



**В.Ю. Нешатаева**

**Растительность  
полуострова Камчатка**

*РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Ботанический институт им. В.Л. Комарова*

**В. Ю. Нешатаева**

**РАСТИТЕЛЬНОСТЬ  
ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА**

*Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2009*

УДК 581.526 (571.66)

ББК 28.58 (2.8.5.5.4)

Н 59

**Н 59 Нешатаева В.Ю. Растительность полуострова Камчатка / Отв. ред. проф. В.Т. Ярмишко. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. — 537 с., ил. + 16 с. вкл.**

На основании многолетних полевых исследований получены новые данные о растительности п-ова Камчатка. Изучены флористический состав и структура растительных сообществ, экологические и географические особенности их распространения. Разработана эколого-фитоценотическая классификация растительности Камчатки. Приведено новое геоботаническое районирование полуострова, разработанное до уровня геоботанических округов. Проанализированы особенности зональной дифференциации растительного покрова полуострова. В книге обсуждаются принципы и методы классификации растительности, развивается эколого-фитоценотический метод. Обсуждаются принципы геоботанического районирования горных территорий, принципы выделения типов высотной поясности растительности. Материалы книги представляют новую информацию для решения теоретических вопросов по истории растительного покрова Северо-Восточной Азии; могут быть использованы для разработки практических рекомендаций по охране флоры и растительности Камчатки, ведения геоботанического мониторинга, планирования природоохранных мероприятий.

Книга представляет большой интерес для ботаников, геоботаников, географов, специалистов по охране природы; рассчитана на научных сотрудников, аспирантов и студентов.

Библ. 817 назв., табл. 65.

Отв. редактор профессор *В.Т. Ярмишко*

Рецензенты:

д-р биол. наук, профессор *В.С. Ипатов*

д-р биол. наук, профессор *Ю.И. Манько*

д-р биол. наук *Б.С. Петропавловский*

## ВВЕДЕНИЕ

Своеобразная растительность полуострова Камчатка, отражающая уникальные природные условия полуострова (высокая океаничность климата, горный рельеф, постоянное воздействие современного вулканизма), до сих пор остается недостаточно изученной. Это связано как с удаленностью и труднодоступностью большинства районов Камчатки, так и с отсутствием до недавнего времени на полуострове научно-исследовательских учреждений и специалистов ботанического профиля. Прежние геоботанические исследования на Камчатке носили большей частью рекогносцировочный характер и охватывали лишь некоторые, наиболее доступные центральные и юго-восточные районы полуострова. Еще в 1961 г. Б.П. Колесников указывал, что первоочередными задачами ботанического изучения Камчатки являются обобщение всех имеющихся материалов по флоре и растительности полуострова, а также разработка классификации растительности полуострова, основанной на единых принципах (Колесников, 1961а). За прошедшие годы антропогенное воздействие на растительность центральных, юго-восточных и юго-западных районов полуострова значительно возросло. Начато освоение газовых, полиметаллических и гидротермальных месторождений, построена Мутновская геотермальная электростанция, ведется строительство магистрального газопровода, автомобильных дорог. Увеличиваются объемы промышленных заготовок древесины. Все это ведет к нарушению естественного растительного покрова полуострова, возникновению на месте коренных фитоценозов обширных территорий с антропогенно нарушенными растительными сообществами.

Несмотря на давно назревшую потребность, до настоящего времени не было проведено теоретическое обобщение всех существующих данных по растительности полуострова, включая литературные и фондовые материалы. Не была разработана единая классификация растительности полуострова, не были изучены особенности флористического состава, структуры, экологической приуроченности и пространственного размещения растительных сообществ, не были выявлены основные закономерности естественной и антропогенной динамики растительности полуострова, которые необходимо учитывать при создании хозяйственной типологии лесных, луговых, тундровых и болотных сообществ. Не было разработано детальное геоботаническое районирование растительного покрова полуострова, необходимое для научного планирования и рационального ведения лесного и сельского хозяйства. Не были выявлены редкие растительные сообщества, нуждающиеся в особой охране.

