965; Ward D., 1974), другими — к выделенному из *Ericaceae* самостоятельному семейству *Vacciniaceae*, представители которого отличаются от других *Ericaceae* наличием нижней завязи. Сугавара Sugawara (1940) описал краснику в семействе *Rhodogaseae*. Мы присоединяемся к мнению С. К. Черепанова (1973) и рассматриваем краснику в семействе *Vacciniaceae*, учитывая ряд признаков, характерных для брусничных: нижняя завязь, нектарник в виде кольцевого валика, окружающего основание столбика, а также пыльники наверху, вытянутые в трубочки. Кроме того, краснику, по-видимому, следует поместить в секцию *Vitis-idaea* Koch, принимая во внимание ряд признаков, свойственных этой секции: тычиночные нити с густыми волосками, пыльники без придатков, цветки в коротких кистях. Листопадность красники приближает ее к секции *Vaccinium*.

Карта ареала красники составлена на основе личных наблюдений и сборов, литературных источников (Толмачев, 1954б, 1974; Ареалы..., 1983) и гербарных материалов, хранящихся в гербариях СССР: Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Главного ботанического сада АН СССР, Биолого-

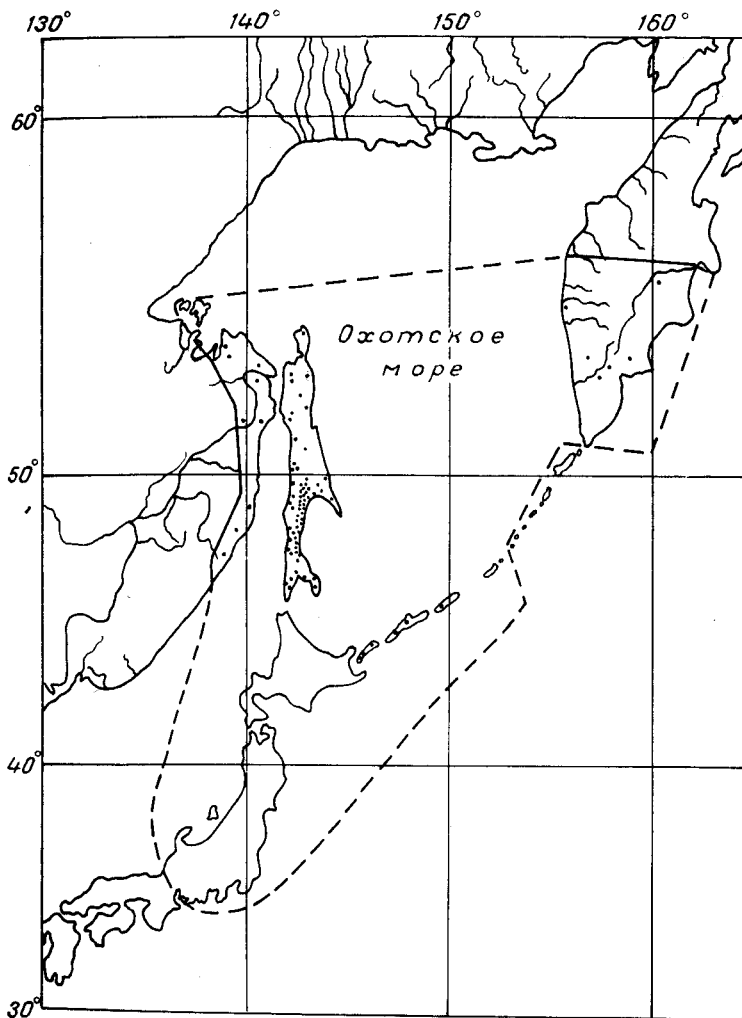


Рис. 7. Ареал *Vaccinium praestans* Lamb.

почвенного института ДВНЦ АН СССР, Института морской геологии и геофизики ДВНЦ АН СССР. За отсутствием данных мы не смогли точно отметить местонахождения красники в Японии. Дж. Ови (Ohwi, 1965) указывает на то, что она встречается (редко) под пологом хвойного леса на о-ве Хоккайдо, а также в центральных и северных районах о-ва Хонсю.

Северная граница ареала проходит на широте 56° с. ш. через Шантарские острова до п-ова Камчатка (рис. 7). Отсюда на востоке она огибает острова большой и малой Курильской гряды,

о-в Хоккайдо и, согласно Дж. Ови (Ohwi, 1965) проходит на о-ве Хонсю, примерно на широте  $36^{\circ}$  с. ш. Далее на западе граница идет по материковой части советского Дальнего Востока (СДВ), отграничивая узкую полосу, прилежащую к морскому побережью. Таким образом, ареал красники вытянут с севера на юг от  $56^{\circ}$  до  $36^{\circ}$  с. ш., с запада на восток от  $137^{\circ}30'$  до  $162^{\circ}$  в. д. Он имеет преимущественно островной характер. А. И. Толмачев (1959) относит краснику к группе сахалино-японо-камчатских видов, распространенных по всему о-ву Сахалин, на севере Японии, на Курильских островах, п-ове Камчатка. В собственно материковой части Дальнего Востока эти виды отсутствуют или занимают небольшие участки у морского побережья.

В. Н. Васильев (1939) рассматривает этот вид в группе реликтов третичных темнохвойных лесов из ели аянской и отчасти каменноберезовых лесов. Наличие их в северной и средней Японии является вторичным. Е. А. Буш (1919) считает краснику реликтом третичного периода восточноазиатского типа. Анализ географического распространения красники показывает, что это эндемик Охотии с иррадиацией на п-ов Камчатка, о-ва Хоккайдо и Хонсю.

В пределах ареала красника размещается неравномерно. Наиболее массово она встречается во вторичных ценозах центральной и южной частей о-ва Сахалин, образуя на местах вырубленной и сгоревшей тайги сплошные заросли, которые покрывают склоны сопок и тянутся полосой вдоль восточного и частично западного побережий острова (формационная область ареала). В северной части острова, выше  $52^{\circ}$  с. ш., красника встречается редко. На юго-востоке Хабаровского края она растет на моховых болотах и в хвойных лесах вдоль морского побережья от зал. Хаджи и устья р. Амур до пос. Гроссевичи и северной части Приморского края. Южнее  $46^{\circ}$  с. ш. в материковой части СДВ не отмечена. В южной части п-ова Камчатка красника встречается «островными» участками. Она приурочена в основном к Южному флористическому району, значительно реже представлена в Восточном и Центральном районах (Определитель сосудистых растений Камчатской области, 1981).

Климат в пределах ареала красники в основном муссонный. Он характеризуется холодной, продолжительной, но более снежной и менее суровой, чем на материке, зимой, более коротким умеренно теплым дождливым летом. Эта особенность климата обусловлена переходным положением от материка Евразии к Тихому океану.

Среднегодовые температуры самого холодного времени года подвержены в пределах ареала весьма значительным колебаниям. Средняя температура воздуха в январе составляет: на севере Сахалина  $-24^{\circ}$  С, в центральной части острова  $-20...-29$ , на юге  $-24$ , на Камчатке  $-20$ , на Курильских островах  $-4...-6$ , на о-ве Хоккайдо  $-4$ , о-ве Хонсю  $-2$ ; в материковой

части ареала: в районе Советской Гавани —15...—20, окрестностях Николаевска-на-Амуре —24° С.

Зима характеризуется длительным и устойчивым снежным покровом. Из-за большой расчлененности рельефа и сильных ветров снежный покров залегает неравномерно. На островах Малой Курильской гряды, а особенно на о-вах Хоккайдо и Хонсю отмечается неустойчивый снежный покров. Снег защищает почву от сильного охлаждения и служит своеобразной защитой для надземных побегов красники. Весной, когда тает снег, это способствует увлажнению почвы. Кроме того, что особенно важно для красники, при медленном таянии снега она дольше остается под его защитой и менее подвержена весенним заморозкам.

Начало безморозного периода отмечено следующими датами: на юге о-ва Сахалин 1 июня, в центральной и северной частях о-ва Сахалин, на Южных Курильских островах, п-ове Камчатка 11 июня, на юго-востоке Хабаровского края 1 июня, на о-вах Хоккайдо и Хонсю 20 мая.

Летом в материковой части воздух сильно прогревается, а океан и воздушные массы над ним на одной и той же широте оказываются холоднее, что приводит к перестройке барического поля над Восточной Азией и западной частью Тихого океана. В первой половине лета под воздействием охотских антициклонов преобладают летние муссоны, приносящие пасмурную, прохладную, с туманом погоду. Для большинства районов август является самым теплым месяцем. Средняя температура воздуха в августе в пределах ареала красники составляет: на п-ове Камчатка 8° С, в северной части о-ва Сахалин 12, в центральной части острова и на южных Курильских островах 12—14, на юге о-ва Сахалин и юго-востоке Хабаровского края 16, на о-вах Хоккайдо и Хонсю 20—24° С. Относительно слабо изменяются и абсолютные максимумы температуры воздуха: величины, близкие к 35°, наблюдаются среди лета (хотя бы изредка) почти повсеместно. Однако большой и продолжительной жары в местах произрастания красники не бывает.

Таким образом, различия в термических условиях самого теплого времени года в пределах ареала незначительны, в отличие от сильно колеблющихся зимних температур, влияние которых на краснику, по-видимому, сглажено снежным покровом.

Еще одна существенная черта климата в пределах ареала красники — это высокая влажность воздуха и большое количество осадков в летний период. Осадки в теплый период достигают: на юге п-ова Камчатка 500 мм, на севере о-ва Сахалин 300 мм, в его центральной и южной частях, на южных Курильских островах, в районе г. Советская Гавань 600 мм, в окрестностях г. Николаевска-на-Амуре 400 мм, на о-ве Хоккайдо 600 мм, в северных районах о-ва Хонсю 500 мм.

Близость морей и океана нивелирует резкость колебаний влажности воздуха в летний период. В зависимости от района

она изменяется в пределах 78—97%. Большая влажность воздуха приводит к тому, что в теплый период наблюдаются частые туманы с максимумом в июне—июле. Особенно они характерны для восточного побережья Сахалина, Курильских островов, Хоккайдо. Иногда число дней с туманами в этих местах составляет 26—28 дней в месяц.

Очень высокая относительная влажность воздуха несомненно способствует успешному произрастанию красники, особенно в летний период вегетации растений. Согласно нашим исследованиям, цветение красники проходит более интенсивно при влажности воздуха 85—90%. С понижением относительной влажности период цветения удлиняется. При постоянных морозящих дождях и густых туманах и незначительном колебании температуры воздуха распускание цветков красники проходит равномерно в течение суток.

Окончание безморозного периода отмечено следующими датами: на юге п-ова Камчатка и в материковой части СДВ — 1 октября, в центральной части о-ва Сахалин — 8, на юге Сахалина и Курильских островах — 14 октября.

Рельеф ареала в основном гористый. Высоких горных вершин немного. Большую часть территории занимают горы незначительной величины. Равнинным участкам принадлежит меньшая часть.

В пределах ареала красники наблюдается своеобразное сочетание охотской и маньчжурской флор. В северной части ареала, выше 48° с. ш., в сложении растительного покрова преобладают элементы охотской флоры, а в южной усиливается роль японских и маньчжурских элементов. Господствующим типом растительности на большей части ареала является темнохвойная елово-пихтовая тайга. В центральной части п-ова Камчатка в виде изолированных вкраплений среди лиственничных и березовых лесов встречаются небольшие участки темнохвойной тайги. Среди горных буковых лесов на о-ве Хонсю отмечаются «островные» участки елово-пихтовых лесов. В северной части о-ва Сахалин, в устье р. Амур и в окрестностях г. Николаевскана-Амуре преобладают светлохвойные леса из лиственницы даурской.

### Эколого-ценотическая приуроченность

Красника отличается сравнительно широким фитоценотическим спектром. В. Л. Комаров (1940) указывает, что на Камчатке она встречается в каменноберезовых лесах с одноярусным травяным покровом, расположенных вблизи верхней границы субальпийского пояса. Почва сухая, хорошо дренированная, покрыта ковром из *Chamaepericlymenum suecicum* (L.), Aschers. et Graebn. *Vaccinium praestans*, *Listera cordata* (L.) R. Br., *Maianthemum kamtschaticum*, *Linnaea borealis* L. Здесь красника обычно растет на гниющих стволах, лежащих на земле.

В Хабаровском крае красника приурочена к хвойным лесам, моховым болотам, расположенным вдоль морского побережья (Определитель растений Приморья и Приамурья, 1966).

На Курильских островах, по данным Д. П. Воробьева (1963), красника встречается в следующих сообществах: дубняки с подлеском из тиса, дубняки с лиственницей курильской и пихтой, пихтарники, ельники заболачивающиеся со сфагнумом, лиственничники заболоченные, бамбучники, горные низкотравные лужайки с кустарничками. По устному сообщению Л. М. Алексеевой, на о-ве Кунашир красника часто растет в елово-пихтовых зеленомошниках, где отмечается в травяно-кустарничковом ярусе с обилием сор.<sub>1</sub> вместе с *Maianthemum kamtschaticum*, *Empetrum nigrum* L. Реже встречается рассеянно по склонам сопок в разнотравных сообществах, в нарушенных местах — вдоль дорог и тропинок.

На о-ве Сахалин краснику можно встретить всюду в лесах и на вырубках, на старых лесных дорогах, тропинках, просеках, среди разреженного крупнотравья, в бамбучниках, на облесенных окраинах болот, где она растет на полусгнивших пнях и валежнике, на отдельных сгнивших стволах деревьев.

М. Г. Попов (1969) писал: «Чрезвычайно характерную особенность Сахалинской тайги составляет *Vaccinium praestans* Lamb.» Нами установлено, что чаще всего и со значительным участием (сор.<sub>2</sub>, сор.<sub>1</sub>, sp., sp.-gr.) красника как доминант-коннектор или субдоминант травяно-кустарничкового яруса встречается в следующих лесных сообществах с сомкнутостью крон 0,2—0,4 (0,4—0,8): пихтово-еловых, лиственнично-елово-пихтовых, елово-лиственничных, лиственнично-березовых, лиственничных и березовых разнотравных лесах, елово-лиственничных, елово-пихтовых, лиственничных заболачивающихся лесах.

Разреженные пихтово-еловые разнотравно-красничные (*Picea ajanensis* + *Abies sachalinensis* — *Calamagrostis rugruga* или *Pteridium aquilinum*-*Vaccinium praestans*) сообщества отмечены нами в центральной и южной частях о-ва Сахалин. Они бывают чистыми по составу древостоя, древесный ярус в них образован только елью аянской с примесью пихты сахалинской (Смирныховский, Поронайский, Тымовский р-ны) и других хвойных пород (Корсаковский, Долинский, Макаровский, Углегорский р-ны), а также с примесью различных широколиственных пород (Томаринский, Невельский, Анивский, Корсаковский, Долинский р-ны).

Такие сообщества занимают в основном ровные и пологие склоны сопок, а также крупные горные склоны. Особенно крупные массивы красники отмечены на склонах северной, северо-западной, западной и северо-восточной экспозиции. Микрорельеф склонов обычно мелкобугристый, с небольшими западинами, реже волнисто-бугристый или почти ровный. Склоны хорошо дренированные.

Пихтово-еловые красничные сообщества приурочены к горнолесным бурым почвам с рН 4,8—5,8, увлажнением 61—80-й ступеней, богатством 4—9-й ступеней. Почвы ненасыщены, сильно выщелочены. В них отмечается высокое содержание подвижного железа — 370—3900 мг на 100 г почвы (Ивлев, 1965), что является их специфической особенностью. Почвы богаты валовым калием и фосфором. Подвижного же калия и фосфора мало.

Приводим краткое описание разреженного пихтово-елово-разнотравно-красничного сообщества. Древостой образован из *Picea ajanensis* и *Abies sachalinensis* состава 5—7 Е, 3—5 П. Часто наблюдается примесь спускающейся с гор *Betula ermanii*. Отмечено семенное возобновление ели аянской и пихты сахалинской. Подлесок хорошо выражен, в нем встречаются *Euonymus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Maxim., *E. macroptera* Rupr., *Sorbus commixta* Hedl., *Ribes sachalinense* (Fr. Schmidt) Nakai, *Ilex rugosa* Fr. Schmidt, реже *Acer ukurunduense* Traut. et Mey., *Sambucus sachalinensis* Pojark.

Характер светового режима сообщества обуславливает развитие травяно-кустарничкового яруса. Травяной покров разбросанный, сплошного фона не образует. На освещенных местах можно выделить три подъяруса.

Первый подъярус, высотой 80—100 см, образует главным образом высокорослое разнотравье. В одних случаях оно представлено *Calamagrostis Langsdorffii* (cop.<sub>1</sub>), *Artemisia montana* (sol.), *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (sol., sp.), реже к ним присоединяются *Filipendula camtschatica* (sol.), *Cirsium kamtschaticum* Ledeb. (sol.), в других — *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (cop.<sub>1</sub>), *Cimicifuga simplex* (sol.) и др.

Второй подъярус, высотой 20—70 см, образует большое количество видов. Наиболее часто встречаются *Carex* sp. (sol.), *Hieracium aurantiacum* (sp., sol.), *Lilium debile* Kittitz (sol.), *Picris japonica* (sol.), *Ptarmica speciosa* (sol.), *Anaphalis margaritacea* (sol.), *Solidago decurrens* (sol.), реже *Lactuca sibirica* (sol.), *Hypericum erectum* (sol.), *Dryopteris amurensis* Christ (sol.).

В третьем подъярусе, высотой 0—20 см, красника встречается с обилием cop. 1, cop. 2, sp.-gr. Ее постоянными спутниками являются *Chamaepericlymenum canadense* (cop., sp.-gr.), *Maianthemum kamtschaticum* (cop., sp.-gr., sol.), часто с примесью *Linnaea borealis* (sp.-sol.), *Oxalis acetosella* L. (sol.-gr.), реже *Trientalis europaea* L. (sol.), а также различные виды *Lycopodium*. Мохово-лишайниковый покров представлен пятнами, проективное покрытие которых составляет 5—20%.

Красника не образует сплошных зарослей, а растет куртинами различной величины (от 3 до 50 м<sup>2</sup> и более), что обусловлено особенностями ее вегетативного размножения. Высота побегов  $8,2 \pm 0,1$  см. Листья длиной  $31 \pm 0,3$  мм, шириной  $20 \pm 0,8$  мм. Ягоды  $8,1 \pm 0,9$  мм в диаметре.



При увеличении сомкнутости крон до 0,6—0,8 характер травяно-кустарничкового яруса изменяется. Хорошо выражен только подъярус 0—15 см. Покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 80—90%. Обилие других видов уменьшается. Побеги красники как бы «зарываются» в моховую подстилку, а на поверхности торчат только «розетки» листьев. Высота побегов  $2,2 \pm 0,3$  см. Листья длиной  $28 \pm 0,4$ , шириной  $18 \pm 1,2$  мм. Ягоды  $6,1 \pm 0,7$  мм в диаметре.

В пихтово-еловых лесах с сомкнутостью крон до I красника обычно не встречается. Изредка можно обнаружить только «пятна» незначительной величины, в которых никогда не удавалось видеть генеративные побеги.

Пихтово-еловые заболочивающиеся (*Picea ajanensis* + *Abies sachalinensis*—*Osmundastrum asiaticum* + *Veratrum grandiflorum*—*Coptis trifolia* + *Vaccinium praestans*) сообщество встречаются в южной части острова на пологих заболоченных склонах в долинах рек, речек, ручьев.

Распространены на болотно-подзолистых почвах с pH 3,3—4,2, увлажнением 71—90-й ступеней, богатством 1—6-й ступеней. Почва сильно увлажнена, но застойного увлажнения не наблюдается. Заболочивание поверхностное. Дренаж почв хороший. Микрорельеф бугристо-ямистый.

Древесный ярус образован *Picea ajanensis*, *Abies sachalinensis*. Состав древостоя 6 E + 4 П. Иногда встречается *Larix gmelinii*. Подлесок развит слабо. Обычно в его состав входят *Ledum palustre* L. (cop.-sol.), можно также встретить *Vaccinium ovalifolium* Smith (sp.), *Spiraea betulifolia* Pall., реже *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.

Травяно-кустарничковый ярус довольно разнообразен, его можно разделить на два-три подъяруса. Первый подъярус, высотой 80—120 см, сложен *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa (sp.-sol.), *Chamerion angustifolium* (sol.), *Veratrum grandiflorum* (sp.-sol.), *Cirsium pectinellum* (sol.). Второй подъярус, 15—40 см, образуют *Carex* sp. (sol.-sp.), часто преобладают *Equisetum hyemale* L. (sp.-cop.-1), *E. sylvaticum* L. (cop.-sp.), реже встречаются *Dryopteris amurensis* (sol.), *Lysichiton camtschaticense* (L.) Schott. Третий подъярус, высотой 0—15 см, богат по видовому составу. Постоянно в состав этого подъяруса входят *Coptis trifolia* (sp.-cop.-1), *Chamaepericlymenum canadense* (sp.-sol.), *Maianthemum kamtschaticum* (sp.), реже — *Trientalis europaea* (sol.). Покрытие мохового покрова 60—90%, он образован в основном различными видами сфагновых мхов.

Красника растет куртинами, поселяясь обычно на кочках и приствольных возвышениях, образует хорошо развитую вегетативную сферу. Плодоношение наблюдается обычно в так называемом «центре» куртины красники, которым являются сухие кочки и приствольные возвышения. Густота побегов в «центре» выше, чем по периферии. В куртинах преобладают побеги высо-

той  $6 \pm 0,2 - 9 \pm 0,1$  см. Листья длиной  $46 \pm 0,7$  мм, шириной  $26 \pm 0,4$  мм, ягоды  $9 \pm 0,3$  мм в диаметре.

Пихтово-елово-лиственничные заболочивающиеся (*Larix gmelinii* + *Picea ajanensis* + *Abies sachalinensis*—*Osmundastrum asiaticum*—*Vaccinium praes-tans* + *Coptis trifolia* + *Diphasiastrum complanatum* сообщества встречаются часто в северной части о-ва Сахалин, реже в его центральной и южной частях. Они приурочены к пологим и ровным склонам, которые подвержены заболочиванию. Можно встретить участки таких сообществ и на приречных террасах с выраженной заболоченностью. Почва обычно торфянисто-глеевая, рН 4,2—4,8, увлажнение 70—92-й ступеней, богатство 1—4-й ступеней. Микрорельеф чаще бугристо-ямистый.

Древесный ярус разрежен, состоит главным образом из *Larix gmelinii* с примесью *Picea ajanensis* или *Abies sachalinensis*, *Betula divaricata* Ledeb. (по краю). Состав древостоя 5—6I + 2—3 E + 1—2 П. Подлесок развит слабо и негустой. Отдельными группами встречаются *Vaccinium ovalifolium* (sol.), *Ledum hypoleucum* (sp.-sol.), реже можно обнаружить *Spiraea betulifolia* (sol.), *Chamaedaphne calyculata* (L) Moench.

В травяно-кустарничковом ярусе выделяется два подъяруса. Первый, высотой 40—80 см, часто образует *Osmundastrum asiaticum* (cop.1-sp.), которая растет большими группами и является фоновым растением этого яруса. Здесь же присутствуют *Calamagrostis langsdorffii* (sol.-sp.), *Carex tenuiflora* Wahlenb. (sp.), реже *Cirsium kamtschaticum* (sol.), *Angelica genuflexa* Nutt. ex Torr, et Gray (sol.). Второй подъярус, высотой 0—40 см, образует красника с обилием (sp.-gr.), ей сопутствуют *Chamaepericlymenum canadense* (cop.-sol.), *Coptis trifolia* (cop.-sol.), *Linnaea borealis* (sp.-gr., sol.), *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub (cop.1-sp.), реже *Rubus chamaemorus* L. (sp.), *Maianthemum kamtschaticum* (sol.), *Equisetum hyemale* (sol.), *Oxalis acetosella* (sol.-sp.), еще реже — *Lysichiton kamtschaticense* (sol.). Покрытие мохово-лишайникового яруса 80—95%.

Красника растет всюду на кочках, на приствольных возвышениях. Как и в других заболоченных сообществах, ее побеги погружены в сфагнум, их высота  $2 \pm 0,2$  см, на возвышенных участках побеги поднимаются до  $6,2 \pm 0,4$  см. Листья длиной  $52 \pm 0,9$  мм, шириной  $28 \pm 0,4$  мм. Ягоды  $11,2 \pm 0,3$  мм в диаметре. Наиболее обильное плодоношение наблюдается на растениях, обитающих на кочках и приствольных возвышениях. Иногда на кустах до 12 ягод.

Лиственнично-разнотравные (*Larix gmelinii* + *Abies sachalinensis* — *Pteridium aquilinum* — *Vaccinium praes-tans* + *Maianthemum kamtschaticum*) сообщества описаны в Долинском, Корсаковском и Анивском р-нах. Растут чаще на бурых лесных почвах с рН 4,4—5,2, увлажнением 58—66-й ступеней, богатством 4—9-й ступеней. Почвы ненасыщены, сильно

выщелочены. В течение лета влажность не остается постоянной, а изменяется в зависимости от характера выпадающих осадков. При выпадении большого количества осадков сразу заметно увлажняются верхние горизонты, а нижележащие — только через 2—3 дня. Переувлажнение наблюдается очень редко. Почвы богаты валовым калием и фосфором, которых довольно много в подстилке, подвижного же фосфора мало (0,5—0,7 мг на 100 г почвы). Микрорельеф чаще бугристый.

Древесный ярус образован главным образом *Larix gmelinii* с примесью *Abies sachalinensis*, *Betula platyphylla*, *Picea ajanensis*. Полнота древостоя 0,6—0,7. Подлесок разрежен и состоит из *Sorbus commixta* Hedl., *Salix caprea* L., *Euonymus sachalinensis*, *Ledum macrophyllum* Tolm., *Rubus sachalinensis* Levl., реже встречается *Spiraea betulifolia* и значительно реже — *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir.

Травяно-кустарничковый ярус разделяется на три подъяруса. Первый подъярус, высотой 70—120 см, образуют *Pteridium aquilinum* (cop.-sp.), *Cirsium kamtschaticum* (sol.), *Cimicifuga simplex* (sol.) *Angelica ursina* (sp.-sol.). Второй подъярус, высотой 15—70 см, состоит из *Hieracium aurantiacum* (sp.-sol.), *Solidago decurrens* (sol.), *Chamerion angustifolium* (sol.), *Anaphalis margaritacea* (sol.), *Artemisia montana* (sol.). Третий подъярус, высотой 0—15 см, вместе с красникой (cop.-sp.) чаще образуют *Maianthemum kamtschaticum* (cop.-sp.), *Chamaepericlymenum canadense* (sp.-gr.), реже — *Lycopodium clavatum* (sol.-sp.), *Diphasiastrum complanatum* (sp.).

Красника растет куртинами различной величины (от 0,3 до 1,5 м<sup>2</sup>). Преобладают побеги с высотой 12,4 ± 0,2 см. Листья длиной 47 ± 0,5 мм, шириной 25 ± 0,3 мм. Ягоды 11,3 ± 0,3 мм в диаметре. Особенно обильное плодоношение отмечено на холмиках, образовавшихся на месте сгнивших пней и стволов.

Березово-разнотравные (*Betula ermanii* + *Larix gmelinii*—*Pteridium aquilinum* + *Calamagrostis langsdorfii*—*Vaccinium praestans* + *Chamaepericlymenum canadense* + *Maianthemum kamtschaticum*) ценозы отмечены в Долинском, Тымовском, Ногликском и Смирныховском р-нах. Распространены на северных, восточных и западных склонах сопок. Высота расположения таких березняков 600—800 м над ур. м., иногда до 1000 м, но они могут спускаться ниже. Растут на бурых лесных почвах с рН 4,8—5,6, увлажнением 56—88-й ступеней, богатством 4—11-й ступеней. Дренаж хороший, никогда не подвергаются затоплению. В почвах мало как валовых запасов, так и подвижных форм фосфора и калия. Почвы выщелочены и ненасыщены. Микрорельеф бугристый. Наличие остатков пней свидетельствует о давних пожарах и рубках. Леса обычно негустые, паркообразные. Полнота древостоя 0,2—0,3.

Древесный ярус образован из *Betula ermanii* с незначительным участием *Larix gmelinii*. Подлесок выражен слабо и состоит из

*Sorbus commixta*, *Salix caprea*. В подросте *Picea ajanensis*, *Abies sachalinensis*.

Травяно-кустарничковый ярус выражен хорошо, флористический состав однороден. Здесь можно выделить два подъяруса. Первый подъярус, высотой 40—80 см чаще образуют *Pteridium aquilinum* (sp.), *Solidago decurrens* (sol.), *Calamagrostis langsdorffii* (sp.-sol.), *Angelica ursina* (Rupr.) Maxim (sol.), *Petasites amplus* Kitam. (sol.), *Artemisia montana* (sol.), *Hemerocallis middendorffii* Trautv. et Mey. (sol.), *Thalictrum thunbergii* DC (sol.), *Aruncus kamtschaticus* (Maxim.) Rydb.

Второй подъярус, высотой 0—35 см, образуют вместе с красникой (cop.-sp.), *Chamaepericlymenum canadense* (cop.-sp.), *Maianthemum kamtschaticum* (cop.-sp.), *Anaphalis margaritacea* (sol.), различные виды *Lycopodium*, реже — *Gentiana axilliflora* (sol.), *Hieracium aurantiacum* (sol.), *Lactuca sibirica* (sol.), *Ligularia trichocephala* Pojark. (sp.), *Geranium sibiricum* L (sol.), *Platanthera ditmariana* Kom., Reichenb. fil. Моховой покров почти отсутствует.