Целью проведенных исследований явилось выявление разнообразия растительного покрова полуострова Камчатка на ценоотическом уровне, основных закономерностей его сложения и формирования в связи с физико-географическими условиями и особенностей динамики. Для достижения поставленной цели требовалось решить следующие задачи: выявить разнообразие растительных сообществ полуострова, разработать эколого-фитоценоотическую классификацию растительности, изучить флористический состав, строение и экологическую приуроченность основных растительных сообществ, изучить закономерности их пространственного размещения в различных районах полуострова, разработать схему геоботанического районирования территории полуострова и дать характеристику выделенных единиц районирования.

В результате многолетних исследований получены и обобщены сведения о разнообразии растительного покрова Камчатки. Впервые на обширном фактическом материале подробно изучена растительность полуострова. Проведен анализ флористического состава и особенностей структуры растительных сообществ, изучены экологические и географические особенности их приуроченности. Разработана единая классификация растительности Камчатки, основанная на эколого-фитоценоотических принципах. Растительные сообщества полуострова отнесены к 145 ассоциациям, 96 формациям, 42 группам формаций, 25 классам формаций, объединенным в 7 типов растительности. Впервые выделено и описано 76 ассоциаций. Обобщены существующие литературные и фондовые материалы по растительности полуострова. Разработана схема геоботанического районирования растительного покрова Камчатки.

В работе развиваются принципы ценоотического понимания растительного покрова, сформулированные в работах В.Н. Сукачева, А.П. Шенникова, Б.Н. Норина, В.С. Ипатова и др. Обсуждаются принципы и методы классификации растительности, развивается эколого-фитоценоотический метод классификации, в котором при выделении синтаксонов низшего и среднего ранга наряду с доминантами-эдификаторами используются эколого-ценоотические группы видов. Обсуждаются принципы геоботанического районирования горных территорий, принципы выделения типов высотной поясности растительности. Проанализированы закономерности зональной дифференциации растительного покрова. Материалы исследования предоставляют новую информацию для решения вопросов, связанных с историей растительного покрова Северо-Восточной Азии.

Лесные и стланиковые сообщества являются важными объектами лесного хозяйства полуострова, поскольку их запасы используются как источник топлива и древесины. Сообщества лугов и тундр являются важными кормовыми угодьями, используемыми для животноводства, на севере полуострова — для оленеводства, а также имеют большое значение для охотничьего хозяйства как кормовые станции ценных промысловых животных. Растительность болот важна для оценки торфяных месторождений полуострова, многие болотные массивы Камчатки являются кормовыми угодьями ценных водоплавающих птиц и охраняются в соот-

ветствии с решениями Рамсарской Конвенции. Нами изучена растительность ряда крупных особо охраняемых природных территорий: Кроноцкого заповедника, Южно-Камчатского заказника, природного парка «Ключевская группа вулканов», Быстринского природного парка, заказника «Берег Чубука» и др. Результаты исследований использованы при проектировании ряда особо охраняемых природных территорий Камчатки, для разработки практических рекомендаций по охране природы, планирования природоохранных мероприятий и ведения геоботанического мониторинга районов, вовлекаемых в хозяйственное освоение. Материалы работы могут найти применение при разработке курсов лекций для студентов и аспирантов биологических и лесохозяйственных специальностей.

В период работы над книгой автор пользовалась консультациями чл.-корр. РАН Р.В. Камелина, проф. В.Т. Ярмишко, проф. В.И. Василевича, проф. В.С. Ипатова, проф. И.Н. Сафроновой, д.б.н. Т.К. Юрковской, к.б.н. Е.А. Волковой, доц. Ю.Н. Нешатаева, доц. В.Ю. Нешатаева, которым автор выражает искреннюю признательность. Автор сердечно благодарит коллег, оказавших большую помощь при определении обширного гербария: к.б.н. В.В. Якубова, О.А. Чернягину, М.П. Вяткину (сосудистые растения), к.б.н. И.В. Чернядьеву, к.б.н. В.Я. Черданцеву, (листочекельные мхи), д.б.н. А.Д. Потёмкина, к.б.н. М.В. Дулина, д.б.н. В.А. Бакалина (печеночные мхи), Д.Е. Гимельбранта, к.б.н. А.А. Добрыша, Е.С. Кузнецову, к.б.н. А.Г. Микулина (лишайники).

В полевых исследованиях разных лет принимали участие В.А. Бакалин, М.А. Балмасова, М.П. Вяткина, Д.Е. Гимельбрант, С.Ю. Гришин, А.А. Дегтярев, А.А. Добрыш, М.В. Дулин, Ю.И. Иванов, В.Ю. Ильяшенко, В.Е. Кириченко, И.В. Коновалова, Е.С. Кузнецова, Г.М. Кукуричкин, Г.Д. Курдюкова, М.Ю. Марковец, И.Н. Мосунова, Ю.Н. Нешатаев, В.Ю. Нешатаев, А.А. Осковский, Я.Л. Пааль, И.Н. Фадеев, Г.Ю. Фет, Н.Н. Хабарова, П.А. Хоментовский, В.Н. Храмцов, О.А. Чернягина, И.В. Чернядьева, В.В. Якубов и другие. Всем участникам камчатских экспедиций автор выражает сердечную признательность.

Автор сердечно благодарит за поддержку и многолетнее сотрудничество к.б.н. И.В. Чернядьеву (БИН РАН) и Д.Е. Гимельбранта (СПбГУ), материалы которых легли в основу разделов монографии, посвященных характеристике мохово-лишайникового яруса главнейших лесных, тундровых и болотных формаций, а также А.П. Кораблева и Е.А. Чекулаеву, оказавших неоценимую помощь в работе над рукописью.

## **Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА КАМЧАТКИ**

История изучения флоры и растительности Камчатки была впервые проанализирована В.Л. Комаровым (1927). С.Ю. Липшицем (Липшиц, Ливеровский, 1937) составлена хронологическая последовательность ботанических исследований на полуострове и дан общий очерк их истории. Впоследствии детальный анализ состояния изученности лесов полуострова был проведен В.Г. Турковым (1964а). В настоящем обзоре мы выделяем четыре периода в изучении растительного покрова Камчатки: 1) период общегеографических исследований, или пионерный (1697–1895 гг.), во время которого были получены первые общие сведения о флоре и растительности полуострова; 2) период специальных флористических исследований (1895–1922 гг.), когда была подробно изучена флора сосудистых растений Камчатки; 3) период общегеоботанических исследований, или советский (1923–1973 гг.), результатом которого была характеристика наиболее распространенных формаций Центральной и Западной Камчатки, начата разработка классификации лесной растительности и 4) период детальных геоботанических исследований (начиная с 1974 г.), продолжающийся и в настоящее время.

### **1.1. Период общегеографических исследований (1697–1895 гг.)**

Первые сведения о Камчатке относятся к середине XVII века. Их можно найти в ряде русских документов, составленных еще до походов Владимира Атласова. Так, на чертеже 1667 г., составленном воеводой Петром Годуновым, показана река Камчатка, которая впадает в океан, омывающий с востока Сибирь. Река Камчатка также упомянута в «Списке с чертежа Сибирские земли» 1672 г., представляющем собой пояснительную записку к другому чертежу Сибири. На карте Витсена 1687 г. р. Камчатка показана впадающей в Тихий океан между Анадырем и Пенжиной. Обозначена р. Камчатка и на чертеже Винуса, который датируется между 1672 и 1689 гг. (Степанов, 1949). В «Чертежной книге Сибири» Семена Ремезова, составленной в 1696 г., Камчатка изображена не как полуостров, а как река с городом (Степанов, 1949). На «Чертеже Якуцкого города» вместе с изображением реки Камчатки были приведены и краткие сведения о ней (Любимова, 1961). Таким образом, общегеографические сведения о Камчатке, имевшиеся до похода Владимира Атласова, были крайне скудными и неточными.

**Пионерный этап.** Первый этап в изучении природы Камчатки начался с походов землепроходца Владимира Атласова, казачьего пятидесятника, доставившего в Россию первые сведения об открытой им Камчатке. В 1697–1699 гг. Атласов прошел весь полуостров с севера на юг и составил его общее описание и чертежи. В своих донесениях («скасках») от 3 июля 1700 г. и 10 февраля 1701 г. он сообщает много ценных сведений о природе полуострова, его населении, впервые упоминает о горячих источниках и вулканах. Так, В. Атласов сообщает, что на Камчатке «...деревья растут кедры малые, величиною против можжевельнику, а орех на них есть. А березнику, лиственничнику, ельнику на Камчадальской стороне много...». «А в Камчадальской и в Курильской земле хлеб пахать можно, потому что места теплые, и земли черные и мягкие...» (Оглоблин, 1891). «Скаска» В. Атласова от 3 июля 1700 г. и 10 февраля 1701 г. содержали богатый географический и этнографический материал, который был активно использован учеными того времени. Например, выдающийся русский географ С.У. Ремезов накануне прибытия в Москву первой «скаска» Атласова просил разрешения у тобольского воеводы «списать» ее, так как она была нужна ему для составления «чертежа всей Сибирской земли» (Оглоблин, 1891). На новых чертежах Сибири С.У. Ремезова, составленных после знакомства с донесениями Атласова, Камчатка уже представлена как полуостров, на ней показаны подробная речная сеть, озера, горы, приведены сведения о населяющих ее народах (Степанов, 1949). Отдельные выдержки из «скасок» В. Атласова в 1730 г. были опубликованы в Швеции (Берг, 1946). Таким образом, в течение длительного времени донесения В. Атласова были единственными достоверными сведениями о природе полуострова. Вскоре после походов Атласова, в 1700 г. Камчатка была присоединена к России. В 1720–1721 гг. по указу Петра I была начата геодезическая съемка территории полуострова.