Красника образует куртины различной величины от 4 до 50 м<sup>2</sup>. Плодоносит обильно. Высота побегов от  $5,6 \pm 0,3$  до  $7,7 \pm 0,2$  см. Листья длиной  $44 \pm 0,8$  мм, шириной  $26 \pm 0,4$  мм. Ягоды  $11 \pm 0,4$  мм в диаметре.

На больших площадях сведенной тайги отмечены вторичные слабо облесенные или безлесные растительные сообщества, интенсивно заселяемые красникой, часто образующей сплошные заросли. Она становится доминантом и субдоминантом травяно-кустарничкового яруса в разнотравно-злаковых, вейниково-кипрейных, разнотравно-кустарничковых, разнотравно-папоротниковых, разнотравно-красничных и бамбучниковых сообществах.

Разнотравно-злаковые (*Calamagrostis langsdorffii* + *Chamerion angustifolium*—*Vaccinium praestans* + *Chamaepericlymenum canadense* + *Maianthemum kamtschaticum*) сообщества с участием красники отмечены в центральной и южной частях о-ва Сахалин. Встречаются по склонам северной, западной и восточной экспозиции до высоты 500—700 м над ур. м. Растут чаще на темно-бурой лесной почве, с pH 5,4—5,8, увлажнением 58—88-й ступеней, богатством 6—11-й ступеней. Микро-рельеф ровный или бугристо-волнистый. Разреженно по склонам растут отдельные деревья *Betula ermanii*, *Picea ajanensis*, *Sorbus commixta*, кусты различных кустарников *Rubus sachalinensis*, *Vaccinium smallii* A. Gray, *V. ovalifolium*, *Euonymus sachalinensis*, *Actinidia kolomicta*, *Sorbus sambucifolia*. Среди разнотравья доминирует *Calamagrostis langsdorffii*. Весной, когда он медленно отрастает от корневищ, сообщество выглядит как низкорослое. В августе же средний уровень травостоя около 1 м (иногда до 1,5 м) в высоту. Разнотравье представлено *Chamerion angustifolium* (sp.-cop.), *Anaphalis margaritacea* (sol.-sp.), *Solidago decurrens* (sol.), *Cacalia kamtschatica* (sol.), *Cirsium kamtscha-*

ticum (sol.), реже — *Stellaria fenzlii* Regel (sol.), *Lactuca sibirica* (sol.), *Halenia corniculata* (L.) Cornaz. (sol.). Красника растет под пологом высокотравья в подъярусе до 15 см, ей сопутствует *Chamaepericlymenum canadense* (cop.-sp.), *Maianthemum kamtschaticum* (cop.-sp.).

Красника образует сплошные заросли, иногда отдельные куртины. Побеги высотой  $5,0 \pm 0,2$  —  $9,1 \pm 0,3$  см. Листья длиной  $19 \pm 1,1$  мм, шириной  $30 \pm 0,9$  мм. Ягоды сочные, до  $11 \pm 0,8$  мм в диаметре, часто их по 4—6 (8—12) на кусте.

Разнотравно-кустарниковые (*Vaccinium smallii* + *V. ovalifolium* + *Sorbus sambucifolia* — *Chamerion angustifolium* + *Anaphalis margaritacea*—*Vaccinium praestans* + *Chamaepericlymenum canadense*) сообщества, встречающиеся по горным склонам северной, западной, реже восточной экспозиций до 800 м над ур. м., отмечены в центральной и южной частях острова. Почвы горно-лесные, с pH 5,2—5,8, увлажнением 61—88-й ступеней, богатством 3—6-й ступеней. Микрорельеф бугристый. Разреженно присутствуют *Vaccinium smallii*, *V. ovalifolium*, *Euonymus sachalinensis*, *Sorbus sambucifolia*, *Viburnum furcatum* Blume ex Maxim., *Ribes sachalinense* (Fr. Schmidt) Nakai, *Rubus sachalinensis*, *Plex rugosa*. Иногда встречаются единичные угнетенные деревья *Salix caprea*, *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey. Среди разреженных кустарников развит травяно-кустарничковый ярус. Разнотравье высотой до 80 см представлено различными видами. Часто можно встретить *Chamerion angustifolium* (sp.-sol.), *Calamagrostis langsdorffii* (sol.), *Anaphalis margaritacea* (sol.). Постоянными спутниками красники являются дерен канадский и майник камчатский. Красника чаще образует сплошные заросли, но встречаются и куртины различной величины. Побеги красники высотой  $6,2 \pm 0,1$  —  $8,6 \pm 0,2$  см. Листья длиной  $44 \pm 1,2$  мм, шириной  $26 \pm 0,4$  мм. Ягоды  $9 \pm 0,7$  мм в диаметре, по 4—7 (7—13) на кусте.

Разнотравно-папоротниковые (*Pteridium aquilinum*—*Vaccinium praestans* + *Maianthemum kamtschaticum* + *Chamaepericlymenum canadense*) сообщества образовались в основном на местах пожарищ 20—30-летней давности. Почвы обычно бурые лесные суглинистые, с хорошей аэрацией, pH 4,8—5,6, увлажнением 58—77-й ступеней, богатством 3—9-й ступеней. Микрорельеф ровный или бугристый. Встречаются такие ценозы в центральной и южной частях острова по северным, северо-западным, северо-восточным, западным, реже восточным склонам сопок. Изредка можно видеть единичные деревья *Betula ermanii*, *Picea ajanensis*, кусты *Vaccinium smallii*, *Spiraea betulifolia*. Травяно-кустарничковый ярус (до 1—1,2 м высоты) составляют *Pteridium aquilinum* (cop.-sp.), *Anaphalis margaritacea* (sp.-sol.), *Picris japonica* (sol.), *Cirsium kamtschaticum* (sol.), реже — *Aguncus kamtschaticum* (sol.), *Solidago decurrens* (sol.). Подъярус высотой 0—15 см вместе с красником составляют дерен

канадский, майник камчатский, различные виды *Lycoperodium*. Красника растет куртинами (3—12 м<sup>2</sup> и более) на невысоких бугорках, которые образовались на месте пней и поваленных деревьев. Растения в таких ценозах мощно развиты. Высота побегов  $6,4 \pm 0,3$  —  $9,5 \pm 0,5$  см. Листья длиной  $60,2 \pm 0,4$  мм, шириной  $28,3 \pm 0,3$  мм. Ягоды в числе 2—3 (3—5) на кусте,  $1,0 \pm 0,2$  мм в диаметре.

Краснику можно встретить также в сообществах с доминированием папоротника *Osmundastrum asiaticum*. Такие участки подвержены заболачиванию. Почва торфянисто-глеевая, с pH 4,0—4,5, увлажнением 73—92-й ступеней, богатством 1—4-й ступеней. Микрорельеф кочковатый. Много поваленных деревьев, поросших мхами. Рассеянно встречаются *Picea ajanensis*, *Salix caprea*, *S. udensis* Trautv. et Mey., отдельными растениями — *Vaccinium ovalifolium*. Травянистый ярус до 80 см высоты. Вместе с *Osmundastrum asiaticum* в первом подъярусе обычны *Juncus decipiens* (Buchenau) Nakai, *Calamagrostis langsdorffii* (sp.) *Ligusticum hultenii* (sp.) и др. Красника входит в подъярус 0—15 см. Она растет всюду на возвышенностях, сгнивших стволах, пнях, сплошных зарослей не образует. Побеги высотой  $5,3 \pm 0,2$  —  $7,8 \pm 0,3$  см. Листья длиной  $53 \pm 0,2$  мм, шириной  $27 \pm 0,4$  мм. Ягоды в числе 2—3,  $12 \pm 0,2$  мм в диаметре. Обильное плодоношение отмечено только на возвышенностях.

Разнотравно-красничные (*Arnica sachalinensis* + *Solidago decurrens* или *Chamerion angustifolium* + *Anaphalis margaritacea*—*Vaccinium praestans* + *Chamaepericlymenum canadense*) сообщества, так же, как и предыдущие, сформировались в основном на местах пожарищ. Почвы бурые лесные, с pH 4,8—5,8, имеют хороший дренаж и аэрацию, увлажнение 37—80-й ступеней, богатство 4—16-й ступеней. Микрорельеф чаще ровный. Сообщества типичны для центральной части острова, но встречаются и в южной. Они занимают склоны различной экспозиции, редко южные, доходят до высоты 500 м над ур. м. Особенно большие массивы красничников отмечены на северных склонах сопок.

Травяно-кустарничковый ярус 0—80 см высоты. Изредка по склонам растут *Betula ermanii*, *Sorbus commixta* и *S. sambucifolia*. В южной части острова разнотравье представлено *Arnica sachalinensis* (sp.-sol.), *Ptarmica speciosa* (sol.), *Saussurea riederi* Herd. (sol.), *Artemisia gigantea* (sol.), *Solidago decurrens* (sol.), *Chamerion angustifolium* (sol.), *Achillea millefolium* (sol.). В центральной чаще доминирует *Chamerion angustifolium* (cop.<sub>1</sub> sp.), *Anaphalis margaritacea* (sp.), *Calamagrostis langsdorffii* (sp.). Красника доминирует в подъярусе 0—15 см, где образует заросли. Постоянно сопутствуют ей *Chamaepericlymenum canadense* (cop.<sub>1</sub>), *Maianthemum kamtschaticum* (cop.<sub>1</sub>-sp.), *Agrostis clavata* Trin. (sp.), реже — *Vaccinium vitis-idaea* (sol.).

Побеги красники почти полностью погружены в почву, над поверхностью возвышаются «розетки» листьев и кисти ягод.

Годичные приросты побегов очень незначительные, высота их не превышает  $3,3 \pm 0,3$  см. Верхушки побегов часто обмерзают, но активно раскрываются боковые спящие почки, благодаря чему красника образует густой ковер. Листья длиной  $33 \pm 0,3$  мм, шириной  $13 \pm 0,4$  мм. Ягоды по 2—4 (12) на кусте,  $8 \pm 0,5$  мм в диаметре.

Редколесья с бамбуком (*Sasa kurilensis*—*Vaccinium praestans* + *Chamaepericlymenum canadense*), образовавшиеся на месте темнохвойной тайги с участием широколиственных пород, в основном отмечены в Поронайском, Макаровском, Долинском и Корсаковском р-нах. Занимают склоны сопок до высот 900—1000 м над ур. м. Такие сообщества развиваются на горных иллювиально-гумусовых буроземах с pH 4,5—5,2, увлажнением 45—86 ступеней, богатством 2—6-й ступеней. Бамбук *Sasa kurilensis* может сплошным ковром покрывать склоны сопок. Среди бамбука изредка встречаются отдельные деревья *Abies sachalinensis*, *Picea ajanensis*, *Betula ermanii*, кустарники *Sambucus sachalinensis*, *Ilex rugosa*, *Ribes sachalinensis*, *Viburnum furcatum* и разнотравье *Chamerion angustifolium* (sol.), *Filipendula kamtschatica* (sol.), *Senecio cannabifolius* (sol.). Красника под пологом бамбука не образует сплошных зарослей, а растет небольшими куртинами от 4 до 15, иногда до 25 м<sup>2</sup>. Ее постоянным спутником является *Chamaepericlymenum canadense*. Побеги красники высотой от  $5,6 \pm 0,1$  до  $8,9 \pm 0,3$  см. Листья длиной  $33,2 \pm 0,8$  мм, шириной  $22,3 \pm 0,6$  мм. Ягоды в числе 2—3 (3—5) на кусте,  $10,2 \pm 0,5$  мм в диаметре. Оптимальным местообитанием красники являются остатки пней и сгнившие стволы, которые чаще всего и есть «центр» куртины.

# ОНТОМОРФОГЕНЕЗ

## Фазы онтоморфогенеза

Относительно жизненной формы красники в литературе имеются противоречивые сведения. Например, по данным Е. А. Буш (1919), это кустарничек, А. И. Поярковой (1952) и А. И. Толмачева (1954б) — полукустарничек. М. Г. Попов (1969) пишет, что это низкая травка с крупными листьями. М. Т. Мазуренко (1982) относит краснику к кустарничкам-стланичкам.

На основании биоморфологического анализа ранее нами выделялось 4 фазы онтоморфогенеза (Красникова, 1983). После получения новых данных и дополнительного исследования, а также анализа, мы считаем более целесообразным выделить 3 фазы онтоморфогенеза:

I. Первичный куст, продолжительностью 1—9 лет.

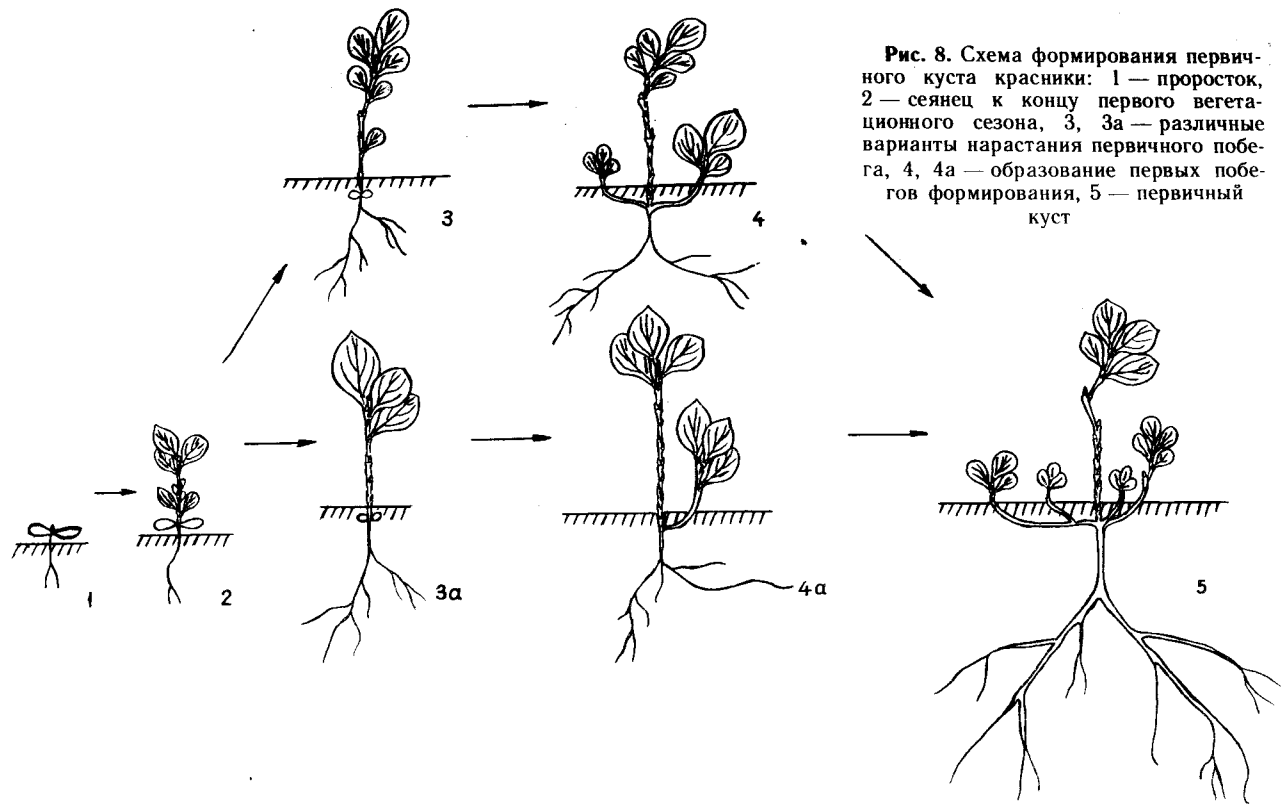
II. Куртина: а) молодая вегетативная, продолжительностью 9—20 лет, б) плодоносящая, продолжительностью 20—40 лет.

III. Клон (партикуляция куртины, начавшаяся с 40—50 лет и до полного отмирания отдельных частей), продолжительность установить невозможно.

**Фаза I.** Прорастание семян красники надземное. Всходы обычно появляются в конце мая—начале июня, но семена могут прорасти и в течение всего лета (в конце августа нами были обнаружены всходы с семядолями).

Проростки обычно небольшие — до 1,5 см (рис. 8). Семядоли удлинненно-овальные, почти сидячие, зеленые, с одной средней жилкой, длиной  $4 \pm 0,2$  мм, шириной  $1,5 \pm 0,3$  мм. Между семядолями хорошо заметна верхушечная почка. Семядоли к концу второго месяца жизни засыхают и в таком состоянии могут сохраняться на побеге 2—3 года. Эпикотиль розовый, длиной  $1,5 \pm 0,2$  мм. Гипокотиль длиной  $2 \pm 0,3$  мм, переходит в главный стержневой корень, который в первый год вырастает до  $11 \pm 0,2$  мм в длину. Он ветвится, образуя разветвления до корней 1—2-го порядков. В течение первого вегетационного сезона на побеге формируется 4—5 настоящих листьев, под пологом березового и елово-пихтового подростов — до 8. Они расположены поочередно, образуя тесную спираль, различаются формой и размерами (первый и второй настоящие листья, удлинненно-овальные,  $4 \pm 0,2$  мм длиной,  $2 \pm 0,1$  мм шириной; третий, четвертый и пятый —  $6 \pm 0,2$  мм длиной,  $4 \pm 0,1$  мм шириной. В пазухе каждого листа располо-





**Рис. 8.** Схема формирования первичного куста красники: 1 — проросток, 2 — сеянец к концу первого вегетационного сезона, 3, 3а — различные варианты нарастания первичного побега, 4, 4а — образование первых побегов формирования, 5 — первичный куст

жены боковые почки, большая часть которых не трогается в рост в течение ряда лет, оставаясь в спящем состоянии.

Пазушные почки, заложенные по длине вегетативного побега, вегетативные и отличаются друг от друга числом сформированных в них листочков. У растений, выросших из семян в начале лета, верхушечная почка погибает к концу вегетационного сезона, и от нее остается характерный коричневый пенек. В этом случае почки, расположенные в пазухах двух верхних листьев, интенсивно растут и становятся самыми крупными.

Со второго года жизни и до отмирания возобновление первичного побега (ПП) происходит симподиально, образуется система первичного побега (СПП). У растений, выросших из семян в конце лета (август), верхушечная почка сохраняется. В этом случае в течение 1—3 лет нарастание ПП моноподиальное. Затем верхушечная почка погибает, от нее остается пенек, почки в пазухах верхних листьев разрастаются. Одна из них раскрывается весной и образует замещающий побег, а вместе с ПП — систему первичного побега, имеющую вид единого побега.

Нарастание СПП идет 4—5 лет. Обычно приросты незначительные: 1-й год —  $6 \pm 0,3$  мм, 2-й —  $5,4 \pm 0,2$ , 3-й —  $3,3 \pm 0,3$ , 4-й —  $2,5 \pm 0,2$ , 5-й —  $1,5 \pm 0,1$  мм. К концу 5-го года жизни СПП достигает  $20 \pm 0,2$  мм в высоту и отмирает, однако в засохшем состоянии не разрушается, а еще несколько лет сохраняется на кусте. Иногда наблюдается ветвление СПП. Это бывает в том случае, если верхушка ее по каким-то причинам погибает, а под ней вырастают один, реже два боковых побега ветвления, которые нарастают 2—3 года. Интересной биологической особенностью ювенильных растений красники является их вечнозеленость, которая сохраняется до 3—4 лет.

Одновременно с нарастанием ПП и СПП нижние приросты благодаря втягивающей деятельности корня становятся подземными. Поэтому прекращение роста СПП и ее усыхание не вызывает гибели всего растения, так как уже в середине второго вегетационного периода одна, реже две почки, расположенные в пазухах семядольных листьев, трогаются в рост, давая начало побегу или побегам формирования (ПФ) (рис. 8). Он нарастает 1—2 мес под землей, затем выходит на дневную поверхность, давая начало ассимилирующему приросту с двумя—тремя, реже пятью листьями. ПФ может также нарастать под землей 2—3 года. В таких случаях верхушечная меристема его погибает, ПФ возобновляется симподиально, образуется система побега формирования (СПФ). Надземная часть ПФ (СПФ) так же, как и ПП (СПП), ортотропна. В основании ПП, в месте выхода его на поверхность, ежегодно возникает несколько новых ПФ. Так начинается кушение.

В литературе (Stolover, 1951) есть указание на то, что, например, у черники на гипокотиле и отчасти на эпикотиле могут возникать придаточные почки, которые берут начало от одиноч-

ных эпидермальных клеток, расположенных против лучей первичной ксилемы. По всей видимости, у красники тоже происходит образование надземных побегов не только из спящих почек, но и из придаточных, которые возникают в зоне кушения.

ПП и ПФ структурно и морфологически мало чем отличаются друг от друга. Нарастание ПФ длится 5—6, иногда 7 лет. Некоторые побеги отмирают раньше, среди них встречаются также и эфемерные. Приросты ПФ не превышают 4—5 мм в год. Ежегодно возникают новые ПФ, в результате чего зона кушения увеличивается. Новые ПФ появляются на границе выхода первых ПФ на дневную поверхность. По интенсивности роста они существенно не отличаются от ПП и первых ПФ, но обладают более коротким периодом роста в высоту (3—4 года).

Таким образом, благодаря росту СПП, образованию все новых и новых ПФ образуется первичный чашевидной формы куст, для которого характерны главный корень и наличие ПП. СПФ в центре первичного куста ортотропные, а расположенные по краям дуговидно изгибаются основаниями. Отмирание ПФ начинается в центре куста. Они отмирают до основания и в таком состоянии долго сохраняются.

В зависимости от условий, в которых формируются первичные кусты, внешний вид их различен (рис. 9). Встречаются кусты компактные и рыхлые. Компактные формируются при неблагоприятных условиях — на каменистых россыпях, на открытых местах вдоль дорог и тропинок. СПП возобновляется только симподиально. Рыхлые кусты формируются обычно в более благоприятных условиях — на рыхлой, увлажненной почве под пологом березового и елового подростов. Возобновление их СПП может быть как моноподиальным, так и симподиальным. У рыхлых кустов ПФ могут 1—2 года нарастать под землей, а затем выходят на дневную поверхность, у компактных нарастание только надземное.

Анализ 7—9-летних кустов красники (табл. 3) показал, что у компактных кустов, сформированных в жестких экологических условиях, смена побеговых систем происходит более интенсивно. Так, продолжительность роста СПП и СПФ у них меньше, число живых и мертвых побегов больше. Приросты ПП и ПФ у рыхлых кустов больше, поэтому они более высокие. Главный корень более мощно развит у компактных кустов.

**Фаза II. Подфаза а.** Образование первых парциальных кустов у рыхлых кустов начинается в конце 5—7-го, реже 4-го года жизни, у компактных — в конце 7—9-го года. Формирование их происходит следующим образом: из спящих почек, расположенных в базальной части ПП, прикрытой к этому моменту лесной подстилкой, образуются длинные бело-розовые столоновидные корневища с мелкими чешуевидными листьями, которые, выходя на поверхность почвы, приобретают желтовато-зеленую окраску, а вместо чешуевидных формируются настоящие зеленые листья.

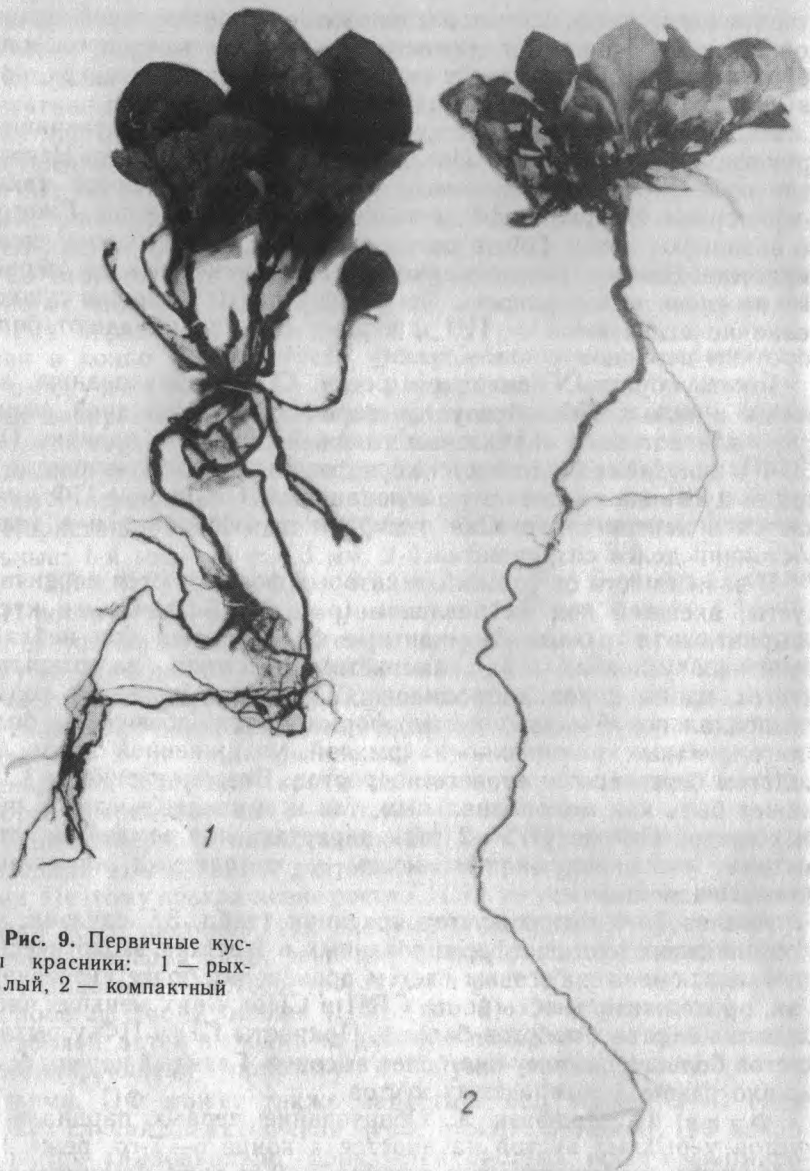


Рис. 9. Первичные кусты красники: 1 — рыхлый, 2 — компактный

Корневище превращается в основную скелетную ось (ОСО) парциального куста. Возобновление ее со второго года жизни происходит симподиально. Нарастание ОСО длится 4—5, реже 6—7 лет. Максимальный прирост наблюдается в первый год. В последующие годы приросты снижаются. Отмирание ОСО

Основные параметры рыхлых (1) и компактных (2) кустов красники

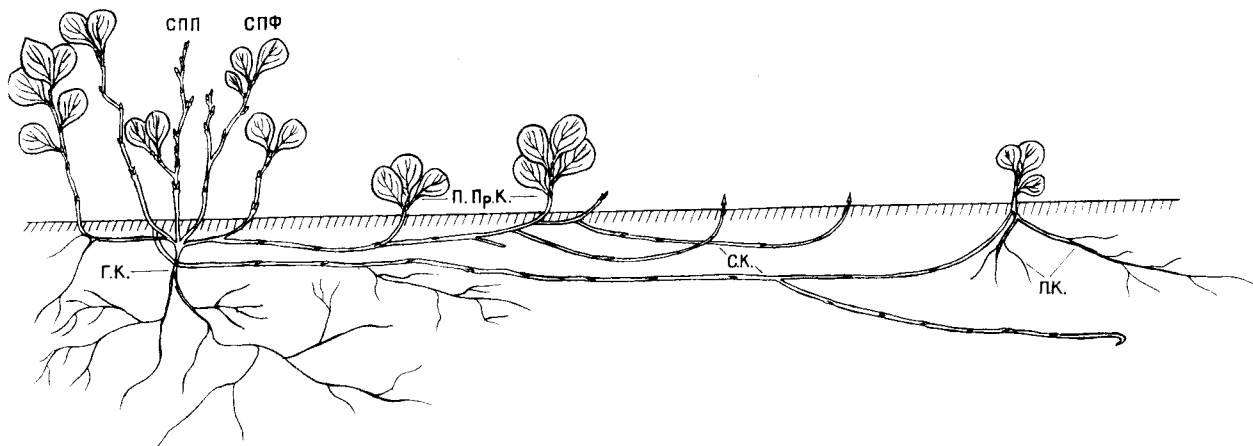
Параметр	1	2
Высота кустов, см	$3,0 \pm 0,1$	$2,4 \pm 0,1$
Продолжительность роста СПП, лет	$4,4 \pm 0,16$	$3,5 \pm 0,14$
Число ПФ, шт	$8,8 \pm 0,38$	$17 \pm 0,86$
Продолжительность роста СПФ, лет	$5,0 \pm 0,15$	$4,2 \pm 0,1$
Число отмерших побегов, шт	$3,3 \pm 0,18$	$5,5 \pm 0,4$
Диаметр семядольного узла, мм	$4,4 \pm 0,24$	$6,9 \pm 0,25$
Длина главного корня, см	$7,4 \pm 0,38$	$12,6 \pm 1,1$
Диаметр корня у корневой шейки, мм	$2,3 \pm 0,1$	$2,6 \pm 0,1$
Число порядков ветвления главного корня	3—4	3—4

начинается с последнего прироста. После этого раскрывается чаще одна, реже 2—3 спящие почки в базальной и средней части ОСО, формируется побег дополнения (ПД). Он нарастает обычно 2—3 года. Отмирание верхушки ПД приводит к раскрыванию одной, реже двух спящих почек на одном из приростов ПД. Образуемые побеги чаще эфемерные. Таким образом, благодаря смене систем побегов, общая продолжительность жизни ОСО парциального куста достигает 12—14 (14—18) лет.