В 1725 г. по инициативе Петра I была организована Первая Камчатская экспедиция под руководством капитана-командора Витуса Беринга, задачей которой явилось окончательное решение вопроса о том, связаны ли между собой Азия и Америка либо имеется пролив, их разделяющий. Результаты экспедиции оказались неудачными, поэтому в 1733 г. была организована Вторая Камчатская экспедиция (Берг, 1946; Любимова, 1961).

**Великая Камчатская экспедиция.** Новый этап в изучении Камчатки был открыт участниками Второй (Великой) Камчатской экспедиции Беринга — Г.Ф. Миллером, С.П. Крашенинниковым и Г.В. Стеллером. Несмотря на то, что профессора Академии наук Миллер и Гмелин не смогли приехать на Камчатку, как это предполагалось вначале, и ограничились сбором материалов в Якутске, Г.Ф. Миллером был подведен итог всему предшествующему изучению полуострова. Работа Г.Ф. Миллера «География и устройство Камчатки, на основании различных письменных и устных сообщений, собранных в Якутске в 1737 году» является крупным научным обобщением, сводкой всех материалов, которые можно было в то время собрать о Камчатке без проведения полевых работ на самом



полуострове. Эта рукопись Миллера была послана им С.П. Крашенинникову в качестве руководства в полевых исследованиях (Андреев, 1937). Работа Г.Ф. Миллера была опубликована в 1774 г. в Германии, в качестве приложения к книге Г.В. Стеллера «Beschreibung von dem Lande Kamtschatka» (Steller, 1774).

Первым исследователем, работавшим на Камчатке в 1737–1741 гг., был С.П. Крашенинников (1711–1755), талантливый русский ученый, автор широко известной монографии «Описание земли Камчатки» (1755). Он прибыл на Камчатку 21 октября 1737 г. в составе Второй (Великой) Камчатской экспедиции и проработал здесь до 12 июня 1741 г. Большинство летних месяцев 1738, 1739 и 1740 гг. С.П. Крашенинников проводил исследования в окрестностях Большерецкого острога. Лишь в конце августа – начале сентября 1739 г. он выехал в Верхне-Камчатский острог, откуда спустился по реке до Нижне-Камчатского острога. В связи с труднодоступностью других районов полуострова большинство маршрутов были проведены им поздней осенью, зимой и весной по санному пути (Турков, 1964). Работа С.П. Крашенинникова до сих пор имеет большое научное и историческое значение как первое всестороннее описание природы и населения полуострова. Приведенные им сведения о флоре и растительности Камчатки дают возможность оценить изменения в растительном покрове полуострова, произошедшие почти за три столетия.

Примерно в те же годы (1740–1744 гг.) на Камчатке работал другой выдающийся участник Второй Камчатской экспедиции Георг Вильгельм Стеллер (1709–1746). Он прибыл на Камчатку 21 сентября 1740 г., а менее чем через год (4 июня 1741 г.) отправился с Берингом в плавание к берегам Северной Америки на корабле «Святой Петр». После кораблекрушения и зимовки на Командорских островах, унесшей жизни большей половины команды корабля и капитана-командора Витуса Беринга, Стеллер 26 августа 1742 г. вернулся на Камчатку и работал здесь до 3 августа 1744 г. Его книга «Beschreibung von dem Lande Kamtschatka», вышедшая в 1774 г. в Германии, в течение долгих лет оставалась основным источником сведений о растительном и животном мире Камчатки и Командорских островов. В своем выдающемся труде Г.В. Стеллер (Steller, 1774; Стеллер, 1999) приводит около 60 видов камчатских растений, уделяя большое внимание их пищевому, лекарственному и хозяйственному значению. Среди важнейших научных открытий С.П. Крашенинникова и Г.В. Стеллера — впервые отмеченные ими различия природных условий на побережьях и в центральных районах полуострова, первые сведения о распространении основных древесных пород Камчатки, первое упоминание об уникальной роще камчатской пихты, первые агрономические опыты.

Среди исследователей Камчатки необходимо отметить также братьев Тимофея и Василия Шмалёвых, служивших на Камчатке в конце XVIII в. Братья Шмалёвы вели переписку с Г.Ф. Миллером. В числе сведений, поступивших от них, есть данные и о лесной растительности.

**Русские кругосветные экспедиции.** В конце XVIII – первой половине XIX в. Камчатку неоднократно посещали натуралисты, работавшие в составе кругосвет-

ных экспедиций. С экспедицией И. Биллингса и Г.А. Сарычева (1788–1792 гг.) Камчатку посетил ботаник Ф. Мерк. Собранный им гербарий был передан академику П.С. Палласу. В 1806–1807 гг. Камчатку посетил участник экспедиции И.Ф. Крузенштерна Г.И. Лангсдорф. В 1805 и 1812 гг. им опубликованы три работы, посвященные природе полуострова. Одновременно с Г.И. Лангсдорфом на Камчатке побывал натуралист и рисовальщик В. Тилезиус. В 1815–1818 гг. в составе экспедиции О.А. Коцебу на корабле «Рюрик» Камчатку посетил известный ботаник и поэт Адельберт Шамиссо. Результатом его наблюдений явился увлекательный дневник «Путешествие вокруг света», вышедший в 1821 г. В кругосветной экспедиции 1826–1829 гг. на шлюпе «Сенявин» под командованием Ф.П. Литке приняли участие натуралисты К. Мертенс, А. Постельс и Ф.Н. Киттлиц. Последнему из них принадлежат прекрасные зарисовки некоторых растительных сообществ и ландшафтов полуострова, выполненные с натуры.

**Путешественники и натуралисты.** В 1829 г. по Камчатке путешествовал геолог А. Эрман. Наряду с описанием основных ландшафтов полуострова он дал общую характеристику их флоры и растительности. Он впервые объяснил причину существования в долине р. Камчатки изолированного «острова» хвойных лесов климатическими факторами, в частности сухим и теплым летом, и назвал «хвойный остров» ботанико-географическим феноменом.

В 1829–1831 гг. на Камчатке проводил ботанические исследования садовод Ф. Ридер, который уделял особое внимание флоре окрестностей термальных источников. Им собран гербарий, включавший 113 номеров, проведены метеорологические наблюдения. Флористические и метеорологические работы Ф. Ридера остались неопубликованными. В 1836 г. была опубликована работа помощника камчатского губернатора П.Ф. Кузмищева, посвященная лесам Камчатки. В ней охарактеризовано размещение хвойных, в том числе еловых и пихтовых, лесов на полуострове, упомянуто около 40 видов деревьев и кустарников. К 1846–1848 гг. относятся ботанические исследования зоолога И.Г. Вознесенского, гербарий которого хранится в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН; а к 1849 г. — исследования якутского губернатора Ю. Штубендорфа.

Итоги флористических исследований на полуострове Камчатка, проводившихся в продолжение свыше 100 лет, подвел К.Ф. Ледебур в первой сводке по флоре сосудистых растений России «Flora Rossica», опубликованной в 1842–1846 гг. Для Камчатки, которую он выделяет в самостоятельную флористическую область, Ледебур приводит 474 вида сосудистых растений.

Геолог Карл фон Дитмар, путешествовавший по Камчатке в 1850–1855 гг., оставил замечательный труд о природе полуострова, впоследствии переведенный на русский язык. Его книга «Поездки и пребывания в Камчатке» (1901) содержит много интересных сведений о природе полуострова. К сожалению, наиболее интересная для нас глава «Pflanzengeographische Bemerkungen», в которой приведены его ботанические наблюдения, в русское издание не вошла. Наряду с правильными сведениями о лесной растительности в работе К. Дитмара встречаются неточ-

ности и ошибки. В частности, он отождествляет ельники, произрастающие в бассейне р. Камчатки, с пихтарником на восточном побережье, который он посетил. К. Дитмар полагал, что пихта встречается в лесах Центральной долины Камчатки.