Первые парциальные кусты у рыхлых кустов красники удалены от первичного на расстояние 6—8 (10—12) см, у компактных — на 3—5 см. ОСО их не превышает 2—3 см.

На 2—3 год жизни парциального куста из спящих почек, расположенных на первом приросте, образуются новые ПФ, которые, выходя на поверхность, дают начало новым парциальным кустам. Интенсивный рост подземных побегов обеспечивает довольно быстрое разрастание куртин в различных направлениях. Придерживаясь определения И. Г. Серебрякова (Серебряков, Чернышева, 1955), под куртиной мы понимаем сложную особь, состоящую из первичного куста, связанного подземными корневищами с системой дочерних парциальных кустов, которые развиваются как верхушечные образования подземных корневищ при выходе их на дневную поверхность. Наряду с возрастными изменениями куртины каждый надземный побег проходит свой малый жизненный цикл. Куртина представляет собой морфологически целостную и генетически однородную систему. Границы ее четки.

От рыхлых кустов формируются рыхлые куртины (рис. 10). Обнаруженные нами куртины 10—12-летнего возраста занимали площадь 0,28; 0,34; 0,4 м<sup>2</sup>. Центральная часть первичного куста их отмирает, остается только часть СПФ. Куртины имели 25—30 парциальных кустов. Молодые парциальные кусты расположены по периферии и удалены на расстояние до 70 см от первичного. Приросты их ОСО составляют: 1-й —  $13,0 \pm 0,7$  мм, 2-й —  $10,1 \pm 0,6$ , 3-й —  $9,5 \pm 0,7$ , 4-й —  $7,9 \pm 0,5$ , 5-й —  $6,0 \pm 0,6$  мм, в сумме высота побегов достигает  $46,5 \pm 0,6$  мм.



**Рис. 10.** Схема формирования куртины красники: СПП — система первичного побега, СПФ — система побега формирования, П. Пр. К. — первичные парциальные кусты, Г. К. — главный корень, П. К. — придаточные корни, С. К. — столоновидные корневища

Молодые парциальные кусты, возникающие в центральной части куртины, обычно нарастают 1—2 года, а затем отмирают.

10—12-летние компактные куртины занимают площадь 0,08; 0,12; 0,17 м<sup>2</sup>, т. е. в 2 раза и более меньшую, чем рыхлые. Они имеют 30—40 парциальных кустов, из которых молодые расположены на расстоянии 20—25 см от первичного. Часть старых парциальных кустов отмирает.

Подземная часть молодых вегетативных куртин представлена главным корнем первичного куста, системой корневищ и придаточных корней. У красники наблюдается два варианта нарастания корневища: никогда не выходящего на поверхность почвы и выходящего. При первом варианте нарастание под землей происходит горизонтально, подобно тому, как это наблюдается у брусники (Серебряков, Чернышова, 1955). Верхушечная почка корневища функционирует 2—3 года, затем отмирает. При этом 1—2 спящие почки, расположенные рядом с ней, трогаются в рост, продолжая нарастание корневища. Иногда боковые почки трогаются в рост одновременно с верхушечной, что способствует более быстрому разрастанию куртин. Парциальные кусты всегда возникают из боковых спящих почек, расположенных в большом числе по всей длине корневища. При втором варианте корневище нарастает 1—4 (5) лет под землей, затем выходит на поверхность почвы. При этом парциальные кусты возникают как из верхушечной, так и из боковых почек. Побегов над поверхностью почвы появляются в середине июля.

У рыхлых куртин 10—12-летнего возраста главный корень проникает в почву на глубину 7—8 см. Боковые корни I порядка ветвления до 12 см в длину. Расположение их в почве горизонтальное. Тонкие боковые корни II порядка ветвления проникают в почву на глубину до 13—16 см. Придаточные корни в числе 11—13 формируются в основании парциальных кустов и располагаются в горизонте 0—6 см. Диаметр их не более 1 мм, длина  $5,0 \pm 0,26$ — $11,0 \pm 0,33$  см. Корневища составляют основную массу подземной части куртины. Первые приросты их  $6,4 \pm 0,35$  см, затем они увеличиваются до  $10,5 \pm 0,6$  см.

Компактные куртины 10—12-летнего возраста имеют ветвящийся главный корень длиной 9—11 см. Боковые корни I порядка ветвления, до 13 см в длину, располагаются в почве горизонтально на глубине 5—10 см, II порядка проникают в почву до 15—17 см. Придаточные корни, так же, как и у рыхлых куртин, формируются в основании парциальных кустов. Диаметр их не более 1 мм. Приросты корневища у компактных куртин значительно меньше, чем у рыхлых —  $3,3 \pm 0,4$  см. Нарастающих бело-розовых столоновидных корневищ более 20.

Подфаза б. Плодоношение куртин начинается в 10—15 (15—20)-летнем возрасте. Первые кусты, переходящие в фазу плодоношения, располагаются в центральной части куртин. Их плодоношение начинается в возрасте 3 лет. В куртинах, только

вступивших в фазу плодоношения, насчитывается 4—6 генеративных побегов, несущих по 1—2 плода. С возрастом число плодоносящих побегов увеличивается. Поскольку разрастание куртины является постепенным процессом, то возрастное состояние кустов, расположенных в различных ее частях, разное. Парциальные кусты более высоких порядков отличаются ранним (с 2 лет) переходом в генеративную фазу и более обильным плодоношением (2—3 плода).

Приводим краткое описание рыхлой куртины 30—35-летнего возраста, занимающей площадь 4,8 м<sup>2</sup>. Материнский куст отсутствует. Подземная часть его продолжает существовать, соединяя в одно целое всю систему ветвящихся корневищ и парциальных кустов. Вегетативных парциальных кустов 230, генеративных 52, отмерших 50. Верхушка главного корня отмирает, придаточные корни развиты хорошо, многочисленны. Они делятся на три фракции: а) с диаметром 3—2 мм и длиной до 20 см, сформировавшиеся в местах выхода верхушки корневища на поверхность почвы — 3 шт., б) с диаметром 2—1 мм и длиной до 25 см, расположенные по всей длине корневища, — 8 шт., в) с диаметром 1 мм и меньше, длиной до 10 см, развиты по всей длине корневища — 50 шт.

Корневищ много. Их общая длина до 20 см. Корневища сильно ветвятся и переплетаются. Они легко «обходят» препятствия в виде уплотнений почвы или камней путем углубления или отклонения в сторону. Нарастающих корневищ, находящихся по периферии и способствующих разрастанию куртины в различных направлениях, 48. На корневищах много спящих боковых почек. У парциальных кустов, возникающих в центре куртины из спящих боковых почек корневища, ОСО нарастает 2—4 года и затем отмирает, у возникающих по периферии нарастание продолжается 5—6 (7) лет. Корневища в зависимости от диаметра можно разделить на три фракции: а) с диаметром 4—2 мм, суммарная длина 2,5 м; б) с диаметром 2—1 мм, суммарная длина 5,5 м; в) с диаметром 1 мм и меньше, суммарная длина 10 м. Подземная часть куртины располагается в горизонте 0—10 см. Тонкие придаточные корни могут проникать на глубину до 20—30 см. Постоянное образование подземных побегов у парциальных кустов и формирование придаточных корней затушевывают признаки старения в ряду последовательных поколений парциальных кустов в разрастающейся куртине. Связь между парциальными кустами сохраняется в течение нескольких десятков лет.

**Фаза III.** Она характеризуется тем, что куртина на этой фазе теряет целостность и распадается на отдельные части — вегетативные особи (рис. 11). Отмирание начинается в более старой центральной части куртины, а затем постепенно перемещается к периферии. Главный корень отмирает, корневища перегнивают, в результате чего связь между парциальными кустами утрачивается и образуется система самостоятельно-подвиж-





Рис. 11. Часть клона красники

ных вегетативных особей, которые формируют заросль красники. Разрастание отдельных вегетативно-подвижных особей осуществляется благодаря нарастанию новых подземных побегов. Границы вегетативно-подвижных особей выделить без раскопок невозможно, так как внешне они как бы срастаются между собой, в подземной части корневища часто переплетаются, образуя трудноразделимое сплетение. Обычно партикуляция в заболоченных лесах и на торфянистых болотах начинается раньше, чем на полянах в лесу и на склонах сопок. Нами было проанализировано пять вегетативно-подвижных особей, выкопанных в заболоченном пихтово-еловом лесу (табл. 4). Вегетативно-подвижные особи сильно различаются как по величине, так и по возрасту.

Надземная часть вегетативно-подвижных особей представлена системой парциальных кустов, подземная образована хорошо развитой системой корневищ и придаточных корней. Наличие большого числа живых надземных и подземных побегов свидетельствует о преобладании процессов роста над отмиранием. В стареющих клонах интенсивность жизненных процессов, естественно, постепенно снижается, клоны распадаются на более мелкие части, которые затем полностью отмирают, в результате чего онтогенез заканчивается.

### Этапы развития парциального куста

Онторморфогенез красники в биоморфологическом плане выражается в последовательной смене парциальных кустов все более высокого порядка. Сменяющиеся одно за другим поколения парци-

Краткая характеристика вегетативно-подвижных особей красники в елово-пихтовом заболоченном лесу

Учитываемые при описании признаки	Вегетативно-подвижная особь				
	1	2	3	4	5
Площадь, занятая вегетативно-подвижной особью, м <sup>2</sup>	0,5	0,32	0,52	0,63	0,75
Число живых парциальных кустов, шт.	116	78	110	155	170
генеративных	14	8	22	25	19
вегетативных	102	70	88	130	151
Число мертвых парциальных кустов, шт.	62	41	36	57	72
Высота кустов, см	7,0±0,2	8,0±0,1	7,0±0,1	6,0±0,3	0,9±0,6
Индекс листовой поверхности, м <sup>2</sup>	0,39	0,28	0,36	0,5	0,61
Число нарастающих корневищ, шт.	37	35	47	71	63
Придаточные корни, шт.:					
диаметр 3—2 мм, длина до 32 см	2	3	4	4	5
диаметр 2—1 мм, длина до 15 см	3	4	4	5	5
диаметр 1 мм, длина до 10 см	8	6	9	12	14
Суммарная длина корневищ, см	210	180	200	230	340

альных кустов сходны между собой структурно и биологически, однако их последующие поколения не являются точной копией предыдущих. На основе габитуса рассмотренных систем парциальных кустов красники выделено 3 этапа их развития:

I. Нарастание ОСО, продолжительностью 4—5 (6—7) лет;

II. Нарастание СПД I порядка, продолжительностью 2—3 (4) года;

III. Образование эфемерных побегов на СПД.

Первый этап развития парциального куста охватывает период нарастания ОСО с момента выхода на поверхность почвы верхушки плагиотропного гипогегенного корневища и до ее отмирания (рис. 12). Этап подразделен на пять подэтапов:

I<sub>1</sub>. Включает однолетние вегетативные побеги, которые развиваются как верхушечные образования столоновидных корневищ при выходе их на дневную поверхность и служат основой ОСО парциальных кустов. Первые парциальные кусты и несколько их последующих поколений, возникающих непосредственно от первичного куста, сходны с ним. Они имеют годичный прирост в длину  $4,6 \pm 0,4$  мм. Размеры их листовых пластинок составляют  $10,0 \pm 1,2$  мм в длину,  $8,8 \pm 0,6$  мм в ширину. Парциальные кусты, формирующиеся на более поздних этапах онтоморфогенеза, имеют больший годичный прирост и более крупные листья. Например, на поляне среди елово-пихтового редколесья побеги красники этого подэтапа имеют прирост  $17,6 \pm 0,85$  мм. Величина его зависит не только от возраста побегов, но и от ряда внешних факторов (погода в период роста побегов, эколого-фитоценотические условия и т. д.). Листовые пластинки длиной  $22,6 \pm 1,8$  мм, шириной  $12,8 \pm 0,8$  мм. Средняя площадь листьев с одного побега  $516,6 \pm 48,7$  мм<sup>2</sup>. Побеги никогда не плодоносят.

I<sub>2</sub>. Включает двухлетние ОСО, возобновление симподиальное, реже моноподиальное. Побеги вегетативные. Плодоношение возможно у симподиально возобновляющихся побегов. Листьев 3—5, их листовые пластинки крупнее, чем у однолетних побегов (длина  $29,0 \pm 1,8$  мм, ширина  $16,8 \pm 1,0$  мм). Площадь листьев одного побега  $1014,8 \pm 64,6$  мм<sup>2</sup>. Приросты побегов либо ниже по сравнению с приростами первого года, либо равны им. На поляне среди елово-пихтового редколесья они составляют  $15,6 \pm 0,67$  мм.

I<sub>3</sub>. Сюда относятся парциальные кусты, имеющие трехлетние ОСО, возобновляющиеся всегда симподиально. Это вегетативные и молодые генеративные побеги. Последние образуются как боковые на вегетативных основных скелетных осях. Обычно формируется 1—2 (5) генеративных моноциклических побега, которые в конце вегетационного периода полностью отмирают. Листья генеративных побегов очень мелкие. Цветки в числе 1—3 собраны в однобокую кисть. Они раскрываются в акропетальной последовательности. Размеры листовых пластинок вегетативных побегов несколько уменьшаются по сравнению с предыдущим подэтапом и составляют  $26,6 \pm 1,2$  мм в длину,  $15,0 \pm 0,7$  мм

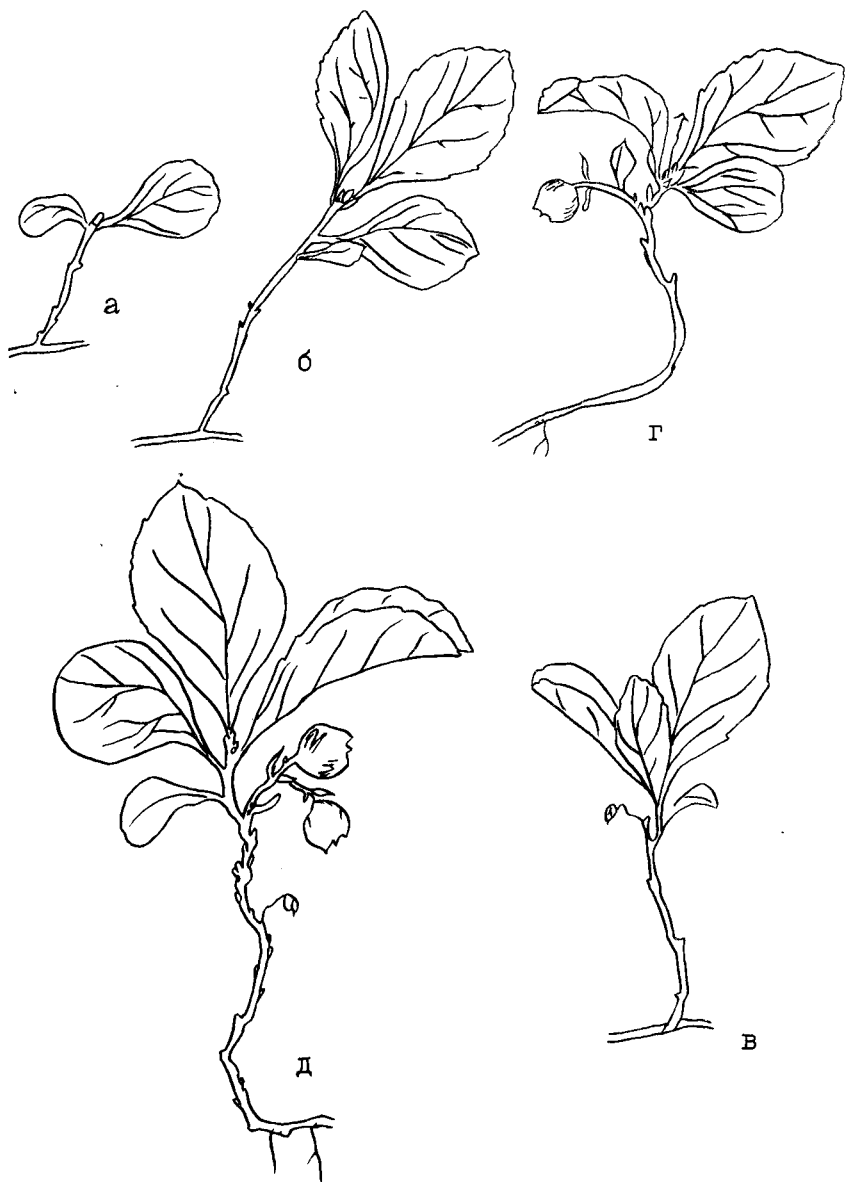


Рис. 12. Парциальные кусты первого возрастного этапа: а — дву-  
 летний, б — трехлетний вегетативный, в — трехлетний генеративный, г — четы-  
 рехлетний, д — пятилетний

в ширину. Это уменьшение листовых пластинок, по-видимому, связано с образованием на вегетативных побегах генеративных и переходом их к плодоношению. Общая же площадь листьев одного побега увеличивается до  $1031,6 \pm 57,7$  мм<sup>2</sup>. Приросты ОСО снижаются, и на поляне среди елово-пихтового редколесья они равны  $11,7 \pm 0,8$  мм.

И<sub>4</sub>. Включает парциальные кусты, имеющие четырехлетние ОСО. Возобновляются всегда симподиально. На вегетативных побегах часто образуется по 2 генеративных побега, реже по 3—5, которые обильно цветут и плодоносят. Приросты ОСО еще больше сокращаются и в рассматриваемых условиях составляют  $9,3 \pm 0,6$  мм. Листовые пластинки крупные, их длина  $30 \pm 1,6$  мм, ширина  $17,4 \pm 1,0$  мм. Площадь листьев одного побега  $1139 \pm 59,4$  мм<sup>2</sup>.

И<sub>5-6</sub>. Включает парциальные кусты, имеющие 5—6-летние (редко 7-летние) ОСО. Возобновление симподиальное. Цветение и плодоношение продолжают, но не так обильно, как на предыдущих этапах. Начинается усыхание ОСО. Приросты еще более сокращаются и составляют  $6,7 \pm 0,56$  мм. Число листьев на побегах уменьшается до 3—4, размеры же листовых пластинок увеличиваются до  $35,3 \pm 1,4$  мм в длину,  $20,8 \pm 0,8$  мм в ширину. Площадь листьев одного побега  $1819,2 \pm 74,9$  мм<sup>2</sup>.

II этап развития парциального куста начинается с момента естественного отмирания верхушки ОСО, а также ее гибели в результате воздействия неблагоприятных условий. На одном из приростов прошлых лет трогаются в рост 1, реже 2—3 спящие почки. Эти побеги нарастают 2—3, реже 4—5 лет, иногда они эфемерные. Плодоношение возможно с первого года. Всегда формируется один генеративный побег, с 1—2 цветками. Приросты боковых побегов незначительны (не более 5 мм) и с каждым годом сокращаются, поэтому их длина не превышает 1,5 см. В 4—5-летнем возрасте эти побеги никогда не плодоносят, они служат для увеличения листовой поверхности. Размеры листовых пластинок такие же, как и у побегов I подэтапа.

III этап развития парциального куста наступает после отмирания верхушки боковых побегов I порядка, когда на одном из приростов раскрываются 1—2 спящие почки, образующие новые эфемерные побеги. Роль их сводится к увеличению вегетативной сферы. Эти побеги появляются как компенсирующая реакция на старение, поддерживающая жизнь парциального куста в течение нескольких лет. Приросты побегов значительно сокращаются, размеры листьев уменьшаются. Это сенильные парциальные кусты, они никогда не плодоносят. Отмирание системы ОСО парциального куста не означает гибели всего растения, так как одновременно с развитием ОСО из спящих почек, расположенных в ее основании, идет образование корневищ. Они дают начало новым парциальным кустам, рост и развитие которых происходят аналогично описанному выше.

Возраст большого жизненного цикла красники определить очень трудно, так как с переходом к вегетативному размножению (в 40—50 лет) и образованию клонов утрачивается целостность куртин. Плодоношение куртин начинается в 10—15 (20)-летнем возрасте. Возраст парциального куста благодаря смене систем побегов составляет 12—14 (18) лет. Плодоношение их начинается в 3 (2) года и продолжается в течение 5—7 (10) лет.

### Структура ценопопуляций

Структурной единицей надземной части куртин и клонов красники является парциальный куст, поэтому он и был взят за единицу счета (Красикова, 1981) при изучении ценопопуляций. В районе стационара в 1979 г. исследовалась структура 4 ценопопуляций. Проведены следующие наблюдения: определяли численность кустов, измеряли их длину, подсчитывали соотношение бутонов, цветков, завязей и плодов. Ввели наблюдения за изменением листовой поверхности. Образцы отбирали в период активного роста листьев через 5 дней, позже — через 10. Площадь листьев определяли в лаборатории методом коэффициентов, разработанным Н. К. Поляковым (Фулга, 1961). Для листьев красники коэффициенты рассчитаны нами (Красикова, 1978). Площадь листьев образца определялась по формуле

$$S = \pi \cdot k \frac{D_0 \cdot \Pi_c}{2},$$

где  $k$  — коэффициент, рассчитанный для листьев красники, 0,822;  $D_0$  — общая длина листьев образца, см;  $\Pi_c$  — средняя ширина листа, см.

Первая (1) ценопопуляция исследовалась в заболоченном смешанном лесу. Микрорельеф бугристо-ямистый. Моховой покров представлен различными видами сфагновых мхов. В связи с тем что сфагнум, как губка, впитывает воду, почва здесь всегда сильно увлажнена, однако заболачивание поверхностное. Грунтовые воды располагаются на глубине 40—50 см. Видовой состав сообщества насчитывает до 30 видов высших растений. Растительный покров трехъярусный. Общее проективное покрытие 70%, в том числе красники 15%. Древесный ярус разрежен и представлен елью аянской, пихтой сахалинской, березой каменной. В подлеске ива Хультена. Травянистый ярус высотой до 80 см, разрежен. Красника встречается пятнами различной величины, поселяется на сгнивших пнях и стволах, кочках приствольных возвышений. Побеги ее погружены в сфагнум, и над поверхностью находятся лишь «розетки» листьев.

Измерения дневных температур в горизонте 0—20 см показали (рис. 13), что на глубине 5 см в июне почва прогревается до 16°, в июле и августе — до 18°. На глубине 20 см температура в течение вегетационного периода изменяется от 10° (в июне) до 15,5° (в августе). Горизонты почвы, в которых расположены корневища

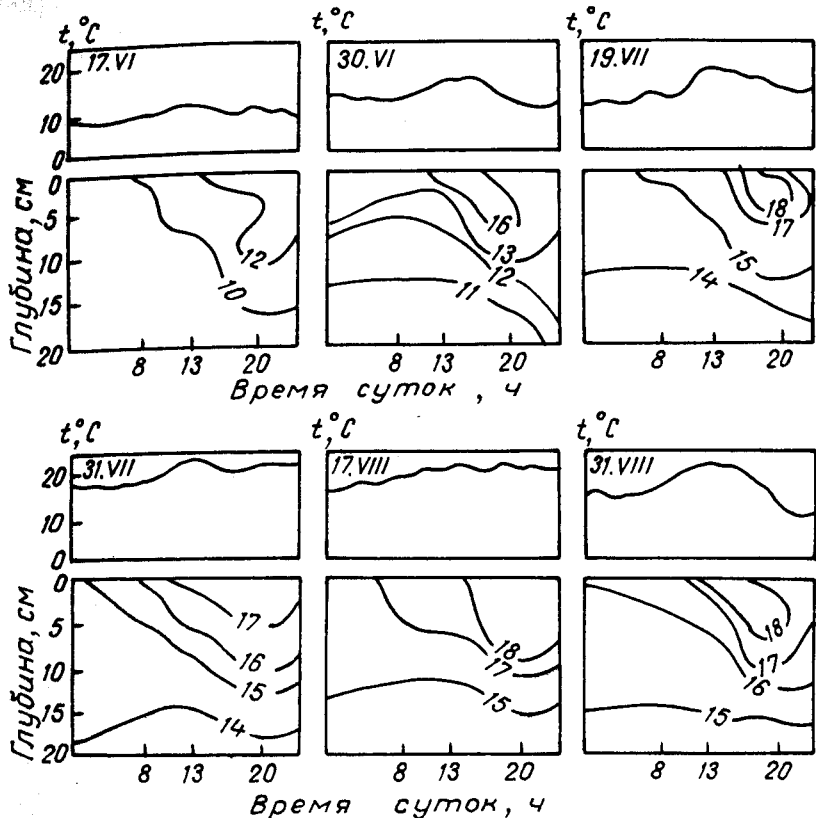


Рис. 13. Термоизоплеты в почвенном профиле заболоченного леса (разнотравно-краснично-сфагновое сообщество)

красники, в течение вегетационного сезона всегда сильно увлажнены.

Вторая (2) ценопопуляция изучалась в плауново-красничном сообществе, расположенном в средней части северо-восточного склона, высота которого 170—190 м над ур. м., крутизна 35°. В настоящее время склон безлесный. Хорошо выражено возобновление ели аянской, березы каменной. Микрорельеф участка слегка волнисто-бугристый. По поверхности почвы и в горизонте 0—20 см часто встречаются камни 3—15 см в диаметре. Видовой состав сообщества насчитывает до 25 видов высших растений. Растительный покров двухъярусный. Проективное покрытие достигает 70%, из них красники 30, плауна сплюснутого 20, дерена канадского 10%. Увлажнение склона атмосферное. Грунтовые воды располагаются глубоко. Содержание воды по

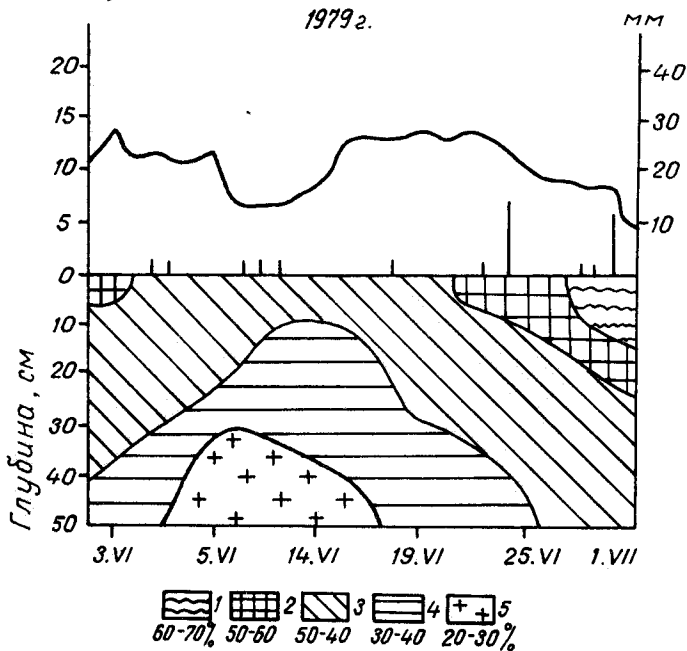


Рис. 14. Хроноизоплеты влажности почвенного профиля северо-восточного склона (плауново-красничное сообщество)

почвенному профилю (0—50 см) колеблется от 24 до 65% (рис. 14). Горизонт 0—20 см, в котором расположены корневища красники, всегда увлажнен (не ниже 40% от сухой массы почвы).

Измерения дневных температур почвы на глубине 0—20 см показаны на рис. 15. В июне почва на глубине 5 см прогревается до 17°, в середине июля до 20°, на глубине 20 см в июне до 11°, в июле до 12°.

Третья (3) ценопопуляция изучалась в ястребинково-дерново-красничном сообществе, расположенном на поляне среди елово-пихтового редколесья в пределах стационара, подробное описание которого приведено выше.

Измерения температуры на поверхности почвы показали, что наибольшая амплитуда между максимальными и минимальными значениями отмечается в июне, когда только начинается распускание листьев красники (рис. 16). В это время часты возвраты холодов. Затем амплитуда незначительно сокращается и в отдельные дни достигает 6—10°. Однако в 1979 г., когда проводилось исследование структуры, постоянно наблюдались резкие колебания температур, что привело к массовой гибели бутонов, цветков, завязей красники. Максимальная температура на поверхности почвы достигала 34°, минимальная —1,5°. Дневные измерения



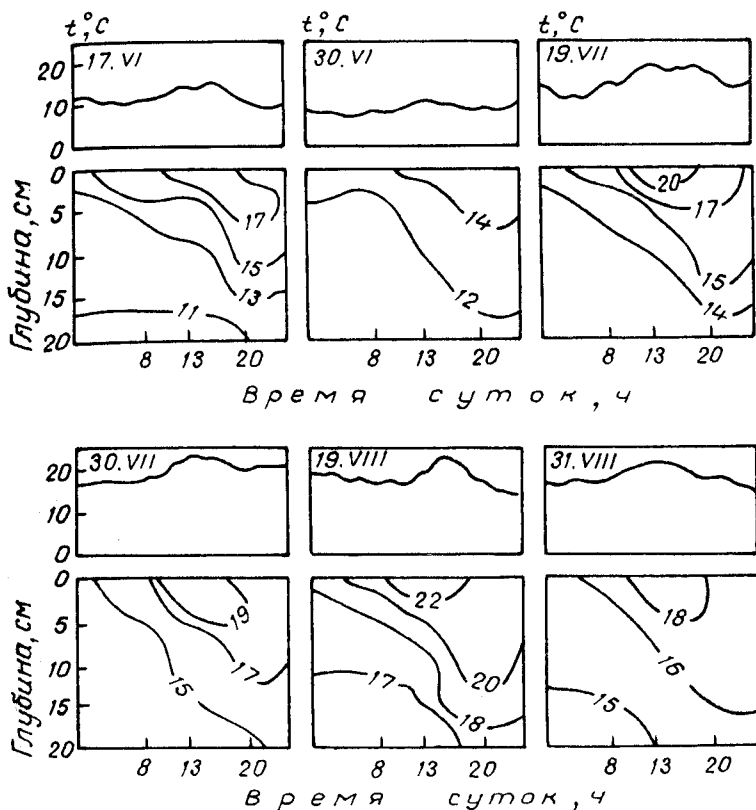
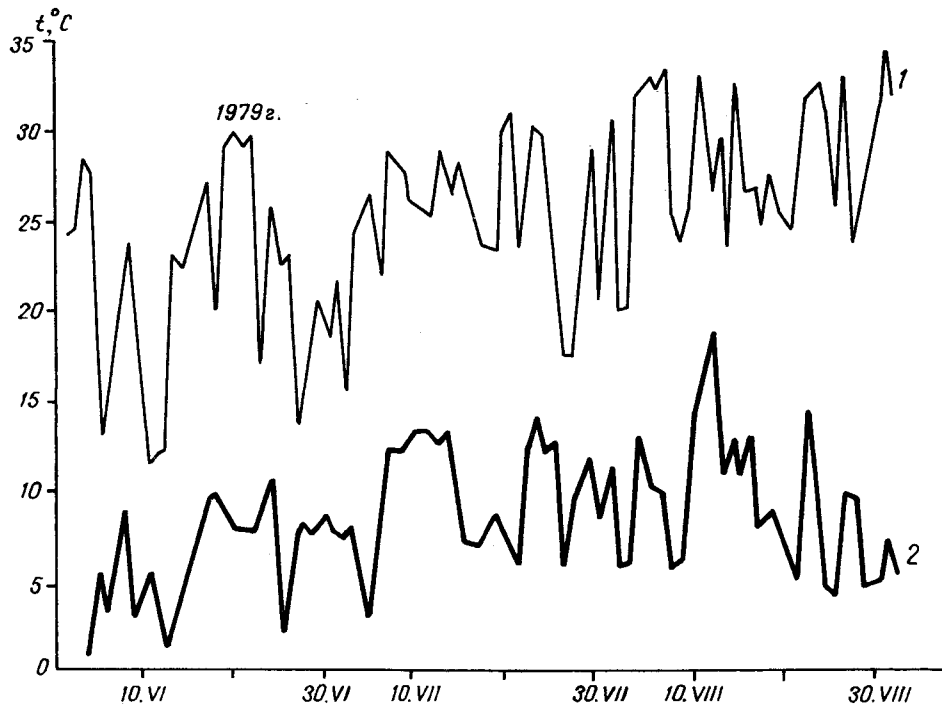


Рис. 15. Термоизоплеты в почвенном профиле северо-восточного склона (плауново-красническое сообщество)

температуры почвы в горизонте 0—20 см. показали, что в июне почва прогревается на глубине 5 см до  $17^{\circ}$ , в июле и августе — до  $23^{\circ}$  (рис. 17). Залегающие ниже горизонты прогреваются меньше, и на глубине 20 см температура в июне не превышает  $11^{\circ}$ , в июле —  $15^{\circ}$ , в августе —  $17^{\circ}$ . Содержание воды по почвенному профилю изменяется от 25 до 55%.

Четвертая (4) ценопопуляция исследовалась в разнотравно-красническом сообществе, занимающем верхнюю и среднюю часть северо-западного (почти западного) склона. Высота его 100—150 м над ур. м., крутизна  $30^{\circ}$ . Склон почти безлесный. Изредка встречаются кусты актинидии коломикта, рябины бузинолистной. Микрорельеф склона почти ровный, лишь кое-где встречаются небольшие бугорки. Видовой состав сообщества насчитывает до 40 видов высших растений. Растительный покров в апогее его развития двухъярусный, высотой до 80 см. Общее проективное покрытие 88%, из них красники — 48, разнотравья — 40%.



**Рис. 16.** Изменение максимальных (1) и минимальных (2) температур на поверхности почвы в елово-пихтовом редколесье (ястребинково-дереново-красничное сообщество)

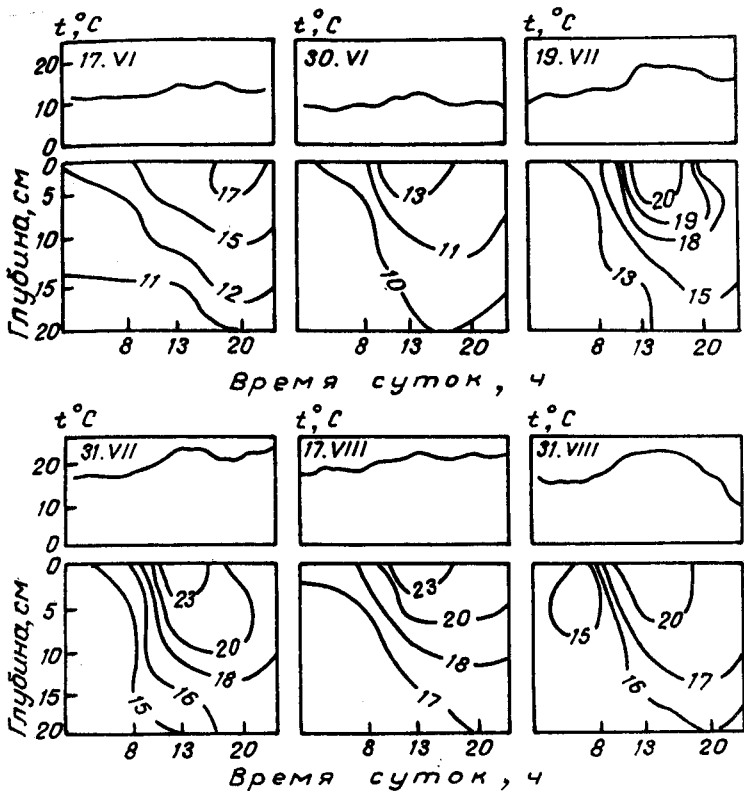


Рис. 17. Термоизоплеты в почвенном профиле елово-пихтового леса (ястребиново-дереново-красничное сообщество)

Увлажнение склона атмосферное. Грунтовые воды располагаются глубоко. Содержание воды по почвенному профилю (0—50 см) составляет от 20 до 40% (рис. 18). Верхние горизонты периодически иссушаются, что неблагоприятно сказывается на развитии растительности.

Изменения дневных температур почвы в горизонте 0—20 см показаны на рис. 19. В июне почва прогревается на глубине 5 см до 14°, в июле — до 16°, в августе — до 21°. На глубине 20 см температура в течение вегетационного сезона изменяется от 10° (в июне) до 17° (в августе).

Таким образом, участки, в которых изучались ценопопуляции красники, можно расположить следующим образом: по степени увлажнения (от наибольшего к наименьшему) — заболоченный смешанный лес (1), северо-восточный склон (2), елово-пихтовое редколесье (3), северо-западный склон (4); по температурному режиму (от более прогреваемого к менее прогреваемому) —

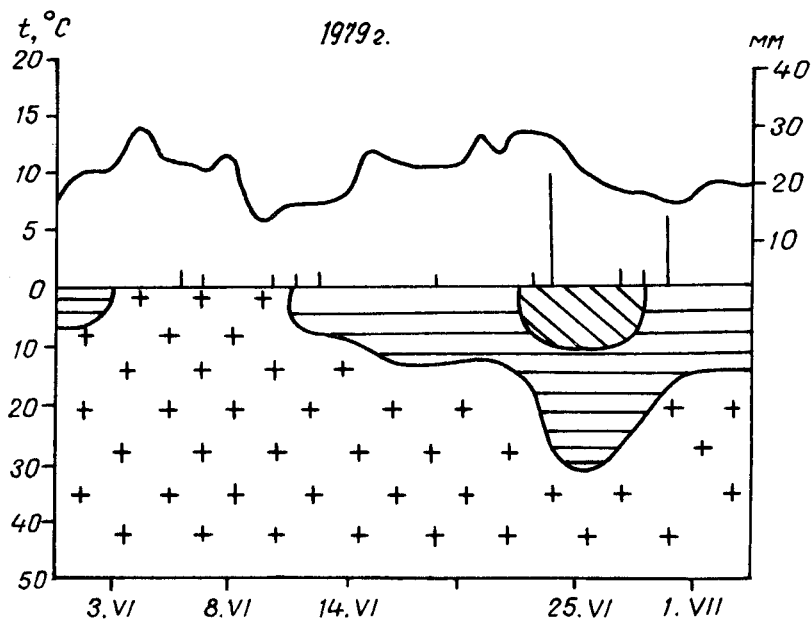


Рис. 18. Хроноизоплеты влажности почвы северо-западного склона (разнотравно-красничное сообщество)

елово-пихтовое редколесье (1), северо-восточный склон (2), северо-западный склон (3), заболоченный смешанный лес (4).

Установлено, что численность кустов, их высота, размеры листовой поверхности и другие показатели ценопопуляций красники изменяются в зависимости от местообитаний (табл. 5).

Наибольшей оказалась численность кустов на северо-западном склоне, наименьшей — в заболоченном лесу. А. А. Уранов (1960) указывал, что условиям эколого-фитоценотического оптимума соответствует некая оптимальная, не слишком высокая и не слишком низкая, численность популяций. Численность кустов в ценопопуляциях красники подчиняется, по-видимому, этой же закономерности. Оптимальное число их на северо-восточном склоне сопки. Здесь же наблюдается более высокий процент генеративных побегов.

В местах с хорошим увлажнением и под разреженным пологом леса в ценопопуляциях кусты более высокорослые и крупнолистные, чем на открытых участках. Так, на открытом, хорошо освещенном северо-западном склоне, где в период вегетации верхние горизонты почвы периодически иссушаются, кусты имеют небольшую высоту (средняя высота  $5,7 \pm 0,1$  см) и амплитуду ее колебаний (рис. 20). Высота кустов в остальных ценопопуляциях на 35—42% выше. Листья у растений красники на северо-запад-

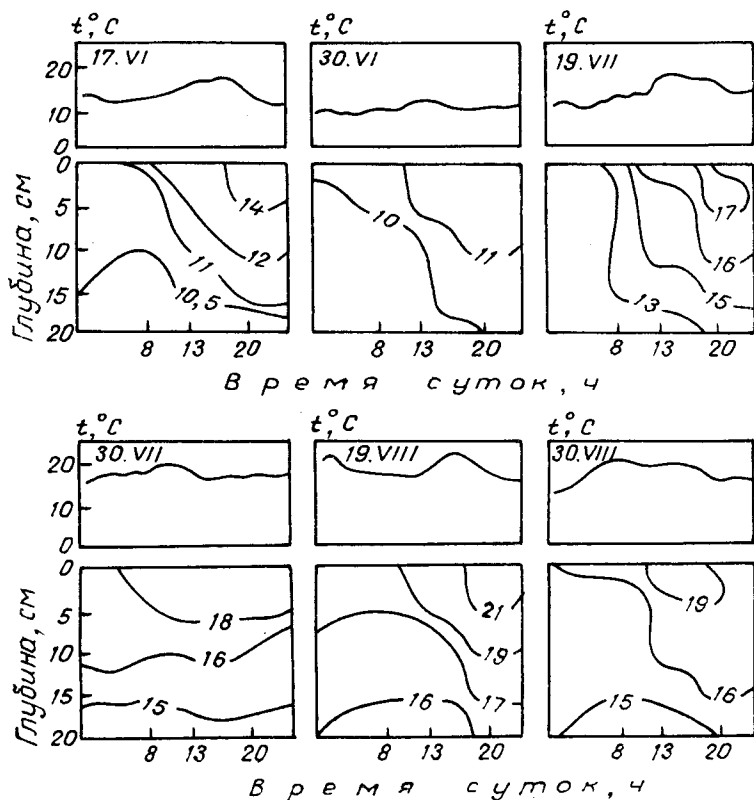


Рис. 19. Термоизоплеты в почвенном профиле северо-западного склона (разнотравно-красничное сообщество)

ном склоне мелкие, в период плодоношения средняя длина листа  $36,7 \pm 0,7$  мм, ширина  $19,8 \pm 0,6$  мм. Размеры листовых пластинок в других местообитаниях больше.

Активное нарастание листовой поверхности во всех ценопопуляциях отмечено в период от начала вегетации до цветения, а затем оно заметно сокращается (рис. 21). Наибольшая листовая поверхность развивается у ценопопуляций на северо-восточном склоне, наименьшая — в заболоченном лесу, где красника растет разреженно: число побегов на единицу площади в этой ценопопуляции наименьшее, но листья самые крупные.

Уменьшение влажности почвы и увеличение освещенности приводит к уменьшению массы ягод. Так, наибольшее число ягод ( $81,1 \pm 12,7$  шт./м<sup>2</sup>) отмечено в ценопопуляции на освещенном северо-западном склоне, но они мелкие, масса одной ягоды 0,426 г. Наименьшее число ягод ( $22,4 \pm 2,2$ ) наблюдалось у растений

**Биометрические показатели ценопопуляций красники  
в различных местообитаниях**

Признак	Заболочен- ный смешан- ный лес	Северо-вос- точный склон	Елово- пихтовое редколесье	Северо-за- падный склон
Число вегетативных кустов, шт./м <sup>2</sup>	208 ± 13,7	304 ± 11,3	478,4 ± 44,0	526,3 ± 34,5
Число генеративных кустов, шт./м <sup>2</sup>	32,0 ± 6,7	64,2 ± 4,3	54,2 ± 8,9	77,8 ± 10,8
Средняя высота кустов, см	7,6 ± 0,1	8,1 ± 0,1	7,7 ± 0,2	5,7 ± 0,1
Средняя длина листа, мм	44,6 ± 0,8	44,1 ± 0,5	42,1 ± 0,6	36,7 ± 0,7
Средняя ширина листа, мм	26,1 ± 0,5	24,4 ± 0,4	28,0 ± 0,4	19,8 ± 0,6
Индекс листовой поверхности, м <sup>2</sup>	0,79	0,99	0,94	0,84
Число бутонов, шт./м <sup>2</sup>	54,4 ± 9,3	112 ± 9,3	77,5 ± 8,2	121 ± 17,3
Число ягод, шт./м <sup>2</sup>	22,4 ± 2,2	60,2 ± 3,8	39,6 ± 4,5	81,1 ± 12,7
Масса ягод, г/м <sup>2</sup>	13,3 ± 2,8	35,3 ± 2,8	20,9 ± 0,3	33,7 ± 1,2

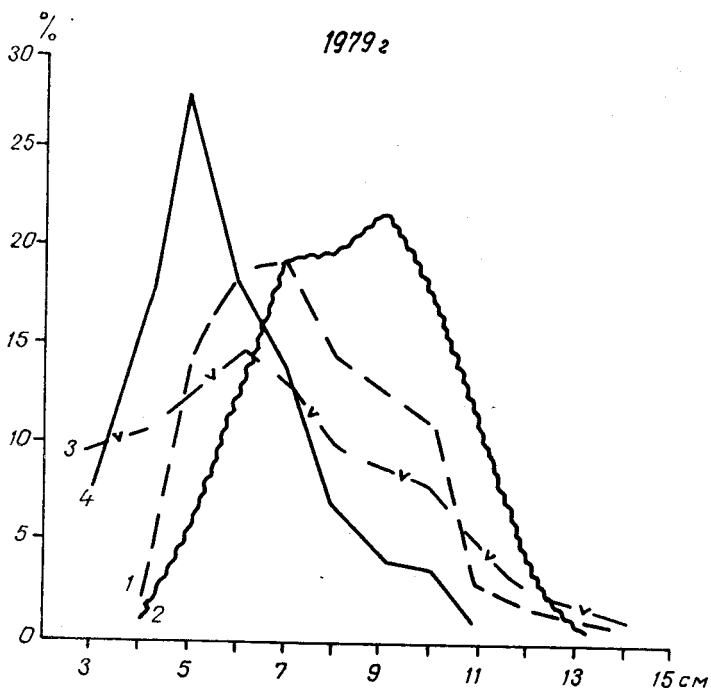


Рис. 20. Изменчивость высоты побегов красники в зависимости от местообитания: 1 — заболоченный смешанный лес, 2 — северо-восточный склон, 3 — елово-пихтовое редколесье, 4 — северо-западный склон

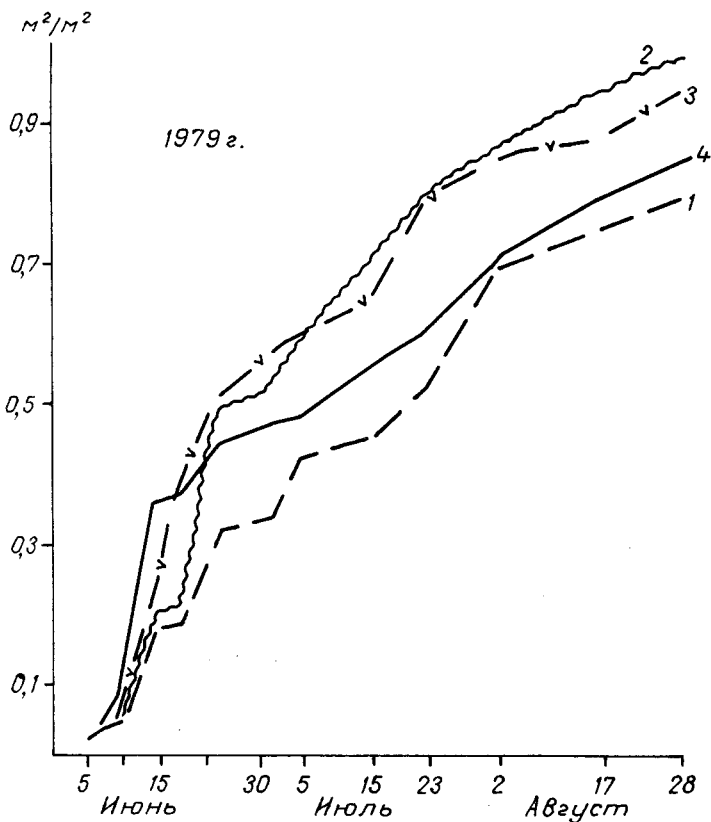
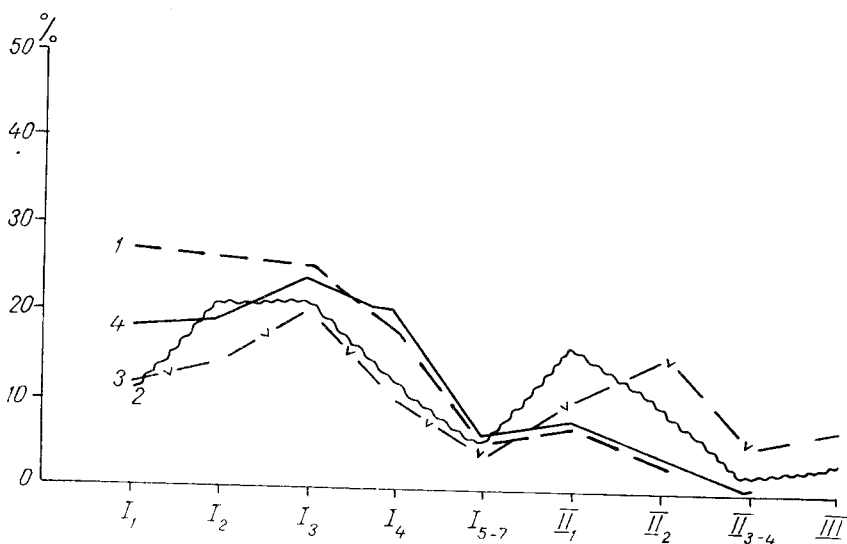


Рис. 21. Динамика нарастания листовой поверхности красники в различных местообитаниях: 1 — заболоченный смешанный лес, 2 — северо-восточный склон, 3 — елово-пихтовое редколесье, 4 — северо-западный склон

в заболоченном лесу, но ягоды здесь крупные и сочные, масса одной ягоды 0,594 г. По-видимому, уменьшение фотосинтезирующей поверхности красники на северо-западном склоне, о чем свидетельствуют данные о величине листовой поверхности и размерах листовых пластинок, приводит к уменьшению накопления органического вещества, и масса ягод уменьшается.

Учет опадания бутонов, цветков, завязей и плодов по ценопопуляциям красники показал следующее: в заболоченном лесу опад составил 59%, на северо-западном склоне 33, на северо-восточном 46, в елово-пихтовом редколесье 49%. Таким образом, наибольшая величина опадания отмечена в заболоченном лесу. Это связано с тем, что заморозки здесь весной заканчиваются позже, поэтому влияние их более действенно, чем на склонах.

Более высокий урожай ягод ( $35,3 \pm 2,8$  г/м<sup>2</sup>) отмечен в цено-



**Рис. 22.** Возрастная структура надземных побегов красники в различных местообитаниях: 1 — заболоченный смешанный лес, 2 — северо-восточный склон, 3 — слово-пихтовое редколесье, 4 — северо-западный склон

популяции, обитающей в плауново-красничном сообществе на северо-восточном склоне сопки, немного ниже ( $33,7 \pm 1,2$ ) — в разнотравно-красничном, на северо-западном склоне. Самый низкий урожай наблюдался в заболоченном смешанном лесу ( $13,3 \pm 1,7$  г). По всей вероятности, на указанных склонах складываются более оптимальные условия для формирования урожая ягод красники, условия же для накопления фитомассы более благоприятны в заболоченном лесу (мощно развиты листовые пластинки, высокие кусты, крупные ягоды).

Распределение парциальных кустов по возрастному составу показало, что его спектр имеет характер двухвершинной кривой (рис. 22), отражающей неоднородность возрастной структуры парциальных кустов ценопопуляций. Во всех исследованных ценопопуляциях с различной долей участия преобладают кусты I этапа (1—6 лет), что свидетельствует о преобладании процессов возобновления над процессами отмирания. В первой ценопопуляции, обитающей в заболоченном лесу, кусты I этапа составляют 91%, причем здесь преобладают (48%) одно- и двухлетние кусты, совсем отсутствуют кусты III этапа. Средний возраст кустов I этапа 2,4 года (определение возраста проведено по А. А. Уранову, 1960). Эту ценопопуляцию можно рассматривать как молодую вегетативную, поскольку низкий процент кустов II этапа и отсутствие кустов III этапа свидетельствуют о ее быстром обновлении, происходящем при наличии относительно неблагоприятных



условий для развития растений красники. В трех остальных ценопопуляциях представлены кусты всех возрастных этапов. Процент стареющих кустов (III этап) в них невелик. Средний возраст кустов I этапа в этих ценопопуляциях 2,7—2,9 года. Все три ценопопуляции можно рассматривать как средневозрастные генеративные. Наличие полного спектра возрастных групп подтверждает мнение о том, что условия обитания благоприятны для развития ценопопуляций.

# ЦВЕТЕНИЕ, ПЛОДОНОШЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ

## Морфологическое строение генеративных органов

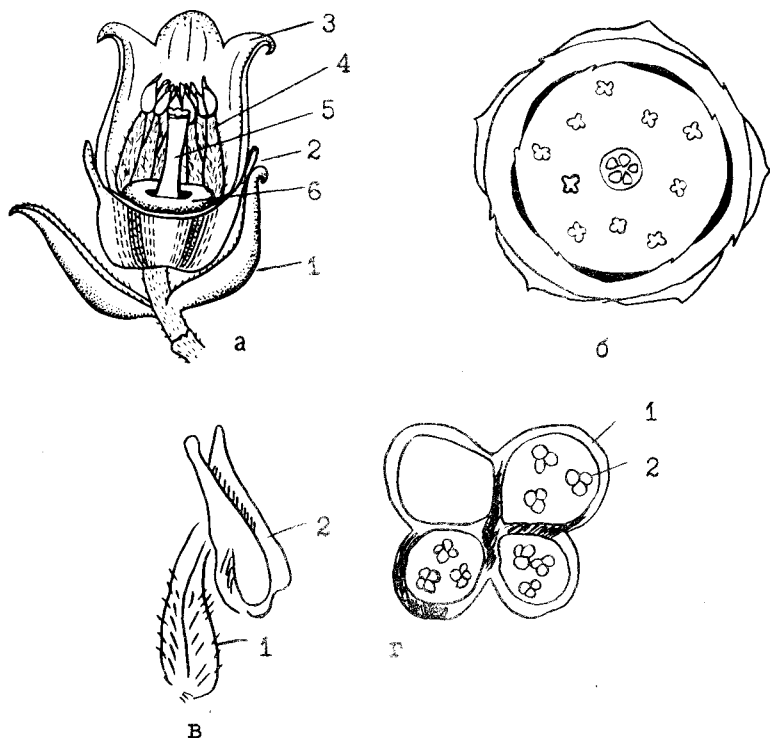
Изучение генеративной сферы растений в целом, учитывая весь генеративный цикл, начиная от закладки цветочных почек до образования плодов и семян, важно при изучении организмов как на популяционно-видовом, так и на биоценотическом уровнях (Лавренко, 1965). К. М. Завадский (1961) отмечал, что такие черты, как особенности цветения и опыления, семенная продуктивность, жизнеспособность семян, во многом обуславливают приспособляемость и жизнестойкость вида. С практической точки зрения для предварительной оценки величины урожая особый интерес представляет соотношение между числом бутонов, цветков, завязей и зрелых плодов.

Формирование генеративных почек красники начинается в конце июля—начале августа. Вегетативные и генеративные почки достаточно четко отличаются друг от друга. Цветочные почки более крупные и округлые, их длина  $3,2 \pm 0,4$ , диаметр  $2,2 \pm 0,3$  мм; вегетативные короче, их длина  $2,2 \pm 0,3$ , диаметр  $1,2 \pm 0,2$  мм.

При микроскопическом исследовании генеративных почек, взятых для анализа осенью, выделены следующие структуры: ось соцветия, два-три зачатка цветков и два супротивных прицветника (рис. 23). При анализе цветка в это время различаются зачатки чашечки, сросшегося венчика, андроея, состоящего из 10 внешне вполне сформированных тычинок, и гинецея без сформированных семязачатков.

Почки достаточно приспособлены для перезимовки, покрыты двумя парами почечных чешуй, из которых первая пара имеет небольшие размеры и прикрывает почку на  $2/3$ , а вторая пара, основная, полностью закрывает ее. Те части почечных чешуй, которые непосредственно соприкасаются с внешней средой, сильно кутинозированы. Зачаточные листья с нижней стороны вдоль жилок опушены, что, по-видимому, также способствует защите зачаточного побега от неблагоприятных условий внешней среды.

Соцветие красники представляет собой однобокую кисть. Первоначальная закладка цветков идет по спирали, но в процессе развития генеративного побега происходит смещение их на одну сторону от центральной оси побега. В соцветии обычно 2—3 цветка, заложение и раскрытие которых происходят в акропетальной последовательности.



**Рис. 23.** Схема строения цветка красники: а — объемное строение цветка (1 — прицветник, 2 — чашечка, 3 — лепестки, 4 — тычинка, 5 — пестик, 6 — нектарный диск), б — диаграмма цветка, в — тычинка (1 — тычиночная нить, 2 — пыльник), г — поперечный срез пыльника (1 — стенка пыльника, 2 — тетрады пыльцевых зерен)

Цветоножка длиной 1,5 см, цилиндрическая, выходит из пазухи прицветника, имеет два линейных прицветника, расположенных поочередно и направленных в противоположные стороны относительно друг друга.

Цветок красники обоеполый, актиноморфный, протерандричный, колокольчатый, с двойным околоцветником и двумя кругами тычинок. Цветки длиной  $8,0 \pm 0,2$  мм, без запаха. Венчик образован 5, реже 4—6 сросшимися лепестками розового или бледно-розового, иногда почти белого цвета. Чашечка зеленая, в 2,5 раза короче венчика, образована 5 сросшимися чашелистиками, которые слегка опушены по краю, расположены в промежутке между лепестками и прижаты к последним. Андроцей состоит обычно из 10, реже из 8—12 равных прикрепленных к венчику тычинок, расположенных в два круга и незначительно превышающих по длине пестик. Тычиночные нити длиной 2,1 мм, свободные, при основании расширенные, с густыми волосками. На ранних стадиях

развития тычиночная нить бесцветная, затем она постепенно приобретает желтую окраску. Пыльник без придатков, по длине короче тычиночной нити, четырехгнездный. На ранних стадиях развития он имеет бело-зеленую окраску, затем постепенно желтеет. Пыльники наверху вытянуты в трубочки, которые на верхушке имеют хорошо заметные удлиненные отверстия, через которые высыпается пыльца. Развитие трубочек считается характерным признаком брусничных. Аналогичные трубочки обнаружены М. И. Савченко (1982) у черники, брусники, голубики, клюквы болотной, которые, как и красника, относятся к семейству брусничных.