Во второй половине XIX века были известны своими исследованиями природы полуострова камчатские врачи: Левицкий (1844–1854 гг.), Б.Н. Дыбовский (1879–1883 гг.), собравший коллекцию птиц, и в особенности В.Н. Тюшов. Последний в течение десяти лет работал на Камчатке, провел ряд маршрутов по труднодоступным районам полуострова. В своей книге «По западному берегу Камчатки» (1906) он подробно охарактеризовал природу, ландшафты и население западной части полуострова.

Таким образом, результатом почти двухвекового периода общегеографических исследований явилось общее ознакомление с флорой и растительностью Камчатки. К концу XIX века для полуострова было известно около 500 видов сосудистых растений, в том числе все виды деревьев и кустарников. В общих чертах были установлены ареалы основных древесных пород на полуострове. Наряду с этим данные о флоре и растительности полуострова содержали множество неточностей и ошибок. В частности, Камчатке приписывалось значительное число видов растений, отсутствовавших на полуострове, например, сосна (Б. Лессепс). Были получены общие представления о климате страны, ее ландшафтах, растительности, а также о перспективных направлениях сельского хозяйства.

## 1.2. Период флористических исследований (1895–1922 гг.)

**Охотско-Камчатская экспедиция.** Началом нового периода в изучении Камчатки явилась Охотско-Камчатская горная экспедиция (1895–1898 гг.) под руководством геолога К.И. Богдановича, проводившая геологическое обследование полуострова. Основное внимание экспедиции было направлено на изучение молодых изверженных и древних осадочных пород, современного и древнего вулканизма, а также на поиски месторождений золота и других полезных ископаемых. К.И. Богдановичем был впервые составлен геологический очерк всей территории полуострова, проведены исследования Срединного хребта, описаны группы современных ледников и следы древних плейстоценовых оледенений. Участником экспедиции Н.Н. Леякиным была составлена первая подробная (20-верстная) карта полуострова, которая использовалась исследователями Камчатки до 40-х годов XX века. Ботанические вопросы были затронуты в книге участника экспедиции доктора Н.В. Слюнина «Охотско-Камчатский край» (1900), в которой содержится довольно много непроверенных фактов, а изложение ботанических сведений нередко страдает ошибками и противоречиями.

Изучение лесов Камчатки было начато запасным лесничим Л.М. Геншелем, совершившим поездку по полуострову в 1907 г. В его отчете (Геншель, 1908) приведены сведения о распространении основных древесных пород, а также харак-

теристика нескольких пробных площадей, заложенных в хвойных лесах Центральной долины Камчатки и у подножия вулкана Шивелуч. В 1910 г. леса долины р. Камчатки были обследованы запасным лесничим В.К. Малининым, который привел данные о распространении в центральной части полуострова основных типов хвойных лесов и запасах древесины в них (Малинин, 1912).

**Экспедиция Рябушинского.** Всестороннее подробное научное исследование природы полуострова было начато экспедицией Русского географического общества, снаряженной на средства мецената Ф.П. Рябушинского (1908–1910 гг.). Экспедиция состояла из пяти отрядов (ботанического, зоологического, метеорологического, геологического и этнографического), которые возглавляли крупные ученые: ботаник В.Л. Комаров, зоолог П.Ю. Шмидт, метеоролог В.А. Власов, геолог С.А. Конради, этнограф Н.И. Иохельсон. Работы экспедиции охватывали преимущественно районы центральной и южной Камчатки, отдельные маршруты были проведены в районах восточного и западного побережий. В ряде населенных пунктов (Мильково, Ключи, Большерецк, Тигиль) были впервые организованы метеостанции. Детальные флористические исследования проведены в 1908–1909 гг. В.Л. Комаровым, при участии В.П. Савича и Л.Г. Раменского. Почвенные исследования осуществлены Э.К. Безайсом (1911), которым дана общая характеристика почв полуострова и приведены схематические описания ряда почвенных разрезов. Основным результатом экспедиции явилось опубликование ее подробных научных отчетов и целого ряда крупных монографий. Необходимо отметить, что в те же годы (1908–1909) на Камчатке работала экспедиция Переселенческого управления (И.Г. Протопопов, Рубинский, Гринуп, Жуковский), материалы которой, к сожалению, остались неопубликованными.