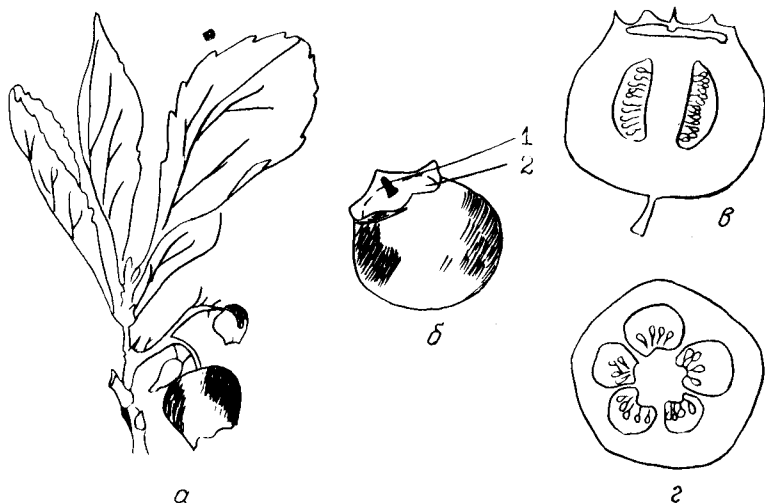
Каждое гнездо зрелого пыльника защищено однослойной эпидермой, состоящей из плотно сомкнутых крупных, утолщенных сосочковидных клеток неодинакового размера, благодаря чему поверхность неровная, шиповатая. По всей вероятности, это приспособление к перекрестному опылению. Пыльники раскрываются интрорзно. Пыльца сложная: пыльцевые зерна соединены в треугольно-округлые тетрады, диаметр которых  $42,0 \pm 4,45$  мкм. Пыльцевые зерна трехборозднопорые, почти шаровидные, поверхность зерна гладкая. Поры неясно очерченные, округлые. Цвет пыльцевых зерен светло-серый. Полагают, что симультантный тип образования тетрад микроспор является примитивным (Атабекова, Устинова, 1971).

Гинецей красники синкарпный, состоит из пяти, реже четырех плодолистиков. Завязь нижняя, сросшаяся с чашечкой, обычно 5 (4—6)-гнездная, зеленого цвета, поверхность ее гладкая. Плацентация угловая, семязачатков много. Плаценты, несущие семяпочки, массивные, вставленные (интрузивные). Такое строение плаценты является характерным признаком представителей семейства брусничных (Савченко, 1982).

Столбик один, прямой, простой, голый, по длине почти равен завязи и часто остается на ней. Рыльце верхушечное, маленькое, 5-лучевое, находится на уровне пыльцевых мешков. Незрелые рыльца зеленого цвета, постепенно приобретают желтовато-коричневую окраску. Канал столбика расположен в центре. Характерен для красники нектарник, имеющий форму кольцевого валика, окружающего основание столбика.

Плод — синкарпная нижняя ягода, 6—15 мм в диаметре, пятигнездная, красного цвета, со своеобразным вкусом и запахом, с многочисленными семенами (рис. 24). Ягода имеет округлую форму, со слегка приплюснутой верхушкой, на которой после созревания продолжительное время сохраняются остатки столбика, нектарного диска и зубчиков чашечки. Околоплодник сочный и мясистый.

Семена красники мелкие, продолговатые, длиной  $1,3 \pm 0,1$  мм, шириной  $0,7 \pm 0,1$  мм, слегка серповидно-изогнутые. Число семян в одном плоде  $33,7 \pm 3,2$  шт., их масса  $8,0 \pm 0,54$  мг, масса 1000 шт.  $267,7 \pm 18,7$  мг.



**Рис. 24.** Строение плода красники: а — общий вид, б — вид сбоку (1 — остатки столбика, 2 — нектарный диск), в — продольный срез, г — поперечный срез

### Ритмика цветения

Периоды в годовом цикле развития растений могут проходить с неодинаковой скоростью. Это зависит прежде всего от генотипа, а также от различных сочетаний условий внешней среды. Частным проявлением периодической деятельности растений в индивидуальном развитии является суточная и сезонная динамика цветения и плодоношения.

Цветки красники раскрываются в акропетальной последовательности с интервалом в 2—3 (5) дней. Раскрывание цветков даже в благоприятные дни происходит медленно в течение 4—10 ч. При низкой среднесуточной температуре (6—7°) этот процесс затягивается до 14—16 ч. В раскрывании цветка красники выделено 4 фазы (Красикова, Корнева, 1979). В первую фазу на верхушке бутона образуются пять трещинок — линий, по которым в дальнейшем будут раскрываться лепестки. Тычиночные нити в этот момент бесцветные, но начинается пожелтение пыльников вокруг щелей, находящихся на верхушке вытянутых трубочек. Готовность рыльца воспринимать пыльцу определялась по методу Робинсона (Robinson, 1924). Рыльца, не готовые к восприятию пыльцы, при окрашивании в растворе марганцовокислого калия остаются зелеными, зрелые окрашиваются в фиолетовый цвет. Во вторую фазу (наклюнувшегося бутона) резко отгибается один лепесток и на верхушке бутона появляется небольшая (длиной

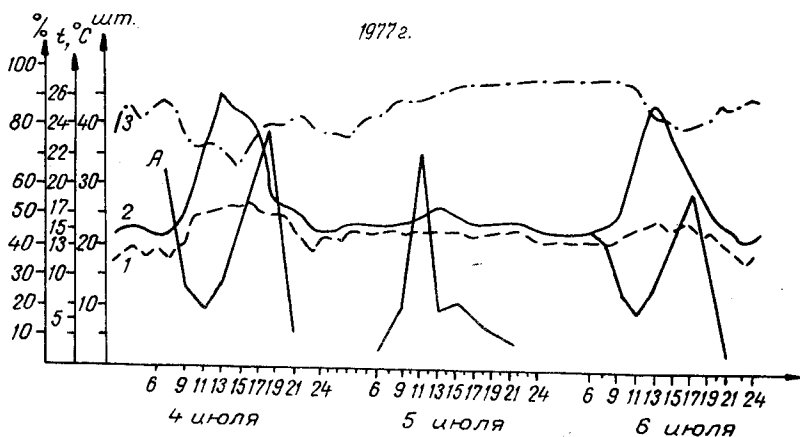


Рис. 25. Суточный ход раскрытия цветков красники: А — число раскрывающихся цветков, 1 — среднесуточная температура воздуха на высоте 2 м от поверхности почвы, 2 — среднесуточная температура воздуха на высоте 3 см от поверхности почвы, 3 — относительная влажность воздуха

до 2 мм) щель. Пыльники приобретают желтую окраску. Рыльца при окрашивании в растворе марганцовокислого калия по краю становятся фиолетовыми. В третью фазу (полностью раскрывшегося цветка) рыльца окрашиваются в фиолетовый цвет, а пыльники становятся желтыми. В четвертую фазу (отцветания) венчик вместе с тычинками опадает. Столбик остается на завязи.

Длительность пребывания отдельного цветка в открытом состоянии различна (от 1 до 5 дней), она зависит от его местоположения в соцветии и от погодных условий в период цветения. Продолжительность жизни цветка длиннее при прохладной и дождливой погоде. Длительность цветения в различные годы составляет от 10 до 15 дней.

У красники так же, как и у многих брусничных (Кайгородова, 1976), цветки раскрываются круглосуточно, однако преобладает дневной характер цветения, с заметно выраженными утренним и послеполуденным максимумами (рис. 25). Иногда в отдельные дни бывает выражен только один из максимумов.

С целью выяснения влияния некоторых климатических факторов на суточную динамику цветения были вычислены коэффициенты корреляции между числом раскрывающихся цветков и такими факторами, как температура и относительная влажность воздуха на высоте 2 м и 3 см от поверхности почвы и температура почвы на глубине 5 см. В результате этого установлено, что между числом раскрывающихся цветков и перечисленными факторами не наблюдается высоких корреляционных связей. Умеренная связь ( $r = -0,58$ ) выявлена лишь между числом раскрывающихся цветков и температурой воздуха на высоте 3 см.

Таблица 6

Влияние факторных нагрузок на суточный ход цветения красники

Признак	I фактор	II фактор	III фактор
Число раскрывающихся цветков	-0,58	0,29	0,25
Относительная влажность воздуха	-0,86	-0,17	-0,24
Температура воздуха на высоте 2 м от поверхности почвы	0,56	-0,42	-0,25
Температура воздуха на высоте 3 см от поверхности почвы	0,92	0,19	0,11
Температура почвы на глубине 5 см	0,59	0,35	-0,35
Дисперсия	52%	8,9%	6,1%

Для выяснения истинных связей между вышеназванными переменными был проведен факторный анализ данных. Расчеты показали, что между числом раскрывающихся цветков и другими параметрами существуют тесные связи, выраженные в виде факторных нагрузок (табл. 6).

Первый фактор основной, и он вносит наибольший вклад (52%) в объяснение всего разнообразия корреляционной матрицы. Второй и третий факторы связаны с переменными незначительными нагрузками, поэтому их интерпретировать нет необходимости. Таким образом, три фактора вносят в общую дисперсию 67%, следовательно, на долю неучтенных факторов выпадает 33%. Первый фактор, названный фактором сухости, интерпретируем следующим образом: если температура воздуха, особенно на высоте соцветий, будет высокой, а относительная влажность воздуха низкой, то число раскрывающихся цветков будет невелико. Зависимость числа раскрывающихся цветков от температуры воздуха на высоте 3 см отчетливо прослеживается на рис. 26. Рассмотрим в качестве примера ход суточной динамики цветения красники 4 июля 1979 г. В этот день с утра стояла теплая солнечная погода, средняя температура воздуха составляла 18°, на высоте 3 см 22°, влажность в течение дня постепенно падала. С 17 ч 30 мин в течение 1 ч шел проливной дождь, затем опять выглянуло яркое солнце. При учете в 19 ч зафиксирован «своеобразный взрыв» в раскрывании бутонов, отражением чего явился ярко выделяющийся послеполюденный максимум (с 17 до 19 ч).

Продолжительные морозящие дожди и густые туманы в сочетании с пониженными среднесуточными температурами снижают интенсивность раскрывания цветков. Так, понижение температуры воздуха на высоте 2 м до 10—8°, а на высоте 3 см до 5—7° (3 и 5 июля 1979 г.) задержало раскрывание цветков. В теплые дни даже при продолжительных морозящих дождях идет равномерное в течение суток раскрывание цветков (5—6 июля 1977 г.). Установлено, что оптимальными для цветения красники

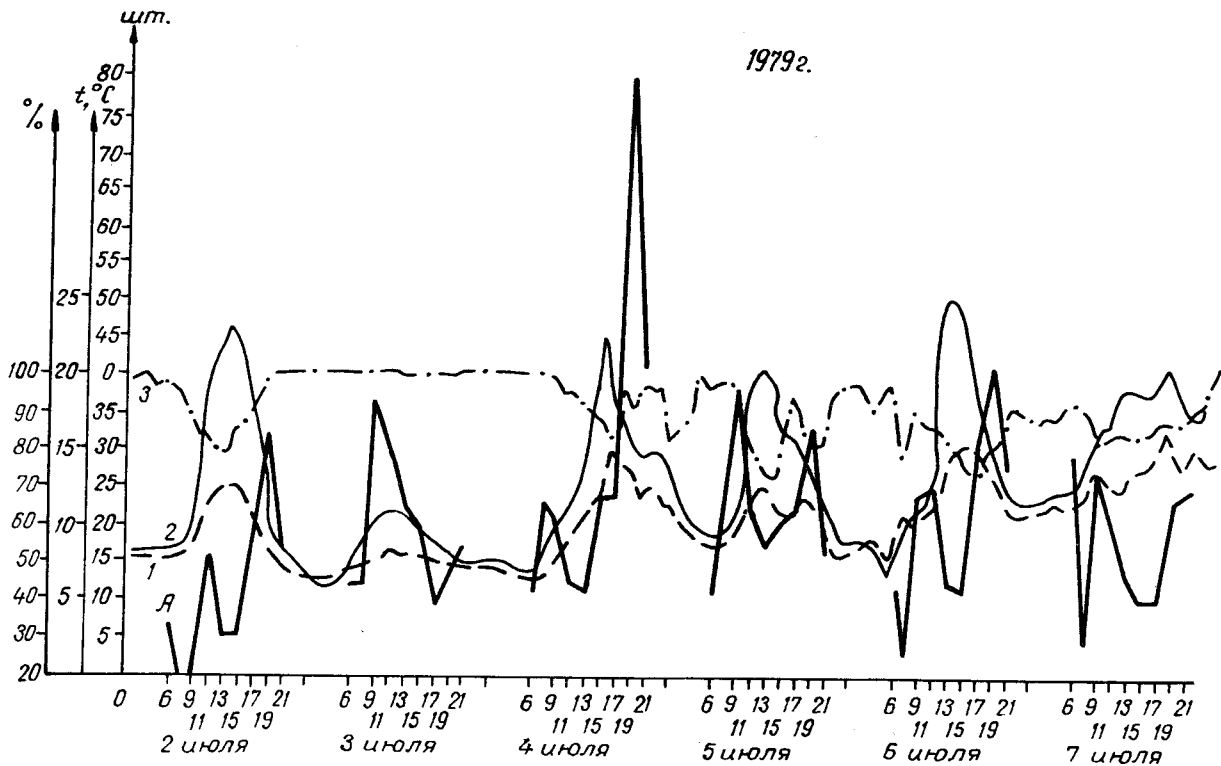


Рис. 26. Суточный ход раскрытия цветков красники (обозначения на рис. 25)



являются температура 15—17° на высоте 2 м и относительная влажность 80—90%.

На кривых, отражающих суточную динамику цветения красники, в некоторых случаях выделяется максимум, который падает на ранние часы. Это можно объяснить тем, что в данное время были учтены все цветки, которые раскрылись за ночь (с 21 ч до 6 ч утра).

Изучение сезонного ритма развития красники позволило установить, что сроки и продолжительность цветения находятся в тесной зависимости от погодных условий (табл. 7): чем выше сумма эффективных температур (более 10°) до начала цветения, тем раньше и дружнее начинается цветение. Это и понятно, так как для красники характерна ранняя (с осени) закладка генеративных почек. Поэтому при благоприятных погодных условиях цветение возможно уже в первой декаде июня, что отмечено в 1984 г. Сумма эффективных температур изменяется незначительно, в среднем она составляет  $116^{\circ} \pm 11,5^{\circ}$ . Продолжительность периода цветения зависит от теплового режима вегетационного сезона. За период наблюдений отмечено три года (1979, 1981, 1983), когда цветение длилось более 1 мес. В 1979 и в 1983 гг. удлинение периода цветения было вызвано сочетанием пониженных среднесуточных температур с засухой. Осадков за период цветения в 1979 г. выпало 30% месячной нормы, в 1983 г. — 13,5%. В 1981 г. причиной длительного цветения явилась прохладная и дождливая погода, так как осадков выпало 143% месячной нормы, а среднесуточная температура при этом не превышала 12°.

Таким образом, при среднесуточной температуре ниже 12° в сочетании с засухой или переувлажнением цветение красники происходит медленно, а продолжительность его составляет более 30 дней. Интенсивное цветение наблюдается при среднесуточной температуре не ниже 14—15°, при этом период цветения сокращается до 20 дней.

Коэффициент корреляции между продолжительностью цветения и среднесуточной температурой воздуха равен —0,86, что свидетельствует о тесной отрицательной корреляции. Графически сезонная динамика интенсивности цветения красники в различные годы характеризуется одновершинными кривыми (рис. 27). Средняя многолетняя дата массового цветения  $4.VII \pm 4$  дня при среднемесячной температуре воздуха  $12,8^{\circ} \pm 0,5^{\circ}$ , относительной влажности  $86,0 \pm 0,8\%$ . За период исследований отмечено четыре года с обильным цветением (1977, 1980, 1981, 1984), два со средним (1978, 1982) и два с низким (1979, 1983).

### Способы опыления

В результате проведенного исследования установлено, что красника является энтомофильно-автогамным растением. Для перекрестного опыления цветки красники имеют ряд приспособлений, прежде всего нежную розовую окраску венчика, нектарный

### Зависимость сроков цветения красники от погодных условий

Год	Сроки цветения		Продолжительность цветения, дни	Сумма эффективных температур к началу цветения, °С, (выше 10°)	Среднесуточная температура в период цветения, °С
	Начало	Конец			
1977	24.VI	11.VII	18	114	14,6±0,3
1978	18.VI	12.VII	24	127	14,8±0,4
1979	21.VI	25.VII	34	117	11,7±0,4
1980	19.VI	15.VII	26	167	12,8±0,3
1981	20.VI	23.VII	33	109	12,0±0,5
1982	17.VI	12.VII	28	115	12,3±0,8
1983	28.VI	28.VII	30	63	11,3±0,4
Среднее	21.VI±4,3	18.VII±8,06	27,6±6,26	116±11,5	12,8±0,5

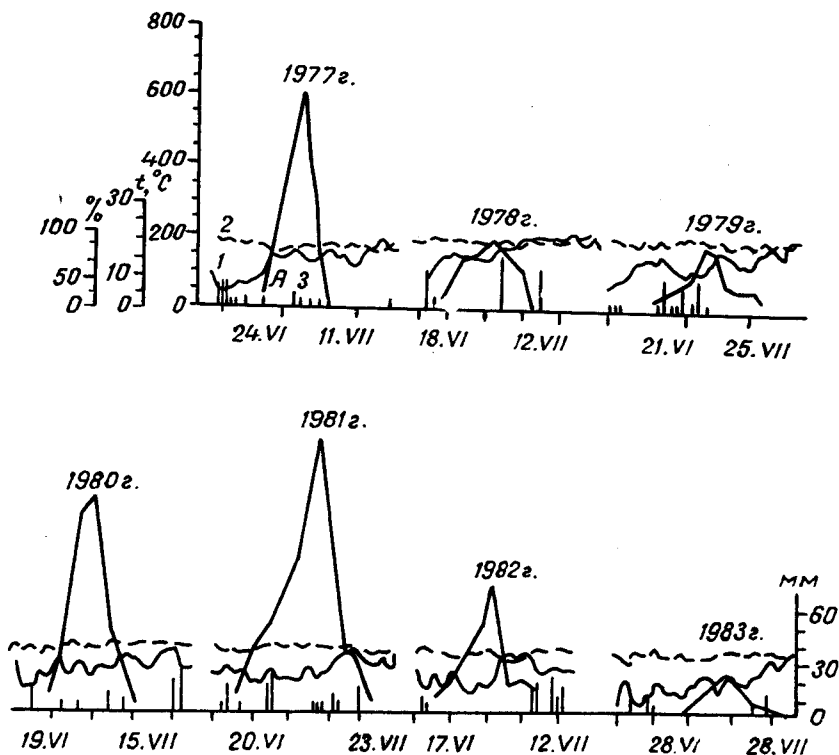


Рис. 27. Сезонная и погодичная динамика цветения красники: А — число раскрывающихся цветков, шт. м<sup>2</sup>, 1 — ход среднесуточной температуры воздуха, 2 — относительная влажность воздуха, 3 — осадки

Таблица 7  
вегетационного сезона

Относительная влажность воздуха, %	Сумма осадков, мм
86±1,8	33
88±1,2	36
86±0,9	43
84±1,3	21
90±0,7	143
86±0,8	33
84±0,5	19
86±0,8	49±16,3

диск, большое количество пыльцы, легко высыпавшейся через щели на тело насекомых, когда они берут нектар. Кроме того, перекрестное опыление достигается неодновременностью созревания тычинок и рыльца — дихогамией, когда созревание пыльников наступает на несколько часов раньше, чем рыльца (явление протерандрии).

Аллогамия осуществляется двумя видами шмелей — *Bombus schrenckii* Mogaw. и *B. lucorum albocinctus* Smith.<sup>1</sup>. В численном отношении доминирует первый вид. Шмели собирают пыльцу и нектар одновременно. Иногда шмель посещает один цветок несколько раз. Лет шмелей зависит от погодных ус-

ловий. Так, в солнечную погоду он начинается с восходом солнца и кончается с заходом. В прохладную погоду и особенно в дни с густыми морозящими туманами на цветках красники появляются единичные насекомые. Надо заметить, что чаще в такие дни шмели просто летали на участке, а цветки посещали крайне редко. Число шмелей и их активность увеличиваются в хорошую погоду. Например, в один из теплых дней (1 июля 1980 г.) единичные шмели появились на участке утром в 6 ч, к 8 ч их число на площади в 10 м<sup>2</sup> увеличилось до 10—15 и оставалось почти постоянным до 11 ч, а затем заметно сократилось. Прилет насекомых на участок снова зафиксирован с 14 ч. Отмечено, что в период повышения температуры воздуха до 35° (на высоте 3 см над поверхностью почвы) активность шмелей снижена. В утренние часы один шмель посещает 5—8 цветков, а в послеполуденные — 15—20 (иногда до 26) цветков. Продолжительность пребывания на цветке составляет 4—12 с. Надо полагать, что такой режим посещения шмелями цветков связан с характером суточного выделения нектара. Обилие насекомых приводит к тому, что нектар, по-видимому, не успевает накапливаться в достаточном количестве в дневные часы, поэтому, чтобы получить взятку в послеполуденное время, шмелям надо обследовать большее число цветков.

Самоопыление у красники может осуществляться в форме контактной автогамии и клейстогамии. О возможности самоопыления в форме контактной автогамии свидетельствует расположение фертильных частей цветка во время цветения: тычинки сближены вокруг пестика и нижняя часть пыльников прижата к рыльцу. Пыльца из отверстий пыльников легко может попасть на рыльце и при благоприятных условиях прорасти. Наличие

<sup>1</sup> Определение шмелей проведено Н. В. Курзенко.

### Зависимость сроков плодоношения красники от погодных условий

Год	Сроки плодоношения			Продолжительность, дни	Сумма эффективных температур к началу созревания, °С
	Начало	Массовое	Конец		
1977	31.VII	12.VIII	21.VIII	21	428
1978	25.VII	3.VIII	12.VIII	18	360
1979	3.VIII	15.VIII	22.VIII	19	348
1980	26.VII	11.VIII	25.VIII	30	372
1981	3.VIII	13.VIII	25.VIII	22	348
1982	25.VII	7.VIII	19.VIII	26	310
1983	4.VIII	16.VIII	25.VIII	21	388
Среднее	30.VII ± 5,1	11.VII ± 5,2	21.VIII ± 5,3	22,4 ± 4,7	365 ± 13,9

клеистогамии отмечено при изучении сезонной и суточной динамики цветения.

Опыты по изоляции отдельных цветков марлевыми изоляторами показали, что самоопыление у красники развито хорошо, но выражено в различные годы неодинаково. Процент завязавшихся под изоляторами плодов составил в 1977 г. 61%, в 1978 — 69, в 1979 — 45, в 1980 г. — 46%, при свободном цветении соответственно 88, 77, 83, 92%. Особенно ярко автогамия проявляется в дождливую пасмурную погоду с морозящими туманами. Например, в 1978 г. отмечено близкое по значению процентное соотношение завязавшихся плодов при свободном цветении и под изоляторами.

Цветки, у которых произошло опыление и оплодотворение, легко отличить от неопыленных и неоплодотворенных, поскольку у первых венчик вместе с тычинками от прикосновения руки тут же опадает. Обычно в период массового цветения и опыления поверхность почвы бывает усыпана бледно-розовыми венчиками.

### Ритмика плодоношения и прогнозирование фенофаз

Созревание ягод на юге Сахалина начинается в конце июля — начале августа, в средней части острова — в начале третьей декады августа. В разных растительных сообществах, расположенных в одном районе, значительных различий в сроках созревания не отмечено. Сроки созревания плодов зависят как от онтогенетических особенностей растений, так и от хода накопленной определенной суммы тепла (табл. 8).

Средняя сумма эффективных температур (выше 10°), при которой отмечено начало созревания плодов, составляет  $365 \pm 13,9^\circ$ , средняя многолетняя дата начала созревания приходится на 30.VII ± 5,1 дня. Поскольку в различные годы накопление тепла происходит с различной скоростью, то обычно в годы с теплым летним периодом созревание ягод начинается раньше (1978 и 1980 гг.), при затяжной холодной весне и прохладном лете

Таблица 8

вегетационного сезона

Среднесуточная температура в период созревания, °С	Осадки в период созревания плодов, мм
16,4 ± 0,54	25
18,0 ± 0,4	107
18,1 ± 0,4	24
18,1 ± 0,6	14
14,9 ± 0,1	329
16,6 ± 0,63	12
17,7 ± 0,6	27
16,7 ± 0,5	76,9 ± 43,7

(1979, 1981, 1983 гг.) — позже. Период плодоношения обычно растянут и длится более 20 дней. Средняя длительность срока созревания  $22,4 \pm 4,7$  дня.

Графически сезонная динамика интенсивности плодоношения характеризуется одновершинными кривыми (рис. 28). Средняя многолетняя дата массового созревания плодов на юге Сахалина  $11.VIII \pm 5,2$  дня при среднесуточной температуре  $16,7 \pm 0,5^\circ$ , относительной влажности воздуха  $83,2 \pm$

$\pm 0,5\%$ . Степень плодоношения изменяется по годам соответственно тому, как меняется обилие цветения, т. е. максимумы повторяются через 2 года. За период наблюдений отмечено 4 года (1977, 1980, 1981, 1984) с хорошим плодоношением, 2 со средним (1978, 1982) и 2 неурожайных (1979, 1983).

Через 1—2 сут после опыления отмечено интенсивное увеличение массы и размеров зеленых плодов, но через 20 дней его интенсивность несколько снижается (рис. 29). Плоды увеличиваются в размерах до полного созревания. Разница в средней массе спелых (16 августа) и зеленых (25 июля) плодов составляет 35%. Взвешивание спелых и зеленых ягод, собранных одновременно (30 июля), показало разницу в средней массе порядка 7,5%.

Начало вегетации красники на юге Сахалина отмечено в конце второй — начале третьей декады мая (рис. 30) при среднесуточных температурах, превышающих  $5^\circ$ . На хорошо освещаемых, прогретых, сухих участках вегетация наступает на 5—6 дней раньше, чем на рядом расположенных затененных и переувлажненных. В более поздние фенофазы происходит выравнивание роста и развития растений по фазам, и, например, созревание плодов отмечено уже одновременно во всех фитоценозах (Красикова, 1984а).

Первыми разворачиваются вегетативные почки, появление листьев наблюдается в конце мая ( $29.V \pm 3,2$  дня). В течение вегетационного сезона своеобразно изменяется их цвет: в первой декаде июня листья имеют антоциановую (багрово-малиновую) окраску, которая сохраняется до второй декады июля, затем она исчезает, а во второй декаде августа вновь появляется, причем проявляется с еще большей интенсивностью.

Массовая бутонизация отмечена  $6.VI \pm 3,1$  дня. Коэффициент вариации сроков бутонизации от 2,3 до 6,1%. Цветение наступает в третьей декаде июня ( $21.VI \pm 4,3$  дня) при сумме положительных температур  $384 \pm 12,4^\circ$ , эффективных (выше

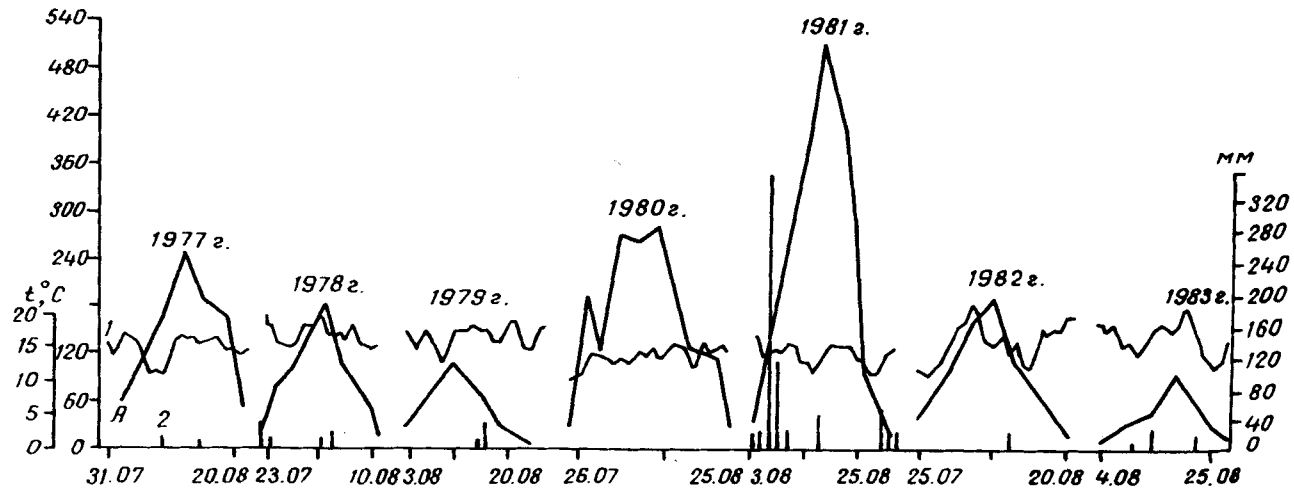
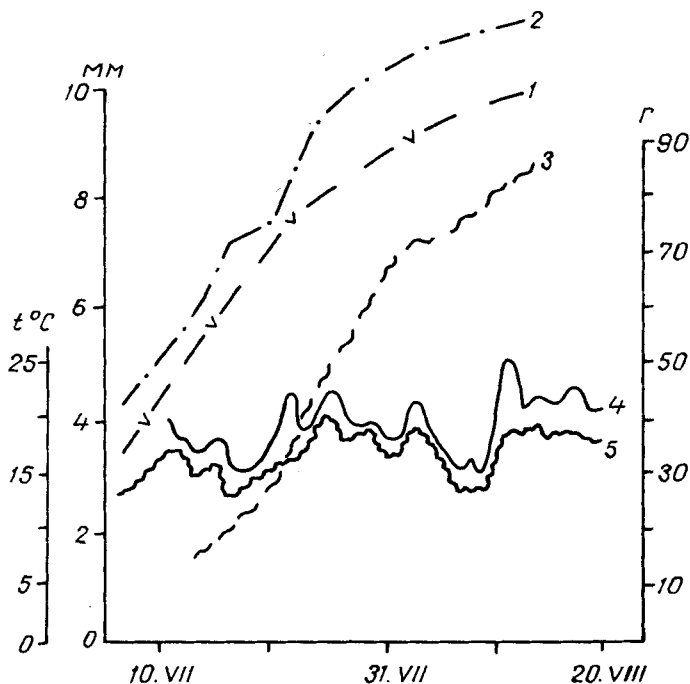


Рис. 28. Сезонная и погодичная динамика плодоношения красники: А — кривые плодоношения, 1 — ход среднесуточной температуры воздуха, 2 — осадки

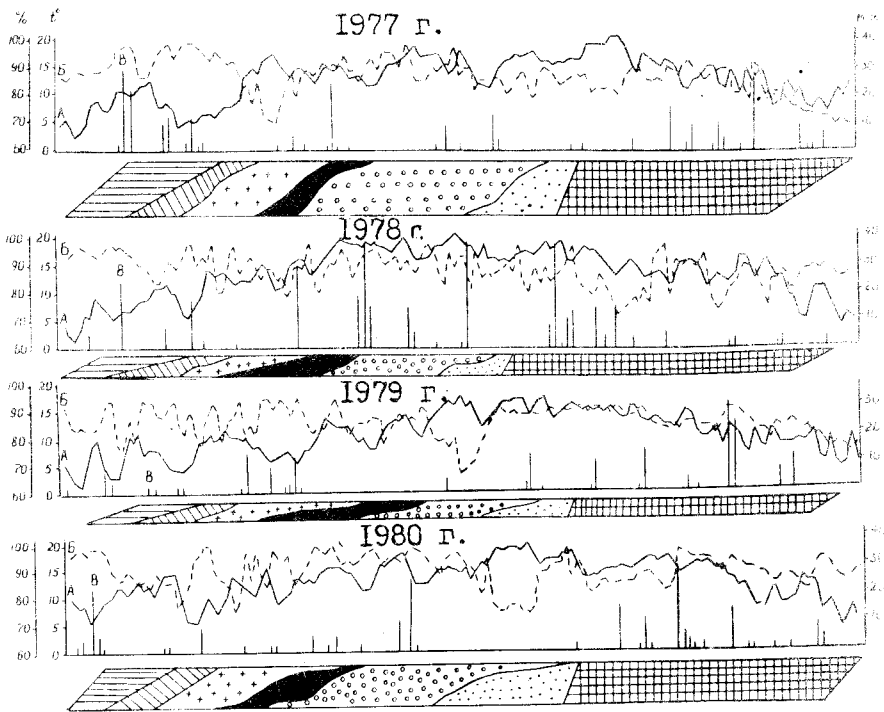


**Рис. 29.** Изменение массы и размеров плодов красники: 1 — длина, 2 — диаметр, 3 — масса, 4 — температура воздуха на высоте 3 см от поверхности почвы, 5 — среднесуточная температура воздуха на высоте 2 м

5°) —  $310,8 \pm 14,4^\circ$ . Коэффициент вариации срока цветения изменяется от 1,6 до 3,8%. Согласно И. Г. Серебрякову (1952), краснику следует относить к группе раннелетнецветущих растений, у которых генеративные почки формируются в конце лета — осенью предыдущего года.

Продолжительность цветения определяется, во-первых, онтогенетическими особенностями красники, что выражается в образовании на репродуктивном побеге 1—3 (5) цветков, во-вторых, погодными условиями. Например, резкие колебания дневных и ночных температур, пониженные среднесуточные температуры приводят к удлинению сроков цветения. Между продолжительностью цветения и среднесуточной температурой воздуха существует тесная отрицательная корреляция с коэффициентом  $-0,86$ . Низкие температуры сдерживают цветение, отрицательные могут вообще прекратить этот процесс, вызвав массовую гибель бутонов и цветков.

Через 5—7 дней после начала цветения начинается видимый рост плодов. Длительность фазы зеленых плодов  $32 \pm 2,4$  дня.

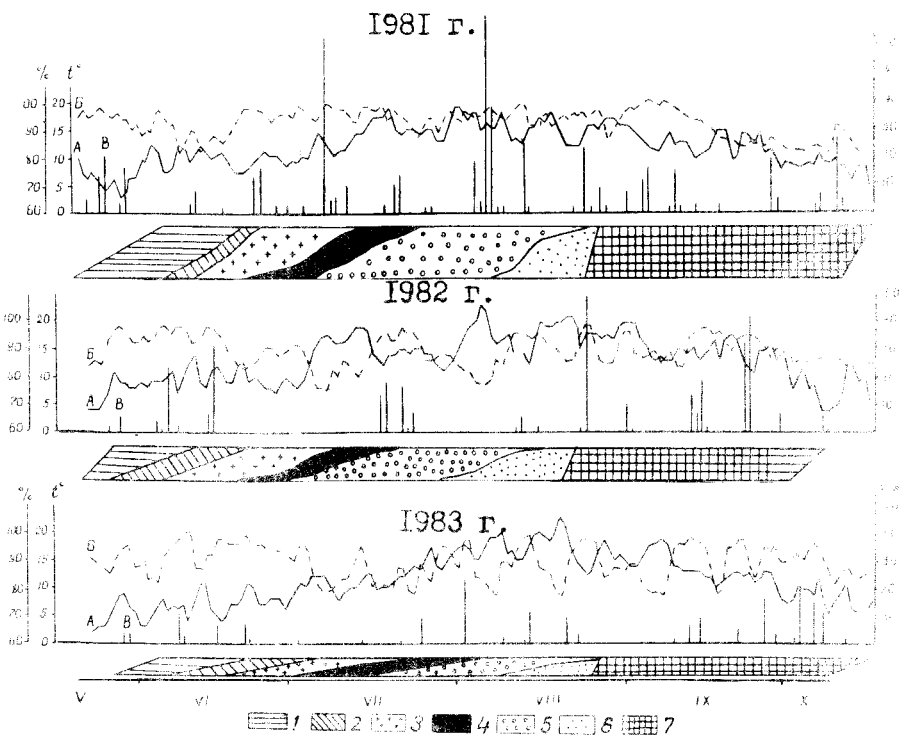


**Рис. 30.** Фенологические спектры красники: А — среднесуточная температура почек, Б — распускание листьев, 3 — бутонизация, 4 — цветение, 5 — зеленение. Средняя многолетняя дата начала созревания ягод на юге Сахалина  $30.VII \pm 5,1$  дня с коэффициентом вариации 3,4—6,5%. Плодоношение отмечено при сумме положительных температур  $883,0 \pm 10,2^\circ$ . Средняя продолжительность межфазного периода «массовое цветение—массовое плодоношение» составляет  $39 \pm 2,2$  дня с коэффициентом вариации 6,4%. Массовое плодоношение на юге Сахалина отмечается  $11.VIII \pm 5,2$  дня. Период плодоношения обычно растянут и длится более 20 дней. Прослеживается тесная прямая зависимость характера протекания этого процесса от метеофакторов: при сухой и теплой погоде ягоды созревают дружнее, чем при пасмурной и дождливой. Коэффициент корреляции между периодом созревания и среднесуточной температурой составляет  $-0,78$ .

Сроки наступления массового листопада — первая декада октября, в некоторые годы — вторая декада. В целом продолжительность вегетации красники составляет около 160 дней.

Предварительное вычисление сроков наступления фаз имеет важное значение, так как позволяет заблаговременно определить оптимальные сроки сбора ягод. Наиболее простой способ вычисления сроков созревания плодов — это прогнозирование





ра воздуха, B — относительная влажность воздуха, B — осадки, 1 — набудая плоды, 6 — зрелые плоды, 7 — листовая

вание по средним межфазным срокам периодов от начала цветения до начала созревания, от массового цветения до массового созревания. Для красники эти межфазные периоды соответственно составляют  $40 \pm 5$  дней,  $39 \pm 2,2$  дня, причем они зависят от теплового режима вегетационного сезона. Следовательно, при прогнозировании сроков созревания плодов необходимо учитывать температурный режим в прогнозируемый вегетационный сезон. Методом, учитывающим это условие, является метод температурно-фенологических номограмм А. С. Подосенова (1974), который заключается в графическом решении системы двух уравнений, из которых одно характеризует тепловые ресурсы географического района, а другое — тепловые потребности биологического объекта. Тепловые ресурсы изображаются в виде сетки, тепловые потребности растения — в виде фенологической кривой. В настоящее время этот метод при применении его для прогнозирования сроков наступления фенологических фаз у дикорастущих ягодников зарекомендовал себя как наиболее перспективный (Черкасов и др., 1981).

На основании многолетних данных по фенологии красники, полученных в различных экотонах на юге Сахалина, нами выявлено

ны температурно-фенологические номограммы (Красиков, 1984а). По ним можно прогнозировать сроки цветения и плодоношения красники. Например, средняя многолетняя дата массового цветения 2 июля. Чтобы определить многолетнюю дату плодоношения, необходимо сопоставить уравнение потребностей красники в тепле (фенокривая 2 на рис. 31) с линией среднепериодных температур от 2 июля. Затем от точки А провести прямую до пересечения ее с осью ординат, на которой определяют длительность межфазного периода «массовое цветение—массовое плодоношение». В нашем случае она равна 38 дням. Следовательно, дата начала массового плодоношения 8 августа (2 июля + 38 дней) при средней температуре межфазного периода + 14,7°.

Для уточнения предполагаемого срока начала массового созревания плодов можно использовать уравнение математической зависимости, выведенное для фенологической кривой красники (фенокривая 2 на рис. 31) в период между массовым цветением и массовым плодоношением:

$$y = 65,4 - 1,8x,$$

где  $y$  — длительность межфазного периода,  $x$  — среднесуточная температура воздуха в этот период. Например, если  $x = 14,7^\circ$ , то  $y = 39$  дням. Таким же образом можно прогнозировать начало массового плодоношения в любой год. При учете особенностей отдельных ценопопуляций красники ошибка прогнозирования может составить 1—2 дня. Для прогнозирования срока массового цветения нами построена фенокривая 1 на рис. 31. Уравнение математической зависимости этой кривой:

$$y = 26,9 - 0,64x,$$

где  $y$  — длительность межфазного периода,  $x$  — среднесуточная температура воздуха в этот промежуток.

### Размножение

В литературе имеются краткие сведения о биологии размножения брусничных. Некоторые авторы (Синская, Шенкова, 1928; Смирнов и др., 1967; Михалева, 1977; и др.) считают, что брусничные размножаются только вегетативно; другие отмечают наличие и семенного размножения (Авдошенко, 1948, 1949; Жуйкова, 1959, 1970; и др.).

Нами установлено, что красника размножается вегетативно и семенами. Преобладает вегетативный способ размножения. Почти вся надземная масса ценопопуляций красники представлена побегами вегетативного происхождения, образованными от корневищ. Семенное размножение в природе выражено слабо.

Всходы красники отсутствуют в фитоценозах, где она является доминантом-коннектором или субдоминантом травяно-кустарничкового яруса. Можно предположить, что проростки и молодые

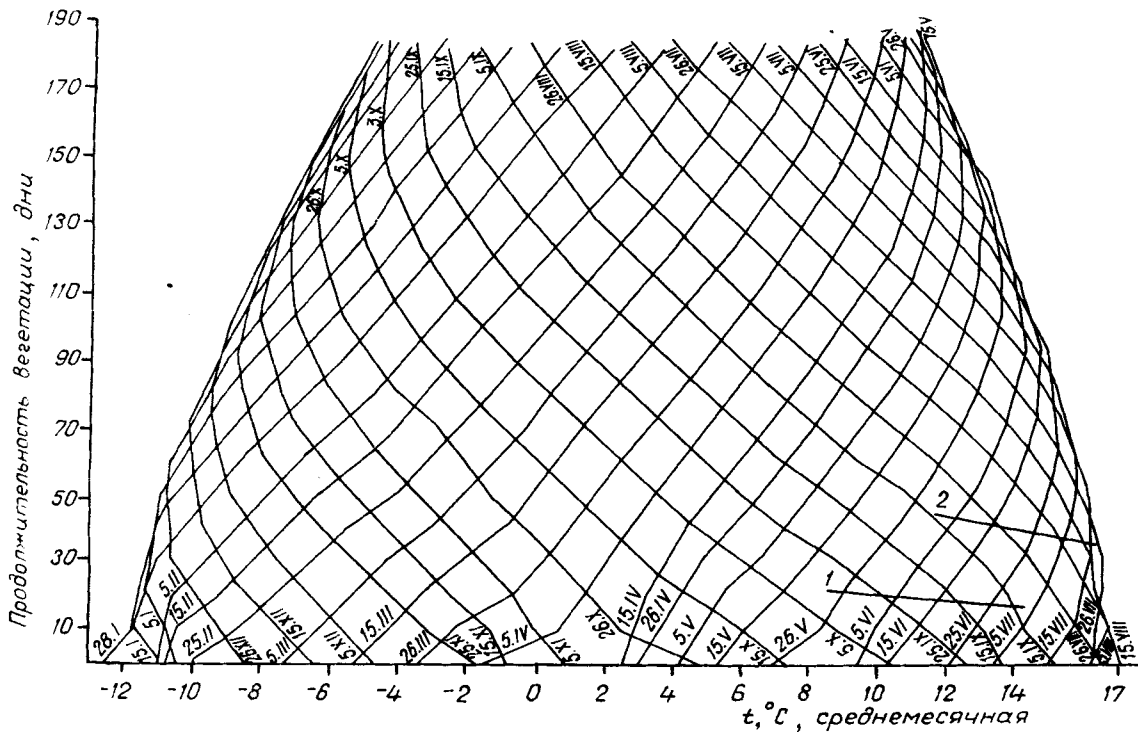


Рис. 31. Температурно-фенологическая номограмма для решения системы уравнений потребностей красники в тепле и тепловых ресурсов Корсаковского р-на (стационар). Фенокривые: 1 — массовая бутонизация — массовое цветение, 2 — массовое цветение — массовое созревание плодов

особи, не выдерживая конкуренции других растений и особенно самой красники, погибают на ранних этапах развития. Растения семенного происхождения встречаются в местообитаниях, отличных от основных. Число растений, возникающих в процессе семенного возобновления, невелико.

Сеянцы красники часто встречаются на заброшенных лесных дорогах и тропинках, где хорошо выражено также семенное возобновление из березы, ели и пихты. Высота древесного подроста 10—80 см. Сеянцы также обнаружены на обочинах старых лесных дорог, канав, ям, где нарушен травяной покров. Часто всходы и молодые вегетирующие растения красники встречаются на стволах и пнях сгнивших деревьев. Они также обнаружены на гарях и вырубках, где в настоящее время идет восстановление растительности после пожаров и лесосек.

Проростки и ювенильные растения растут в тени, где нет прямого солнечного освещения, под пологом возобновляющихся растений. Приводим краткое описание одного местонахождения особей семенного происхождения на гари. Поляна размером 1,5×3,0 м расположена на северо-западном склоне сопки. Хорошо выражен моховой покров. Отмечено 5 видов высших растений: *Agrostis tenuis*, *Hieracium aurantiacum*, *Solidago decurrens*, *Chamaepericlymenum canadense*, всходы *Sorbus commixta*. Общее проективное покрытие 35%. Кустики красники спрятаны под пологом растений. Насчитано 22 особи.

В местах, где обнаружены особи семенного происхождения, почва или покрыта лишайниками *Cladonia* sp. и мхами *Polytricum commune*, или без мохового покрова. Часто там, где встречались сеянцы красники, были обнаружены экскременты зайцев. Это позволяет предположить, что прорастание семян в природе стимулируется прохождением их через желудочнокишечный тракт животных. Поскольку семена разносятся зверями и птицами, то обычно проростки растут скученно большими группами (20—40 шт.).

Между проростками красники хорошо выражены конкурентные отношения. Часть слабо развитых сеянцев погибает в течение первого вегетационного сезона. В дальнейшем каждый год слабые растения отмирают, а более сильные выживают. В связи с этим в возрасте 5—7 лет всегда встречаются одиночные кустики красники семенного происхождения, редко они растут по 2—3.

Подсчет проростков, ювенильных и молодых вегетативных растений в различных местах показал, что их наибольшее число росло вдоль старых лесных дорог, тянувшихся с запада на восток по северным склонам сопки.

Семенное возобновление ежегодно выражено по-разному. За восьмилетний период исследований отмечен один «высокоурожайный» год (1980) семенного возобновления. «Взрывы» его отмечаются в те годы, когда в первой половине вегетационного сезона создаются благоприятные условия для прорастания

Лабораторная всхожесть семян красники в зависимости  
от способа обработки и срока хранения, %

Вариант опыта	Всхожесть	Вариант опыта	Всхожесть
Свежесобранные	0	4	66,0±1,3
1	8,4±3,7	5	73,0±6,3
2	8,6±3,5	Контроль II(6)	22,8±2,3
3	9,0±1,1	7	22,4±1,7
Контроль	7,0±1,4	8	Единичные

семян. Если же семена не прорастают в первый год после зимнего периода покоя, то всхожесть их резко снижается. Это обстоятельство является одним из ограничивающих факторов семенного размножения красники.

С целью выяснения всхожести семян были поставлены лабораторные опыты. Для этого использованы отмытые семена. Часть свежесобранных семян поставили на проращивание, остальные до начала опытов хранили в пакетах в лаборатории в течение 3 мес. Перед постановкой на проращивание семена подвергали следующей обработке: намачиванию в водопроводной воде комнатной температуры в течение 24 ч (вариант 1), намачиванию в 1%-ном растворе соляной кислоты в течение 24 ч (вариант 2), механической обработке — протиранию в ступке (вариант 3), стратификации в холодильнике в течение 3 мес при температуре +4 ... +6° (вариант 4), стратификации под снегом в течение 3 мес (вариант 5). Контролем служили сухие семена без обработки, хранившиеся 3 мес (I) и 7 мес (II). Всхожесть семян изучали также в зависимости от следующих сроков хранения при температуре 18—20°: 7 и 9 мес (вариант 7); 1,5 и 2,5 года (вариант 8). Семена проращивали в чашках Петри в пяти повторностях по 100 шт. в термостате при температуре 20—23°. Результаты представлены в табл. 9.

Наиболее эффективным способом обработки семян оказалась стратификация. Свежесобранные семена красники не прорастают, им необходим определенный период покоя. Семена, хранившиеся 3 мес, имели всхожесть 7% (контроль I), после 7 мес хранения (контроль II) она составила 22,8%. Хранение более 1 года приводит к резкому снижению всхожести, двухлетние семена без специальных способов обработки не прорастают.

На проращивание были также поставлены семена, извлеченных из сухих плодов, хранившихся в лаборатории 8 мес. Эти семена обработке не подвергали. Всхожесть их оказалась ниже 1%. Это служит подтверждением того, что для лучшего прорастания семян красники в природе необходимо очищение их от околоплодника, чему способствует прохождение их через желудочно-кишечные тракты зверей и птиц.

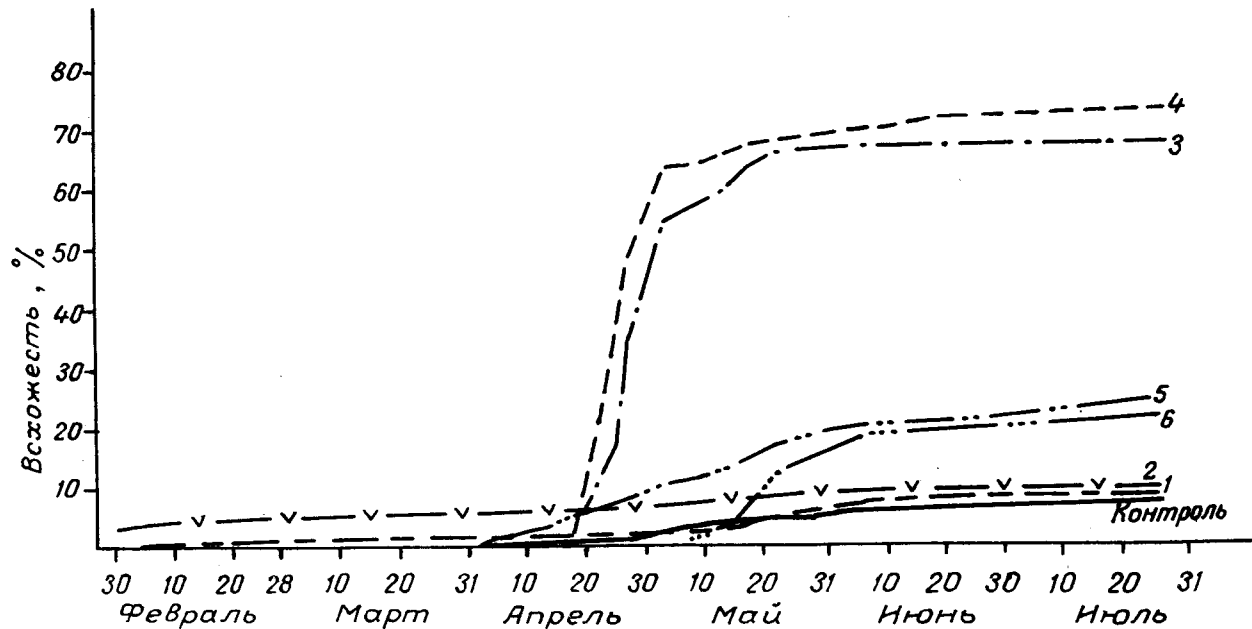


Рис. 32. Энергия прорастания семян красники в зависимости от способа обработки и срока хранения: 1 — намачивание в водопроводной воде на 24 ч, 2 — механическая обработка, 3 — стратификация в холодильнике в течение 3 мес при температуре + 4°... + 6°, 4 — стратификация под снегом 3 мес, 5 — хранение 7 мес, 6 — хранение 9 мес

Анализ данных по энергии прорастания семян в зависимости от способа обработки и срока хранения показал, что наиболее интенсивно прорастают стратифицированные семена (рис. 32).

Красника интенсивно заселяет участки, свободные от растительности. Осенью 1977 г. был проведен такой опыт. На произвольно выбранной площадке размером  $2 \times 2$  м, расположенной среди зарослей красники, был удален верхний слой почвы на глубину до 10 см. Затем почва была перекопана и разрыхлена. Заселение площадки красникой началось в середине июля 1978 г., когда нарастающие корневища расположенных рядом вегетативных особей проникли на площадку и, выйдя на поверхность почвы, продолжили рост, дав начало парциальным кустам. Осенью этого же года отмечено 65 вегетативных кустов, в 1979 г. число их увеличилось до 224 шт., а в 1980 г. насчитано уже 59 шт. плодоносящих и 423 шт. вегетативных кустов. Отмечено обильное плодоношение на каждом генеративном побеге имелось по 2—3 ягоды. Таким образом, за 3 года площадка была полностью заселена красникой благодаря вегетативному разрастанию вегетативных особей, расположенных рядом.

В сложившихся фитоценозах вся надземная масса ценопопуляций красники представлена побегами вегетативного происхождения, образованными как от спящих почек, расположенных по всей длине корневища, так и от верхушечных. Над поверхностью почвы побеги всегда появляются в середине июля. Красника интенсивно разрастается на более крутых ( $30\text{—}45^\circ$ ) склонах, чем на пологих, и под пологом разреженного леса. Например, рыхлая куртина, занимающая площадь около  $3 \text{ м}^2$  на западном склоне сопки крутизной  $30\text{—}35^\circ$ , имела 50 шт. нарастающих по периферии бело-розовых корневищ длиной от 3 до 20 см, на поляне среди елово-пихтового редколесья на такой же площади их было 27 шт. длиной от 2 до 13 см. Обычно рыхлые куртины разрастаются интенсивнее и занимают большую территорию, чем компактные. Вегетативное размножение путем деления куртин на вегетативные особи наблюдается в 40—50-летнем возрасте, когда начинается партикуляция корневища.

# ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ, УРОЖАЙНОСТЬ И ЗАПАСЫ ПЛОДОВ

## Формирование и прогнозирование урожая

В настоящее время большое внимание уделяется вопросам плодоношения и прогнозирования урожая дикорастущих ягодников (Скрябина, 1971; Колупаева, 1972; Раус, 1972; Тюлин, 1973; Торопова, Черкасов, 1973; Валова, 1976; Черкасов и др., 1981; Красикова, Алексеева, 1984; и др.). В ряде работ показано, что формирование генеративной сферы брусничных находится в тесной зависимости от погодных условий; рассматриваются вопросы прогнозирования урожая плодов за год до плодоношения путем подсчета генеративных почек на учетных площадках ягодника и анализа погодных условий в период заложения этих почек.

В процессе формирования плодов красники нами выделено три наиболее важных периода: заложение и рост генеративных почек, бутонизация и цветение, завязывание и созревание плодов. Каждому из этих периодов соответствует определенный комплекс условий внешней среды. В первый период происходит формирование генеративных почек. Их число определяется в год заложения и зависит как от онтогенетических особенностей вида, так и от погодных условий вегетационного сезона.

Анализ фенологических и метеорологических материалов позволил установить, что оптимальная сумма температур в период формирования генеративных почек составляет  $650-750^{\circ}$ , при этом количество равномерно выпадающих осадков должно быть не более 40 мм, а продолжительность солнечного сияния —  $250-350$  ч.

В дождливую и пасмурную, хотя и теплую погоду, какая отмечалась, например, в 1978 г., при сумме температур  $770^{\circ}$ , осадков 290 мм (что составило 30% годовой нормы) и продолжительности солнечного сияния 250 ч сформировано небольшое число генеративных почек. В 1981 г. неблагоприятные для закладки цветочных почек условия были вызваны пониженной суммой температур ( $620^{\circ}$ ), осадков (352 мм — 32% годовой нормы) и продолжительностью солнечного сияния (200 ч).

В зимний период наблюдается незначительная гибель почек красники, так как они достаточно хорошо защищены от неблагоприятных условий внешней среды, о чем сказано выше. Обмороживание побегов и гибель почек чаще бывают весной, когда



после теплого периода отмечаются возвраты холодов. Например, погодные условия 1977 г. способствовали обильному формированию генеративных почек урожая будущего года, однако весна 1978 г. наступила рано и была очень теплой, постоянные положительные температуры установились в первой декаде апреля. Во второй декаде мая температура днем поднималась до 24°, в конце же мая наблюдались заморозки. Это привело к гибели тронувшихся в рост почек. Поздняя весна 1980 г., наоборот, сдержала развитие генеративных почек и снизила их гибель от возвратов холодов.

Второй, наиболее ответственный период в формировании урожая плодов красники — фаза бутонизации и цветения, когда в силу действия различных факторов часть цветков не образует завязей и опадает. Факторами, вызывающими опад бутонов и цветков, являются следующие: а) резкие колебания дневных и ночных температур в период массовой бутонизации и цветения. Так, в 1977 г. гибель бутонов и цветков произошла в конце июня. 23—26 июня днем стояла солнечная погода, дневная температура поднималась до 25—27°, в ночь с 25 на 26 июня она понизилась до 5—7°. Проводя 27 июня учеты, мы обнаружили большое число погибших бутонов и цветков; б) сочетание пониженных среднесуточных температур с засухой. Например, в июле 1979 г. выпало 22,7 мм осадков (28,3% месячной нормы) при среднесуточной температуре 13,8° (норма 14,7°). Опад бутонов и цветков составил 17%. В 1983 г. выпало 19 мм (27% месячной нормы) осадков при среднесуточной температуре 11,3° (на 3° ниже нормы). Опад достигал 20%. В 1981 г. высокий опад в период цветения был вызван сочетанием низких среднесуточных температур с большим количеством осадков в третьей декаде июня и первой декаде июля. Количество осадков за этот период составило 108,9 мм (норма 80 мм), среднесуточная температура 10,3° (норма 12,7°). Таким образом, при понижении среднесуточных температур в период бутонизации и цветения до 10—12° в сочетании с засухой и переувлажнением происходит массовый опад бутонов и цветков.

За годы наблюдений установлено, что лишь незначительная часть (0,2—0,4%) цветков погибает от вредителей. Долгоносик (вид пока не установлен) съедает тычинки цветков. В ценозах южной части острова ежегодно наблюдается поражение плодов личинками долгоносика. В отдельные годы (например, в 1978 г.) отмечено 88% зараженных ягод. В то же время в районах центральной и северной частей пораженных плодов не встречалось. По-видимому, данный вид долгоносика приурочен только к южной части острова.

Третий период в формировании урожая — завязывание и созревание плодов. Основной причиной опад завязей является сочетание пониженных среднесуточных температур с засухой. Подобное явление, например, имело место в 1979 г. при темпера-

Таблица 10  
 Величина опада бутонов, цветков, завязей и зрелых плодов красники  
 в растительных сообществах, %

Год	Ястребинково-дереново-красничное			Разнотравно-красничное		
	бутоны, цветки	завязь	зрелые плоды	бутоны, цветки	завязь	зрелые плоды
1977	16	36	44	20	34	46
1978	9	35	51	9	36	59
1979	17	35	49	12	27	43
1980	8	15	21	7	22	33
1981	15	34	49	7	25	53
1982	11	16	50	Учет не проводили		
1983	20	37	49	11	37	46

туре 13,8° (норма 14,7°), сумме осадков 30 мм (37% нормы); опад достигал 32%.

Избыток влаги, имевший место в 1978 и 1981 гг. вызывает загнивание созревающих плодов. Количество осадков в эти годы с момента образования завязей и до конца созревания плодов составило соответственно 187 мм (112% нормы) при среднесуточной температуре 18° (норма 17,1°) и 321 мм (193% нормы) при температуре 15° (норма 16°). В 1983 г. много зеленых плодов загнило и опало от часто повторяющихся густых и холодных туманов, и обычно несвойственных для июля и августа.

Величина опада изменяется по годам (табл. 10).

Существенных различий между величиной опада в различных сообществах, расположенных в одном районе, не отмечено. За период наблюдений минимальный опад был в 1980 г. Несмотря на пониженное количество тепла — 1975° (93% нормы) и осадков — 133 мм (26% всей нормы за сезон) в этот вегетационный сезон, условия для формирования урожая были довольно благоприятными, так как наблюдалось умеренное, без резких колебаний температур распределение тепла в течение летнего периода. Из-за отсутствия высоких температур воздуха и сильных ветров испарение происходило медленно, вследствие чего засухи не отмечалось. Подсчеты числа бутонов, цветков, завязей и зрелых плодов красники, проведенные в ястребинково-дереново-красничном сообществе (на поляне среди елово-пихтового редколесья) и в разнотравно-красничном сообществе (на северо-западном склоне сопки), позволили установить, что в каждом из этих растительных сообществ имеется своя количественная характеристика соотношения числа бутонов, цветков, завязей и зрелых плодов (табл. 11). Однако погодичная изменчивость этих показателей имеет общую закономерность в обоих ценозах. Следовательно, влияние эколого-фитоценологических условий на процесс формирования урожая в данном случае выражено меньше, чем действие метеофакторов.

## Формирование урожая плодов красники в ястребинково-дереново-красничном (I) и разнотравно-красничном (II) сообществах

Год	Сообщество	Число шт/м				% плодов от числа		
		бутоны	цветки	завязь	плоды	бутонов	цветков	завязей
1977	I	284±32,5	242±28,6	185±23,3	160±19,5	56	66	86
	II	241±29,8	224±29,8	182±20,5	131±13,3	54	58	72
1978	I	95,1±11,7	86,8±10,9	62,5±9,2	46,6±7,5	49	54	75
	II	141±14,5	132±13,8	123±13,1	58±6,8	41	44	47
1979	I	77,5±10,1	66,9±8,9	43,7±5,3	39,6±4,9	51	59	91
	II	121±17,3	106,5±16,1	88,3±14,6	69±12,7	57	65	78
1980	I	210±41,6	204±37,7	195±27,4	166±11,4	79	81	85
	II	188±30,2	175±25,0	133±18,9	126±14,3	67	72	95
1981	I	281±52,1	272±51,5	240±47,0	144±38,7	51	53	60
	II	204±22,5	187±19,3	167±20,5	101±15,4	47	54	61
1982	I	135,5±21,0	107,6±17,4	86,9±13,1	67,3±11,1	50	63	77
	II	Наблюдения не проводили						
1983	I	64,3±6,6	56,7±6,3	40,5±5,1	32,5±4,1	51	57	78
	II	165,7±12,7	148±10,5	122±11,4	89,6±10,3	54	61	74

Т а б л и ц а 12

**Корреляционные связи между числом ягод, урожайностью красники  
и погодными условиями 1977—1984 гг.**

Показатели погодных условий (X)	Показатели продуктивности (y)			
	Число ягод, шт./м <sup>2</sup>		Урожайность, г/м <sup>2</sup>	
	г	у/х	η г	η у/х
Сумма положительных температур, май—август, °С	0,31	0,62	—0,43	0,49
Сумма осадков, май—август, мм	—0,09	0,29	0,38	0,61
Сумма положительных температур от начала вегетации до начала цветения, °С	—0,18	0,26	—0,25	0,42
Сумма температур в период бутонизации и цветения, °С	—0,52	0,81	—0,12	0,67
Сумма осадков в период бутонизации и цветения, мм	0,19	0,54	0,51	0,72
Продолжительность солнечного сияния в период бутонизации и цветения, ч	0,3	0,72	—0,54	0,68
Сумма осадков в период формирования генеративных почек, мм	—0,08	0,22	0,23	0,43
Сумма температур в период формирования генеративных почек, °С	—0,27	0,56	—0,51	0,82
Продолжительность солнечного сияния (май—август), ч	0,32	0,63	—0,46	0,4

Примечание. Критические значения  $\eta$  и  $u/x$  при уровне значимости 0,05 и  $p=8$  составляют 0,67.

В ястребинково-дереново-красничном сообществе максимальное число бутонов на растениях (1977, 1981 гг.) превышает минимальное (1979, 1983 гг.) в 4 раза, в разнотравно-красничном — в 2 раза. Максимальный выход плодов от числа бутонов отмечен в обоих ценозах в 1980 г., минимальный — в 1978 г. Выход урожая (число плодов) от числа сформированных бутонов в благоприятные годы составил 60—73%, а в неблагоприятные — 41—56%, средний выход урожая за годы наблюдений —  $54,6 \pm 2,6$ .

С целью уточнения влияния погодных условий на процесс формирования урожая ягод красники были вычислены коэффициенты корреляции и корреляционные отношения между такими показателями, как число ягод, урожайность и погодные условия за период 1977—1984 гг. (табл. 12). В результате установлено, что связь между показателями погодных условий (x) и продуктивностью (y) красники носит сложный и нелинейный характер: коэффициенты корреляции значительно ниже корреляционных отношений. Высокие и достоверные (при уровне значимости 0,05) значения корреляционных отношений между урожайностью и такими погодными условиями, как сумма температур, осадков и солнечного сияния в период бутонизации и цветения, а также сумма температур в период формирования генеративных почек, свидетельствуют о тесной нелинейной связи между этими

показателями. Число ягод наиболее существенно зависит также от погодных условий в период бутонизации и цветения. Таким образом, температурный режим вегетационного сезона как текущего, так и предыдущего годов существенно влияет на продуктивность красники, что необходимо учитывать при прогнозировании урожая.

Объем заготовок ягод красники возрастает с каждым годом. Для лучшего планирования заготовок желательнее заранее знать величину урожая. Ориентировочная оценка урожая текущего года может осуществляться методом долгосрочного и краткосрочного прогнозов. Прогноз за год до плодоношения может основываться на подсчете числа генеративных почек на учетных площадках и анализе погодных условий в период их закладки. Первоначально этот метод был разработан для древесных хвойных растений (Молчанов, 1949; Горчаковский, 1958; и др.).

Цветочные почки у красники закладываются в конце июля—августе. В сентябре они обычно бывают хорошо заметны и их легко можно подсчитать. Нами установлено, что наличие на площадке  $25 \times 25$  см 3,2—3,7 почек обеспечивает выход зрелых плодов  $52 \pm 8,2$  шт/м<sup>2</sup>, 6—6,7 почек —  $144 \pm 25,5$ , 9,2—9,6 почек —  $170,6 \pm 37$  шт/м<sup>2</sup>. Зная среднюю массу ягод и их число, можно вычислить возможный урожай. Полученные данные затем переводятся в хозяйственные единицы измерения (кг/га).

Более надежен и лучше разработан способ краткосрочного прогнозирования. Он основан на учете соотношения бутонов, цветков и зрелых плодов. Прогноз позволяет получить предварительные данные о величине урожая ягод в период бутонизации и цветения, т. е. за 1—2 мес до начала плодоношения. Метод достоверно оправдал себя при применении его для прогнозирования урожая у брусники, клюквы (Черкасов, 1972; Толчельников, 1972; и др.).

В результате 8-летних стационарных исследований установлено, что у красники выход числа ягод от числа сформированных бутонов составляет при неблагоприятных условиях 46—56%, при благоприятных — 60—73%. Предположим, что на учетных площадках размером  $50 \times 50$  см (общая учетная площадь 10 м<sup>2</sup>) в период цветения насчитано 1780 шт. бутонов и цветков. Допустим, что по прогнозам метеослужбы в июле—августе ожидаются возвраты холодов, а количество осадков будет ниже нормы, т. е. условия вегетационного сезона в целом будут неблагоприятными для формирования урожая текущего года. В этом случае следует планировать выход урожая, например, 50% от числа бутонов. Расчет ожидаемого урожая будет выглядеть следующим образом:

1780 бут.— 100%  
X ягод — 50%

$$X = \frac{1780 \times 50}{100} = 890 \text{ шт. ягод.}$$

Когда ягоды полностью созреют, их надо без выбора собрать, определить массу 100 шт. в 5—10 повторностях. Пусть

масса составит 62,7 г, тогда масса всех ягод (890 шт.) равна 558 г. Учитывая проективное покрытие красники на данной площади, можно дать ориентировочную оценку урожая. Например, величина ожидаемого урожая при проективном покрытии 30% составит 167,4 кг/га.

Для дальнейшей корректировки краткосрочного прогнозирования урожая красники сотрудникам лесхозов и коопзверпромов необходимо на участках, где постоянно проводится заготовка, накапливать сведения о ежегодном выходе урожая ягод от числа сформированных бутонов и цветков, а также о колебаниях средней массы ягод в спелом состоянии.

### **Погодичная и географическая изменчивость урожайности**

Урожайность красники изменяется как в зависимости от местообитания, так и погодично. В конкретном месте произрастания имеется своя амплитуда, в пределах которой происходят периодические колебания урожайности по годам (табл. 13).

Погодичные изменения урожайности резко выражены в южной части острова (например, в Корсаковском р-не), менее — в центральной (Макаровский р-н), где за период наблюдений отмечен один неурожайный год (1979).

Средняя масса ягод красники зависит от местообитания и погодных условий вегетационного сезона (табл. 14).

Наибольшая масса ягоды отмечена в заболоченных сообществах со сфагнумом, в разнотравно-вейниковых сообществах, в березняках разнотравно-красничных, в редколесьях с бамбуком, т. е. в тех сообществах, где красника растет под пологом растений. В ценопопуляциях, обитающих на открытых склонах, ягоды мельче и легче, что связано с режимом увлажнения и освещения на этих склонах. Минимальная масса ягоды зафиксирована в 1979 г. Этому способствовала малоснежная и холодная зима 1978—1979 гг., а также наступившее затем засушливое и холодное лето. Погодичная изменчивость массы ягоды более резко выражена в южной части острова (Корсаковский р-н, коэффициент вариации до 15%), менее — в центральной (Макаровский р-н, коэффициент вариации от 1,2 до 7,8%), где плоды красники всегда крупнее и масса их выше. В разнотравно-красничных, разнотравно-злаковых, разнотравно-кипрейных ценозах центральной части о-ва Сахалин обнаружены крупноплодные формы красники (диаметр ягоды  $1,4 \pm 0,3$  см, масса 100 ягод  $99,8 \pm 1,53$  г.). Часто встречаются кусты красники, которые имеют 2—4 (3—5) генеративных побега, несущих по 2—3 (3—4) ягоды, в результате чего число плодов на одном кусте достигает 15 шт. Выявление и описание формового разнообразия позволит выделить перспективные для введения в культуру формы.

В пределах изученной территории (от 56° до 46° с. ш.) установлена ясно выраженная географическая изменчивость урожай-

Урожайность красники в различных местообитаниях, кг/га

Сообщество, местообитание	Проективное покрытие, %	1978 г.	1979 г.	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	Среднее многолетнее значение
Макаровский р-н, от пос. Пугачево до пос. Восточное								
Разнотравно-красничное, северные, северо-западные, северо-восточные безлесные склоны сопок	30	192,3±8,5	182,0±6,7	819,6±28,1	892±30,3	564±25,7	345,6±29,1	499,3±126,4
Березняк разнотравный	15	91,1±1,7	65±2,2	138±12,4	173±10,3	196,5±15,8	187,2±14,7	141,8±21,9
Долинский р-н, от пос. Фирсово до пос. Взморье								
Разнотравно-красничное, северо-западные безлесные склоны сопок	25	163,8±2,2	100,5±4,3	457,3±39,9	498±22,5	237±18,6	80±4,7	256,1±73,7
Редколесья с бамбуком	10	76,8±1,8	53,3±2,5	134,7±10,6	184±7,6	127,5±9,8	31,2±3,2	101,3±23,4
Корсаковский р-н, от пос. Утесное до пос. Озерский								
Ястребинково-дереново-красничное, поляны среди елово-пихтового редколесья	20	49,8±3,6	41,6±2,4	158,4±2,6	184,2±2,2	96±4,1	50,8±3,9	96,8±25,0
Разнотравно-красничное, северо-западные безлесные склоны сопок	25	110,3±13,8	74,3±8,0	118,8±5,6	212±8,8	134±7,5	95,5±3,4	124,2±19,4
Плауново-красничное, северо-восточные безлесные склоны сопок	30	113,5±9,6	99,3±7,2	278,8±14,7	264,3±20,3	181±10,3	119,6±7,7	176±32,2

Изменение массы ягод красники в различных ценозах о-ва Сахалин

Сообщество, местообитание	Средняя масса 100 ягод, г						Среднее	Коэффициент вариации
	1978	1979	1980	1981	1982	1983		
Макаровский р-н								
Разнотравно-красничное, на северных склонах сопки после вырубок 30—35-лет- ней давности, в окрестнос- тях пос. Пугачево	76,4±1,5	73,4±1,2	85,0±1,8	89,7±3,4	82,8±9,9	86,6±1,3	82,1±2,4	7,0
Березняк разнотравно- красничный, там же	78,5±0,7	76,8±2,7	80,6±1,8	82,7±1,2	77,9±1,3	84,2±1,3	80,1±0,9	1,2
Долинский р-н								
Разнотравно-вейниковое, северные склоны сопки, между пос. Взморье и пос. Фирсово	76,5±1,6	75,7±1,1	77,9±1,4	84,5±2,1	80,1±0,9	79,3±2,1	79,0±1,3	4,0
Бамбучниковое, северо-за- падные склоны сопки, в 2 км севернее пос. Фирсо- во	76,6±1,6	74,3±1,1	78,4±0,9	84,3±1,7	79,4±1,4	82,8±0,9	79,3±1,6	4,8



	Разнотравно-красничное, северо-западный склон, в 6 км севернее пос. Фирсово	68,4±1,9	62,3±0,9	80,6±1,5	83,8±1,3	79,2±2,1	82,4±1,2	76,2±3,6	11,4
	Корсаковский р-н								
	Елово-пихтовый заболоченный лес со сфагнумом, в 2 км южнее пос. Утесное	75,3±2,2	72,7±0,9	80,9±1,4	83,4±1,7	72,9±0,7	77,2±1,6	77,4±1,5	5,2
68	Плауново-красничное, северо-восточный склон сопки, там же	53,8±0,8	48,0±0,56	51,8±0,81	58,7±0,98	67,7±1,2	70,4±2,1	59,9±3,4	15,2
	Красничное, северо-западные склоны сопки, окрестности пос. Утесное	58,6±1,4	47,5±2,2	58,7±0,66	57,4±1,2	60,4±1,8	68,9±2,3	60,0±2,7	12
	Ястребинково-дереново-красничное, среди елово-пихтового редколесья, между пос. Утесное и пос. Озерский	60,9±1,3	54,8±2,5	62,2±0,88	64,8±1,3	67,7±2,1	74,7±1,5	65,3±2,6	10,6

**Урожайность красники на безлесных склонах сопок  
в различных районах Сахалина, кг/га**

Район	Урожайность при проективном покрытии, %		
	10	20	30
Минимальная			
Макаровский (49°—48° с. ш.)	63,0±1,8	126,0±3,9	189,0±5,9
Долинский (48°—47° с. ш.)	47,5±2,2	95,0±4,2	157,2±10,2
Корсаковский (47°—46° с. ш.)	30,5±6,2	76,4±5,8	114,1±8,9
Средняя			
Макаровский	156,0±7,5	278,4±14,2	450,3±18,3
Долинский	84,3±3,3	164,4±6,5	224,0±9,4
Корсаковский	59,1±3,8	118,2±7,8	180,8±15,2
Максимальная			
Макаровский	240,0±8,0	478,0±20,7	718,0±29,0
Долинский	121,6±7,5	243,0±15,1	381,0±23,3
Корсаковский	83,3±7,9	166,6±5,2	250,0±7,9

Район	Урожайность при проективном покрытии, %	
	40	50
Минимальная		
Макаровский (49°—48° с. ш.)	252,0±7,9	315,0±9,9
Долинский (48°—47° с. ш.)	190,0±8,5	237,0±10,6
Корсаковский (47°—46° с. ш.)	152,3±12,3	191,0±15,5
Средняя		
Макаровский	570,9±26,0	687,5±21,5
Долинский	314,3±15,3	398,1±13,2
Корсаковский	236,4±16,4	295,6±19,1
Максимальная		
Макаровский	957,0±38,5	1196±48,2
Долинский	487,0±30,1	635±45,4
Корсаковский	324,4±11,2	416,7±13,3

ности красники на безлесных склонах сопок, которая проявляется в уменьшении с севера на юг (табл. 15). Такую тенденцию можно объяснить тем, что эколого-ценотические условия для роста и развития красники в центральной части острова лучше, чем в южной. Снег здесь обычно выпадает раньше, величина снежного покрова выше. Наконец, весной сход снега наступает на 10—20 дней позже, поэтому побеги красники дольше остаются под его покровом и меньше подвержены обмерзанию во время весенних заморозков. Кроме того, красника приурочена в основном к склонам северных экспозиций, и медленное таяние снега на них создает оптимальные условия увлажнения. На безлесных

склонах сопок центральной части острова проективное покрытие красники 25—50% и выше, тогда как на юге не превышает 10—30%, редко достигает 40%.

Высокоурожайные массивы красники отмечены в центральной части о-ва Сахалин (в 2—3 раза и более урожайные, чем в южной). Здесь в разнотравно-красничных, разнотравно-злаковых сообществах, расположенных на северных, северо-западных и северо-восточных склонах сопок, урожайность достигала  $1196 \pm 48,2$  кг/га (например, в 1980—1981 гг.) при проективном покрытии 50—60%. На большей части территории центральной части острова урожайность не превышала  $688 \pm 21,5$  кг/га. Максимальная урожайность (2166 кг/га) зафиксирована в 1981 г. в отдельных разнотравно-красничных сообществах на северных и северо-западных склонах сопок в Макаровском и Поронайском р-нах. Число плодов составило  $520 \pm 14,1$  шт./м<sup>2</sup>, их масса  $433,2 \pm 7,8$  г/м<sup>2</sup>. По таким высоким показателям можно судить о потенциальных возможностях красники. Географическая изменчивость урожайности не отмечена для зарослей красники, обитающих в елово-пихтовых, лиственничных и березовых лесах, в заболоченных сообществах.

### Запасы плодов

В литературе имеются ограниченные сведения о запасах красники на Сахалине (Никитин, 1957; Есаулов, 1974). Между тем индивидуальные и промышленные заготовки ее возрастают с каждым годом. Красника включается в общий план заготовок ягод брусничных. Ее удельный вес за последние годы составляет до 30% от общего объема заготовок дикорастущих ягод в Сахалинской обл. (рис. 33).

На территории острова красничники распространены неравномерно. В северной части (от 54°24 до 51°70 с. ш.) сосредоточен 1% общей площади красничников, в центральной (от 51°70 до 48° с. ш.) — 78%, в южной (от 48° до 46° с. ш.) — 21%. Все промышленные заготовки проводятся только в районах средней части Сахалина (рис. 34). запасы ягод в южной, густонаселенной части с хорошо развитой сетью дорог достаточно полно используются населением для личных нужд. В районах северной части острова ягодные массивы находятся далеко от населенных пунктов, поэтому сбор ягод здесь затруднен. Красничники, находящиеся в этой части острова, почти не эксплуатируются. Интенсивность же нагрузки на ягодные массивы южной и центральной частей возрастает с каждым годом.

Определение запасов проведено в южной и центральной частях Сахалина (Красикова, Алексеева, 1985). В южную включены следующие административные районы: Корсаковский, Анивский, Невельский, Долинский, Холмский и Томаринский, в центральную — Макаровский, Поронайский, Углегорский и Смирныховский.

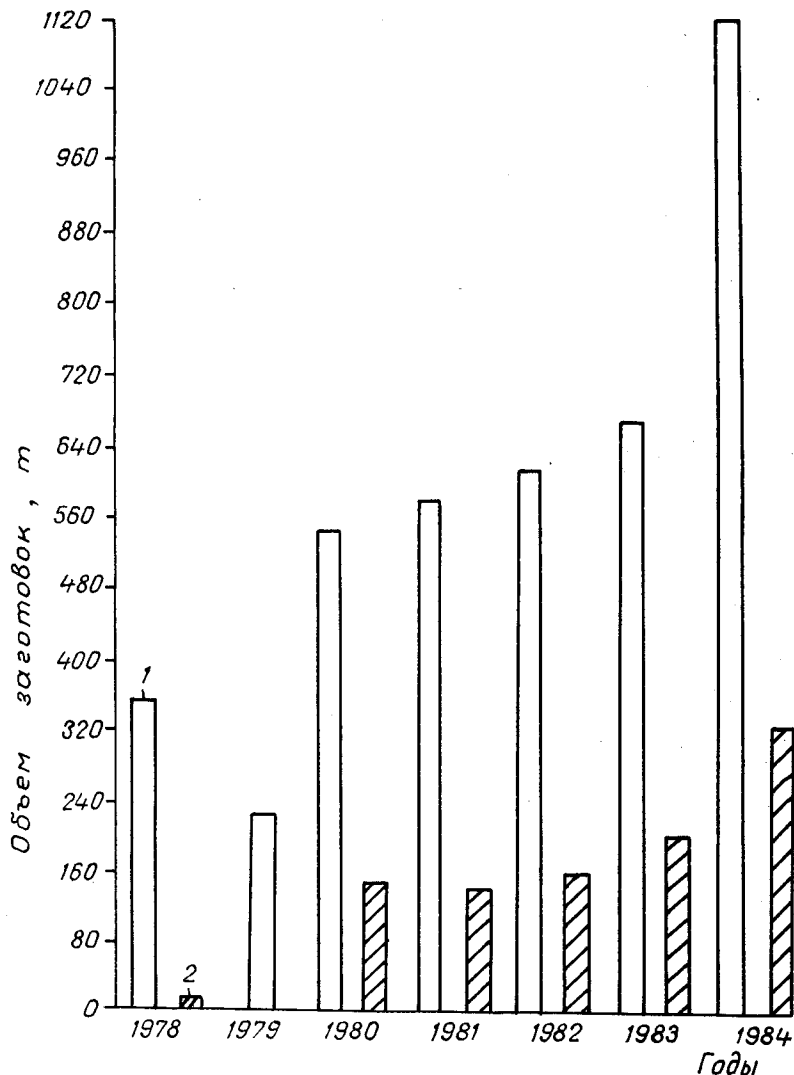
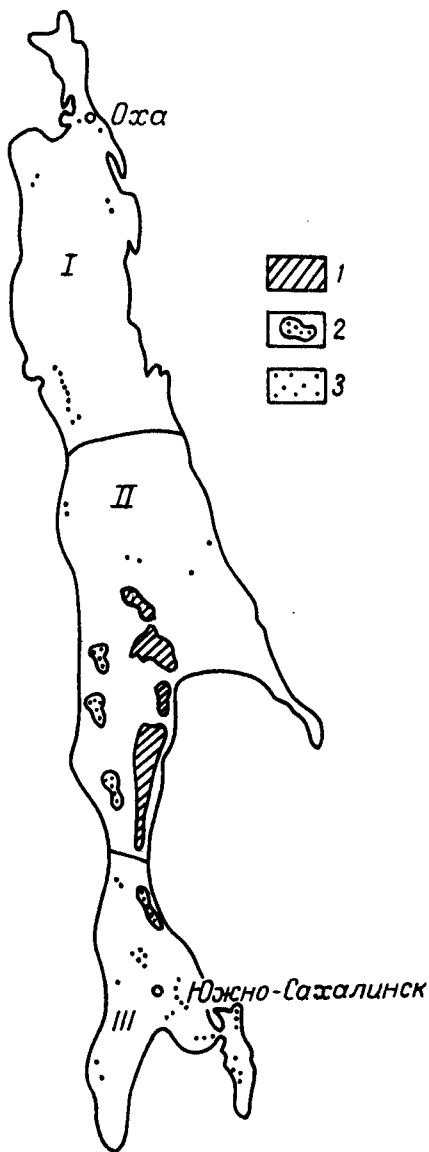


Рис. 33. Промышленные заготовки ягод брусничных (в тоннах) на о-ве Сахалин: 1 — *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *V. ovalifolium* Smith, *V. smilii* A. Gray, *V. praestans* Lamb., *Oxycoccus quadripetalus* Gilib. (суммарно), 2 — *V. praestans*

Биологический запас для каждого обследованного ценоза определен в отдельности по формуле  $y = A \cdot B$ , где  $A$  — ягодная площадь фитоценоза,  $B$  — урожайность, кг/га. Затем суммированием вычислен общий биологический запас для района.

**Рис. 34.** Районы заготовок плодов красники на о-ве Сахалин (I — северная, II — центральная, III — южная части): 1 — промышленных, 2 — перспективных, 3 — индивидуальных



Эксплуатационный запас принимали равным 50% биологического, поскольку последний не может быть использован полностью. Часть биологического запаса ягод идет на корм диким зверям и птицам (15—20%) для сохранения возобновительной функции (5—10%). Большие потери образуются за счет вытап-

Запасы плодов *Vaccinium praestans* Lamb. на о-ве Сахалин

Год	Урожайность, кг/га	Запас, т		Ежегодный объ- ем промышлен- ных заготовок, т
		биологический	эксплуатацион- ный	
Центральная часть				
1978	145,2±7,0	1195±57,6	597,5±28,8	9
1979	70,5±1,8	580,2±14,8	290,1±7,8	0
1980	214,8±5,3	1767,8±43,6	883,9±21,8	146
1981	239,6±8,0	1972,0±65,8	986,0±32,9	135
1982	156,0±7,5	1283,8±61,7	641,9±30,9	152
1983	94,5±2,7	777,8±22,2	388,9±11,1	195
1984	250,3±10,6	2107,1±89,2	1053,6±44,6	314
Южная часть				
1978	106,7±3,2	81,6±2,5	40,8±1,3	Не проводятся
1979	69,0±4,8	53,1±3,7	26,6±1,9	
1980	165,3±5,8	127,3±4,5	63,7±2,3	
1981	178,8±7,3	137,7±5,6	68,9±2,8	
1982	127,3±5,9	98,0±4,5	49,0±2,3	
1983	77,8±3,7	59,9±2,8	30,0±1,4	
1984	193,5±8,5	150,0±6,7	75,0±3,3	

тывания ягод при нарушении сроков сбора, а также в результате неполного сбора зрелых плодов (20—30%). В хозяйственном использовании соотношение между биологическим и эксплуатационным запасами намного сложнее. В некоторых местах величина эксплуатационного запаса приближается к величине биологического, что в конечном итоге приводит к снижению продуктивности ягодных массивов от чрезмерной нагрузки. В других же урожайных и доступных ягодных массивах используется лишь 15—20% запаса ягод. В труднодоступных местах заготовка ягод совсем не производится. Здесь они частично съедаются животными, часть осыпается и гнивает, остальные засыхают на побегах и в таком состоянии сохраняются 1—2 года. Установлено, что в основном осваиваются ягодные массивы, расположенные не более чем в 10—15 км от населенных пунктов и проезжих дорог.

При планировании заготовок важно знать амплитуду колебаний запасов плодов, которая зависит от урожайности. В результате определения запасов в различные по урожайности годы было выявлено два года со средним урожаем (1978, 1982), два неурожайных (1979, 1983), три с хорошим урожаем (1980, 1981 и 1984), табл. 16.

Суммарная площадь ягодных фитоценозов с участием красники на о-ве Сахалин составляет около 52 тыс. га, в том числе в центральной части — 47 тыс., а в южной — 5 тыс. га. В южной части острова ягодоносная площадь составляет 15% от общей площади ягодных фитоценозов, в центральной — 18%; при этом в южной

части осваивается 64% ягодоносной площади, в центральной — 45%.

Запас плодов в урожайные годы в 2—3 раза выше, чем в малоурожайные. В годы с низкой урожайностью биологический запас плодов на острове составляет  $735,5 \pm 18,5$  т, эксплуатационный —  $367,8 \pm 11$  т, тогда как в высокоурожайные годы соответственно  $2087 \pm 66,2$  и  $1043,7 \pm 33,1$  т. Биологический запас плодов красники в центральной части о-ва Сахалин более чем в 10 раз выше по сравнению с южной.

Ежегодный объем промышленных заготовок невелик. Он зависит прежде всего от урожайности, числа сборщиков и погодных условий в период сбора. Сбором ягод красники, как и других дикорастущих, занимается в основном местное население, а также приезжие (отпускники, студенты, школьники и др.). Отметим, что объем индивидуальных заготовок выше (не менее 300 т ежегодно).

## РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА КРАСНИКИ

В последние годы резко возросло антропогенное воздействие на красничники острова. В 1984 г., например, в окрестностях пос. Пугачево на красничных массивах побывало более 50 тыс. человек. По данным ряда авторов (Есаулов и др., 1972) и нашим наблюдениям, продуктивность ягодных массивов в Макаровском, Поронайском и Долинском р-нах снижается за счет распашки их под посадки.

Обычно сбор плодов красники начинается до начала их массового созревания. Первых сборщиков можно видеть уже 1—5 августа. Этому способствует неравномерность созревания плодов, а также свойство их приобретать красную окраску при хранении (сорванные зелеными ягоды через 3—5 дней краснеют). Ранние сборы приводят, с одной стороны, к количественным потерям урожая за счет вытаптывания плодов, а с другой — отрицательно отражаются на пищевых и лечебных качествах ягод. Прирост массы плодов, например, с 1 по 13 августа составляет 18,6%, увеличиваются их линейные размеры. В химическом составе тоже происходят некоторые изменения. Например, в накоплении аскорбиновой кислоты отмечается следующая сезонная тенденция: содержание витамина С по мере созревания ягод красники увеличивается, достигая максимума в зрелых плодах. Затем оно несколько снижается, оставаясь постоянным до конца вегетации. Содержание витамина С в зеленых плодах красники, произрастающей в ястребинково-дереново-красничном сообществе, не превышает 70 мг/%, в зрелых достигает 192 мг/%. Таким образом, для сохранения в плодах красники химических компонентов и уменьшения потерь урожая необходимо собирать ягоды в период их полного созревания.

На основе многолетних фенологических наблюдений, проведенных в различных районах острова, определены оптимальные сроки начала сбора ягод красники: с 15 августа — в Анивском, Корсаковском и Томаринском р-нах, с 20 августа — в Долинском, с 25 августа — в Макаровском, с 28 августа — в Поронайском и Смирныховском р-нах. Конкретные даты начала сбора ежегодно следует уточнять в зависимости от погодных условий сезона. В годы с теплым вегетационным периодом созревание ягод начинается на 5—10 дней раньше, при затяжной холодной весне и прохладном лете — позже.



Начиная с 1982 г., Сахалинский исполком областного Совета народных депутатов запретил преждевременный сбор плодов красники на территории острова. Сроки сбора теперь ежегодно устанавливаются решением облисполкома на основе предложений отдела островных биоресурсов Института морской геологии и геофизики и Сахалинского управления облрыболовпотребсоюза. За нарушение сроков сбора налагается штраф административными комиссиями при исполкомах городских и районных Советов на основании протокола или акта, составленного в установленном порядке уполномоченными должностными лицами исполкомов местных Советов, а также работниками милиции, народными дружинниками, общественными инспекторами охраны природы или лесными общественными инспекторами. О сроках заготовки красники, как и других дикорастущих брусничных, население широко оповещается через областную газету «Советский Сахалин» и радио. Тем не менее пропагандистская работа среди населения через телевидение и радио, районные и областные газеты должна постоянно расширяться. Большую помощь в деле охраны ягодников острова оказывают лекции и беседы, которые проводятся сотрудниками отдела островных биоресурсов среди местного населения во время экспедиционных работ в школах и на предприятиях.

Важным мероприятием по охране красники являются работы по ее введению в культуру. Впервые красника была интродуцирована в 1914 г. (Rehder, 1949). В настоящее время она имеется в коллекции Новосибирского ботанического сада (Плодовые..., 1974). Растения цветут и плодоносят. По данным А. С. Плотниковой (1977) и М. С. Александровой (1984), красника цветет и плодоносит в коллекциях Главного ботанического сада АН СССР и Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова. Нами отправлен посадочный материал (черенки, молодые вегетативные части особей) в города Ленинград (БИН), Алма-Ата (Главный ботанический сад Казахской ССР), пос. Махинджаури (Батумский ботанический сад Аджарской АССР). Много посадочного материала отправлено в различные уголки нашей страны садоводам-любителям.

В 1978 г. поставлены опыты по испытанию красники в условиях культуры, для чего весной на опытное поле института были перенесены части куртин вместе с комом почвы. Растения, высаженные на открытых, хорошо освещенных местах, погибли в течение первого вегетационного сезона. Они «сгорели» под воздействием прямых лучей солнца. Растения, высаженные под пологом берез, растут до настоящего времени, однако они имеют явно угнетенный рост и развитие, разрастание куртин очень медленное, плодоношение наблюдалось только в 1980 г. Проводившийся дважды посев семян в открытый грунт положительных результатов не принес. Наши неудачные опыты по введению красники в культуру свидетельствуют о сложности этой работы, но

окончательные выводы делать слишком рано. Работы по интродукции красники следует расширить и продолжить, испытав различные приемы посева семян и выращивания растений на разных субстратах, подобрать более подходящие места на интродукционном поле. Необходимо изучить вегетативное размножение путем посадки черенками. Решение поставленных задач несомненно принесет положительные результаты.

Независимо от результатов интродукционных работ необходимо сейчас прежде всего обеспечить сохранность природных местобитаний красники, разработать пути рационального использования естественных красничников. Посадка хвойных культур на ягодных массивах приводит к уменьшению продуктивных зарослей. На перепаханных участках красника частично восстанавливается, но с меньшим обилием и жизненностью, чем в исходных условиях. Проективное покрытие снижается с 30% до 10—15%. При подрастании деревьев увеличивается затенение красники их пологом. Число плодоносящих кустов при этом уменьшается, хотя вегетативная масса развита хорошо. Урожайность плодов красники снижается в лесопосадках. Учеты, проведенные в 1983 г. в Макаровском р-не на северо-западных склонах сопок, показали, что урожайность плодов красники в посадках составляет  $46,1 \pm 0,2$  г/м<sup>2</sup>, а в исходных условиях  $146,2 \pm 0,5$  г/м<sup>2</sup>. По данным Сахалинского областного управления лесного хозяйства, в XII пятилетке начнутся посадки лесных культур на новых ягодных массивах. В связи с этим красничники, находящиеся на территории Долинского, Макаровского, Поронайского, Смирныховского и Томаринского лесхозов, необходимо исключить из плана лесопосадок, что даст возможность сберечь наиболее перспективные и высокоурожайные ягодные массивы.

На краснике губительно сказывается вытаптывание ее людьми. Отмечено, что в местах интенсивного посещения красничники постепенно деградируют. Например, на тропинках стационара красника практически исчезла, и только в отдельных местах остались ее чахлые побеги.

Специальные опыты по влиянию уплотнения почвы на краснику не проводились, однако отмечено, что морфологические признаки на интенсивно посещаемых и слабо эксплуатируемых участках различны. В 1983 г. в Макаровском р-не было выбрано два участка с разным режимом пользования: I — ежегодно эксплуатируемый, II — эксплуатируемый один раз в 3—5 лет. Оба расположены на северо-западном склоне в разнотравно-красничных сообществах. На каждом участке случайным образом заложили по 50 площадок размером 25×25 см, все побеги срезали, материал обработали в лаборатории (табл. 17).

На ежегодно эксплуатируемом участке число вегетативных кустов увеличивается, а генеративных уменьшается. Высота кустов снижается. Листья и плоды становятся мельче. Число плодов находится на одном уровне на обоих участках, но урожай-

Характеристика некоторых морфологических признаков красники  
на участках различного режима пользования

Признак	Участок эксплуатируется	
	ежегодно	один раз в 3—5 лет
Высота кустов, мм	56,3±0,9	67,9±1,5
Число вегетативных кустов, шт./м <sup>2</sup>	459,3±22,5	458,8±13,7
Число генеративных кустов, шт./м <sup>2</sup>	103,1±10,1	122,3±7,8
Средняя длина листа, мм	28,4±0,8	31,2±0,85
Средняя ширина листа, мм	19,2±0,7	21,9±0,58
Число ягод, шт./м <sup>2</sup>	176,0±9,7	184,0±8,8
Диаметр плодов, мм	9,7±0,12	10,9±0,11
Урожайность, г/м <sup>2</sup>	146,2±0,5	154,3±0,7

ность несколько выше на редко посещаемом участке. Для окончательных выводов исследования в этом направлении следует продолжить. Однако уже сейчас ясно, что заготовки ягод на одних и тех же площадях приводят к снижению продуктивности красничников. Учитывая эти обстоятельства, целесообразно ввести регулирование ежегодных сборов плодов путем создания зон, закрытых для доступа населения на 1—3 года. Особенно важно сделать это в Макаровском р-не, где сосредоточены основные массивы и проводятся наибольшие заготовки красники. «Отдых» в течение 1—2 лет будет способствовать обновлению и восстановлению зарослей красники. В неурожайные годы желательно промышленные заготовки совсем не проводить. В целях сохранения ценных природных территорий Сахалинский исполком областного Совета народных депутатов по представлению Отдела островных биоресурсов принял решение № 186 от 19 мая 1983 г. о выделении охранной территории в Макаровском р-не (береговая линия зал. Терпения) популяции красники на площади 20 га.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краснику следует считать реликтовым эндемом Охотии и элементом темнохвойных лесов из ели аянской. Она имеет ограниченный ареал (с севера на юг от  $56^{\circ}$  до  $36^{\circ}$  с. ш., с запада на восток от  $137^{\circ}$  до  $162^{\circ}$  в. д.), преимущественно островной (Шантарские острова, о-в Сахалин, Центральные и Южные Курилы, острова Хоккайдо и Хонсю). Климат ареала характеризуется коротким безморозным периодом (4 мес), незначительной ( $12-16^{\circ}$ ) амплитудой температуры самого теплого времени года (август), в отличие от сильно колеблющихся ( $2-24^{\circ}$ ) зимних температур, высокой относительной влажностью воздуха ( $80-95\%$ ) и большим количеством осадков летом ( $400-600$  мм), частыми туманами в теплый период, длительным и устойчивым снежным покровом.

На Сахалине красника чаще растет на безлесных склонах сопок северных экспозиций, но может встречаться на восточных, западных, реже южных, занимает верхнюю и среднюю части склонов, доходит до высоты 800 (1000) м над ур. м. В лесных сообществах предпочитает разреженный полог с сомкнутостью крон  $0,2-0,4$  ( $0,2-0,8$ ).<sup>\*</sup> Для основных мест обитания красники характерны среднеувлажненные, хорошо дренированные бурые лесные и горно-лесные бурые почвы с  $pH = 4,5-5,8$  ( $3,0-6,0$ ), влажностью верхних горизонтов ( $0-20$  см)  $40-60\%$ . Таким образом, красника — теневыносливый мезофит, типичный ацидофил.

Она отличается относительно широким фитоценотическим спектром, встречаясь как доминант-коннектор или субдоминант травяно-кустарничкового яруса в лесных и вторичных ценозах. Часто красника растет в разреженных елово-пихтовых, лиственнично-еловых и елово-пихтово-лиственничных заболачивающихся лесах со сфагнумом, а также в елово-пихтовых, елово-пихтово-лиственничных, лиственнично-березовых и березовых разнотравных лесах.

Оптимальными местообитаниями являются вторичные ценозы, образованные на вырубках и гарях: разнотравно-злаковые, разнотравно-кустарниковые, разнотравно-красничные, разнотравно-папоротниковые.

Красника — вегетативно-подвижный листопадный кустарничек. Главными приспособительными особенностями ее жизненной формы являются быстрая смена побеговых систем и их незначительный прирост, моноцикличность генеративных побегов, преобладание акросимподиального ветвления, интенсивное раз-

витие придаточной корневой системы и раннее отмирание главного корня, образование в куртине нескольких зон кущения, вегетативное размножение за счет партикуляции куртины на вегетативные особи. На вторичность симподиального ветвления указывает моноподиальный рост первичного побега, всегда отсутствующий у побегов формирования.

Красника — раннелетнецветущее растение. Соцветие в зачаточном виде сформировано с осени. Цветение наступает летом при сумме эффективных (выше  $10^{\circ}$ ) температур  $116 \pm 11,5^{\circ}$  и проходит при среднесуточной температуре  $12,8^{\circ} \pm 0,5^{\circ}$ , относительной влажности воздуха  $86 \pm 0,8\%$ . Раскрывание цветков у красники, как и у многих брусничных, круглосуточное. Однако преобладает дневной характер цветения с заметно выраженными утренним (9—11 ч) и послеполуденным (17—19 ч) максимумами. Среднесуточная температура и связанная с ней относительная влажность воздуха являются основными регулирующими факторами суточного ритма цветения. Степень цветения варьирует погодично. Обильное цветение повторяется через 2—3 года. Соответственно ему меняется степень плодоношения.

Красника — энтомофильно-автогамное растение. Перекрестное опыление осуществляется двумя видами шмелей из рода *Вомбус*. Лёт и активность насекомых зависит от погодных условий в солнечные дни их больше (10—15 на  $10 \text{ м}^2$ ), в прохладные дождливые меньше (2—3).

Активность шмелей снижается при уменьшении температуры воздуха до  $35^{\circ}$  на высоте 3 см от поверхности почвы. Самоопыление происходит в результате контактной автогамии, реже — клейстогамии. Автогамия особенно выражена в дождливую прохладную погоду с морозящими туманами. Это подтверждает адаптивный характер самоопыления при отсутствии насекомых-опылителей.

Урожайность красники, как и других брусничных, изменяется не только по годам, но и в зависимости от местообитания. Наиболее высокоурожайные заросли (с урожайностью 700 кг/га и более) отмечены на безлесных склонах сопок в центральной части острова, менее урожайные — в южной (урожайность не более 250 кг/га).

Размножается красника вегетативно и семенами. Преобладает вегетативный способ, семенное возобновление в природе выражено слабо. Вся надземная масса ценопопуляций красники представлена побегами вегетативного происхождения, образованными от корневищ. Растения семенного происхождения встречаются в местообитаниях, отличных от основных: на заброшенных лесных дорогах и тропинках, на обочинах лесных канав и ям, на сгнивших стволах и пнях, на свежих вырубках и гарях.

Свежесобранные семена красники не прорастают. Всхожесть их повышается после стратификации в течение 3 мес: под снегом

она достигает  $73,0 \pm 6,3\%$ , при температуре  $+4 \dots +6^\circ$  —  $66,0 \pm 1,3\%$ . Семена, хранившиеся более 2 лет, без обработки специальными методами не прорастают.

Суммарная площадь ягодных фитоценозов с участием красники на о-ве Сахалин составляет около 52 тыс. га. Величина запасов плодов изменяется по годам: в годы с низкой урожайностью биологический запас составляет  $735,5 \pm 18,5$  т, эксплуатационный —  $367,8 \pm 11$  т, тогда как в высокоурожайные годы они соответственно равны  $2000,4 \pm 59,8$  и  $1001,3 \pm 30$  т.

С целью рационального использования, воспроизводства и сохранения естественных красничников необходимо:

1. Строго соблюдать сроки сбора ягод.
2. Регулировать планы заготовок плодов с учетом колебаний урожая по годам.
3. Регулировать ежегодные сборы плодов путем создания зон, закрытых для доступа населения на 1—3 года. В неурожайные годы промышленные заготовки повсеместно не проводить.
4. Провести учет и картирование естественных зарослей и разработать пути повышения их продуктивности.
5. Исключить из плана лесопосадок высокоурожайные ягодные массивы в центральной части острова.
6. Расширить работы по введению красники в культуру.

Дальнейшие задачи по изучению красники, на наш взгляд, сводятся к следующему: выявление формового разнообразия, повышение продуктивности естественных красничников, исследование химического состава плодов и выявление физиологически активных веществ.

## ЛИТЕРАТУРА

- Авдошенко А. К.** Семенное размножение брусничных//ДАН СССР. 1948. Т. 60, № 5. С. 897—899.
- Авдошенко А. К.** Биология северных брусничных//Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1949. Т. 82. С. 181—217.
- Александрова М. С.** Перспективы интродукции Vacciniaceae Lindl. в Главном ботаническом саду АН СССР//Роль интродукции в сохранении генофонда редких и исчезающих видов растений. М.: Наука, 1984. С. 79—88.
- Атабекова А. И., Устинова Е. И.** Цитология растений. М.: Колос, 1971. 256 с.
- Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 208 с.
- Аринушкина Е. В.** Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1962. 491 с.
- Базыкина Г. С., Роде А. А.** Определение влажности почвы//Принципы организации и методы стационарного изучения почв. М.: Наука, 1976. С. 95—198.
- Бейдеман И. Н.** Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с.
- Бейдеман И. Н., Филенко Р. А.** Основные гидрологические изыскания при геоботанических исследованиях//Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 138—205.
- Богданова Г. А., Муратов Ю. М.** Брусника в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 116 с.
- Буш Е. А.** Ericaceae//Флора Сибири и Дальнего Востока. Пг. 1919. Вып. 3. С. 123—142.
- Валова З. В.** Фенология и формирование урожая ягод черники в Белоруссии в 1972—1973 гг.//Экология. 1976. № 4. С. 87—90.
- Василевич В. И.** Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 230 с.
- Васильев В. Н.** Эндемы охотской флоры//Президенту Академии Наук СССР В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и к 45-летию научной деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 191—198.
- Воробьев Д. П.** Растительность Курильских островов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 91 с.
- Ворошилов В. Н.** Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 470 с.
- Горчаковский П. Л.** Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных пород//Ботан. журн. 1958. Т. 43, вып. 10.
- Дуплищев И. Т., Дайнеко А. Г.** Продуктивность естественных ягодников красники в темнохвойных лесах центрального Сахалина//Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. Усурийск. 1981. С. 66—72.
- Есаулов Н. П., Мальцев В. Д., Короткий А. М.** Освоение запасов и хозяйственное использование дикорастущих ягодников на Сахалине//Продуктивность дикорастущих ягодников и их использование. Киров, 1972. С. 134—135.
- Есаулов Н. П.** Заготовка дикорастущих ягод и грибов коопзверпрохозами Сахалинской области//Экспресс-информация «Заготовки и закупки». Южно-Сахалинск, 1974. № 6. 16 с.
- Жуйкова И. В.** О некоторых особенностях роста и развития видов Vaccinium в условиях Хибинских гор//Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 3. С. 322—332.
- Жуйкова И. В.** Морфогенез и ветвление побегов//Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1970. 29 с.
- Завадский К. М.** Учение о виде. Л., 1961. 254 с.
- Зайцев Г. Н.** Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 21 с.

- Земцова А. И.** Климат Сахалина. Л.: Гидрометеоздат, 1968. 196 с.
- Ивлев А. М.** Почвы Сахалина. М.: Наука, 1965. 115 с.
- Иберла К.** Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 367 с.
- Кайгородова М. С.** Антэкология растений тундр полярного Урала//Экология опыления. 1976. Вып. 2. С. 3—29.
- Кожевников Ю. П.** Порядок вересковые (Ericales)//Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5(2). С. 81—98.
- Колупаева К. Г.** О влиянии погодных факторов периода вегетации на плодоношение *Vaccinium vitis-idaea* L.//Растит. ресурсы. 1972. Т. 8, вып. 1. С. 119—122.
- Комаров В. Л.** Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР, 1929. Т. 2. 370 с.
- Комаров В. Л.** Ботанический очерк Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 52 с.
- Корнева И. Г., Красикова В. И., Салабутина Р. В.** О площади выявления при изучении плодоношения дикорастущих ягодных растений и численности парциальных кустов чистоуста коричневого на Сахалине//Изучение и использование растительных ресурсов Сахалина и юга Приморья. Южно-Сахалинск, 1980. С. 12—19.
- Красикова В. И.** К методике определения листовой поверхности красники//11-я конференция молодых ученых и специалистов СахКНИИ: Тез докл. Южно-Сахалинск, 1978. С. 47—48.
- Красикова В. И.** *Vaccinium praestans* Lamb.— красника в различных местах произрастания на Сахалине//Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: Тез. докл. I науч.-практ. конф. Южно-Сахалинск, 1981. С. 35—37.
- Красикова В. И.** Онтоморфогенез *Vaccinium praestans* Lamb. на Сахалине//Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 135—146.
- Красикова В. И.** Фенологические особенности *Vaccinium praestans* Lamb. на юге Сахалина//Эколого-фенологические исследования в Сахалинской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984а. С. 46—50.
- Красикова В. И.** Прогнозирование величины урожая ягод красники//Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: Тез. докл. II науч.-практ. конф. Южно-Сахалинск, 1984. С. 32—34.
- Красикова В. И., Алексеева Л. М.** Ресурсы красники в Корсаковском районе//Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: Тез. докл. II науч.-практ. конф. Южно-Сахалинск, 1984. С. 30—32.
- Красикова В. И., Алексеева Л. М.** Запасы плодов *Vaccinium praestans* Lamb. в центральной и южной частях о-ва Сахалин//Растит. ресурсы. 1985. Т. 21, вып. 2. С. 176—178.
- Красикова В. И., Корнева И. Г.** Строение цветка и динамика цветения *Vaccinium praestans* Lamb.//Биология и интродукция полезных растений Сахалинской области. Южно-Сахалинск, 1979. С. 8—11.
- Краснов А. Н.** Из поездки на Дальний Восток Азии//Земледелие, 1984. Кн. 2. С. 4—8.
- Лавренко Е. М.** Об уровнях изучения органического мира//Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 364—378.
- Мазуренко М. Т.** Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 183 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.** Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 159 с.
- Михалева В. М.** Развитие растительности на вырубках//Формирование растительного покрова в связи с рубками. Новосибирск: Наука, 1977. С. 66—169.
- Молчанов А. А.** Предсказание урожая еловых семян//ДАН СССР. 1949. Т. 64, вып. 5. С. 719—722.
- Наставления гидрометеорологическим станциям и постам. Л.: Гидрометеоздат, 1958. Вып. 3, ч. 2. 86 с.



- Никитин Г. И.** Дикорастущие плодово-ягодные растения Сахалина и Курил. Южно-Сахалинск: Сов. Сахалин, 1957. 102 с.
- Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука, 1974. 367 с.
- Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с.
- Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981. 409 с.
- Плодовые, ягодные и орехоплодные растения в Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 143—144.
- Плотникова Л. С.** Типы ареалов и фитоценотическая приуроченность древесных растений Курильских островов и их значение для интродукции//Бюл. ГБС АН СССР. 1977. Вып. 106. С. 3—17.
- Плохинский Н. А.** Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
- Подольский А. С.** Фенологический прогноз. М.: Колос, 1974. 286 с.
- Пономарев А. Н.** Изучение цветения и опыления растений//Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1960. Т. 2. С. 9—19.
- Попов М. Г.** Растительный мир Сахалина. М.: Наука, 1969. 136 с.
- Пояркова А. И.** Семейство Vacciniaceae S. Gray//Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 94—104.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижигов О. Н., Антипин Н. А.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Изд-во с.-х лит-ры, 1956. 471 с.
- Раус Л. К.** Возможности фенологического прогнозирования урожая черники//Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 178—180.
- Розанова М. А.** Обзор литературы по родам *Vaccinium* L. (бруснике, чернике, голубике) и *Oxycoccus* Adans. (клюкве)//Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л.: 1934. Сер. 8, вып. 2. С. 121—186.
- Руководство по обработке метеорологических наблюдений и подготовке ежегодников. Л.: Гидрометеиздат, 1948. Ч. 2. 202 с.
- Рыбак Л. Е.** Дикорастущие плодово-ягодные растения Сахалина и их использование: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Южно-Сахалинск, 1950. 16 с.
- Савченко М. И.** Морфологические и анатомические особенности строения репродуктивных органов клюквы болотной//Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск, 1982. С. 51—69.
- Серебряков И. Г.** Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.
- Серебряков И. Г., Чернышева М. Б.** О морфогенезе жизненной формы кустарничков у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 2. С. 65—77.
- Серебряков И. Г.** Жизненные формы высших растений и их изучение//Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146—205.
- Синская Е. Н., Щенкова М. К.** К вопросу о полиморфизме некоторых видов *Vaccinium* L.//Труды по прикладной генетике и селекции. 1928. Т. 18, вып. 4. С. 185—222.
- Скрябина А. А.** К вопросу о прогнозировании цветения голубики по генеративным почкам//Растит. ресурсы. 1971. Т. 7, вып. 1. С. 91—95.
- Скрябина А. А.** К методике изучения запасов плодов дикорастущих ягодников//Растит. ресурсы. 1978. Т. 14, вып. 4. С. 598—601.
- Смирнов А. В., Григоруца Е. Е., Салтымакова Г. И.** Изменение обилия и урожайности брусничников в лесах Сибири под влиянием антропогенных факторов//Растит. ресурсы. 1967. Т. 3, вып. 4. С. 561—567.
- Соколов С. Я., Шипчинский Н. В.** Брусничные//Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 352—367.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В.** Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 142 с.
- Толмачев А. И.** К изучению растительных ресурсов Сахалина//Материалы совещания по растительным ресурсам. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954а. С. 50—53.

- Толмачев А. И.** К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954б. 155 с.
- Толмачев А. И.** Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 77 с.
- Толмачев А. И.** О флоре острова Сахалин. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 102 с. (Комаровские чтения; Вып. 12).
- Толмачев А. И.** Введение в географию растений. М.; Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Толчельников Ю. С.** Применение аэрометодов для выявления массивов дикорастущих ягодников, прогнозирования и учета урожая ягод//Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование: Материалы к Всесоюз. науч.-произв. совещ. Киров, 1972. С. 145—146.
- Торопова М. И., Черкасов А. Ф.** Динамика развития генеративных почек у некоторых видов семейства Vacciniaceae в условиях Костромской области//Сб. научных работ Костромского пед. ин-та. Кострома, 1973. Вып. 30. С. 28—44.
- Тюлин С. Я.** Методы учета урожайности черники и клюквы и некоторые факторы, ее определяющие (в условиях подзоны южной тайги Европейской части СССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 21 с.
- Уранов А. А.** Жизненное состояние вида в растительном сообществе//Бюл. МОИП. Сер. биол. 1960. Т. 65, вып. 3. С. 77—92.
- Фулга И. Г.** Определение площади листьев у плодовых культур//Физиология растений. 1961. Т. 12, вып. 6. С. 1104—1107.
- Черепанов С. К.** Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (Т. 1—30). Л.: Наука, 1973. 668 с.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
- Черкасов А. Ф.** Методы и способы прогнозирования сроков наступления фенофаз и урожая дикорастущих ягод//Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование: Материалы к Всесоюз. науч.-произв. совещ. Киров, 1972. С. 174—178.
- Черкасов А. Ф., Буткус В. Ф., Горбунов А. Б.** Клюква. М. Лесн. пром-сть, 1981. 212 с.
- Черняева А. М.** Редкие и ценные дикорастущие плодово-ягодные растения Сахалина и Курильских островов//Биология и интродукция полезных растений Сахалинской области. Южно-Сахалинск, 1979. С. 40—57.
- Eynard J.** Mein species of the Genus *Vaccinium*//Synonyms and common names in some languages. 1978. P. 178—189.
- Hitchcock C. L.** Ericaceae. *Vaccinium*//Hitchcock C. L., Cronquist A., Ownbey M., Thompson J. W. Vascular plants of the Pacific Northwest. Seattle, 1959. Pt. IV. P. 29—37.
- Müller A.** Preiselbeere — Botanische Eigenschaften, Verbreitung und Standortbedingungen in Hinblick auf einem feldmäpigen Anbau//Erwerbs-Obstbau. 1982. Bd 24, N 6. S. 155—158.
- Ohwi J.** Flora of Japan. Washington, 1965. 1066 p.
- Rehder A.** Ericaceae. D. C.//Manual of cultivated trees and shrubs. N. Y., 1949. P. 691—755.
- Robinson G.** Die Färbungsreaktion der Narbenstigmatochromie als morphologischen Blütenuntersuchungsmethode. Sitzungsberichte Acad. Wiss. Wien. Mathem-naturwiss. Klasse, 1924.
- Schmidt Fr.** (Шмидт Ф.). Reisen in Amur-Lande und auf der Insel Sachalin. Si.-Petersb., 1868. S. 156—158.
- Stolover E.** An introduction to the anatomy of seed plants. Boston, 1951.
- Sugawara S.** Flora of Sachalin. Tokyo, 1940. Vol. 4. P. 1512—1513.
- Tatewaki M.** Geobotanical Studies on the Kurile Inlands//Acta Horti Gotoburgensis. 1957. Bd 21. P. 43—123.
- Ward D. B.** Contributions to the flora of Florida-6//Castanea. 1974. Vol. 39, N 3. P. 191—205.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . .	3
Физико-географическая характеристика . . . . .	6
Орография . . . . .	6
Климат . . . . .	6
Почвы . . . . .	11
Растительность . . . . .	15
Ареал и эколого-ценотическая характеристика . . . . .	18
Географическое распространение . . . . .	18
Эколого-ценотическая приуроченность . . . . .	22
Онторморфогенез . . . . .	32
Фазы онторморфогенеза . . . . .	32
Этапы развития парциального куста . . . . .	41
Структура ценопопуляций . . . . .	46
Цветение, плодоношение, размножение . . . . .	58
Морфологическое строение генеративных органов . . . . .	58
Ритмика цветения . . . . .	61
Способы опыления . . . . .	65
Ритмика плодоношения . . . . .	68
Размножение . . . . .	74
Формирование урожая, урожайность и запасы плодов . . . . .	80
Формирование и прогнозирование урожая . . . . .	80
Погодичная и географическая изменчивость урожайности . . . . .	86
Запасы плодов . . . . .	91
Рациональное использование и охрана красники . . . . .	96
Заключение . . . . .	100
Литература . . . . .	103