**Значение работ В.Л. Комарова.** В изучении флоры и растительности Камчатки особенно велико значение трудов В.Л. Комарова. В его работах «Путешествие по Камчатке в 1908–1909 гг.» (1912) и «Два года на Камчатке» (1950) приведено описание природы полуострова. Им впервые выделены на Камчатке природные районы и собран обширный фактический материал о следах древних оледенений. Большое внимание В.Л. Комаров уделял изучению флоры и растительности полуострова. Им проведена первая критическая обработка флоры полуострова и издана трехтомная монография «Флора полуострова Камчатки» (1927–1930), написан ряд работ о растительном покрове и основных закономерностях его распределения (Комаров, 1937, 1940). По мнению В.Л. Комарова (1912, 1927), флора полуострова является малооригинальной и довольно бедной. Он приводит для Камчатки 825 видов сосудистых растений, частично циркумполярных или общих с растениями западного побережья Охотского моря, Сахалина и Курильских островов. Для флоры полуострова характерен молодой эндемизм, что, по мнению В.Л. Комарова, свидетельствует о сравнительно недавней географической изоляции полуострова. Им также дана первая краткая характеристика растительных формаций (Комаров, 1927, 1940). Вклад В.Л. Комарова в изучение природы Камчатки настолько значителен, что некоторые исследователи Камчатки,

например, С.Ю. Липшиц и Ю.Л. Ливеровский (1937), делили историю исследований Камчатки на «докомаровский» и «комаровский» периоды.

**Шведская Камчатская экспедиция.** В период интервенции и гражданской войны на Камчатке работала Шведская Камчатская экспедиция (1920–1922 гг.) под руководством зоолога Стена Бергмана. Ботанические исследования проводили Эрик Хультен, его жена Эльза Хультен, работавшие на Южной Камчатке, и зоолог Рене Малез, который собрал обширный гербарий в Центральной долине Камчатки (с. Ключи, бассейн рек Козыревская и Кимитина). Результаты этих исследований приведены в четырехтомной сводке Э. Хультена «Flora of Kamchatka and the adjacent islands» (Hultsn, 1927–1930), которая вышла из печати практически одновременно с «Флорой полуострова Камчатки» В.Л. Комарова (1927–1930). Для полуострова Камчатка и Командорских островов Хультен приводит 782 вида. Таким образом, отдаленная Камчатка уже в первой половине XX века имела две прекрасные сводки по флоре сосудистых растений. Обе работы хорошо дополняют друг друга. Кроме того, Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) охарактеризован растительный покров юга полуострова, им выделен ряд ассоциаций каменноберезовых и пойменных лесов, ольховых и кедровых стлаников, болот, горных и приморских тундр и лугов, описанных в соответствии с геоботаническими принципами шведской (Уппсальской) школы. В его работе по растительности Южной Камчатки (Hultsn, 1974) приведены геоботанические описания конкретных сообществ, что позволяет использовать его материалы для сравнительного синтаксономического анализа.

### 1.3. Период общегеоботанических исследований (1923–1973 гг.)

Новый период в изучении флоры и растительности полуострова наступил со времени окончательного установления на Камчатке Советской власти (1923 г.). В это время начались планомерные геологические исследования, поиск полезных ископаемых, изучение лесной растительности, почв, животного мира, вулканических явлений, горячих источников и др. В первые десятилетия после установления Советской власти были проведены экспедиционные обследовательские и поисковые работы, организованные Акционерным камчатским обществом (АКО) и Академией наук СССР.

**Довоенный этап.** В 1928 г. на Камчатке работала Камчатская переселенческая экспедиция ДВ РПУ под руководством проф. А.А. Красюка, изучавшая вопросы почвоведения и естественно-исторического районирования центральных районов полуострова (Красюк, 1928). Научным консультантом экспедиции являлся В.Л. Комаров, написавший для ее научного отчета раздел «Ботанический очерк Камчатки». Материалы этой экспедиции, к сожалению, остались в машинописных отчетах, за исключением статей П.И. Колоскова и В.Л. Комарова.

В том же 1928 г. в бассейне р. Камчатки работала группа Дальневосточного государственного университета под руководством проф. В.Ф. Овсянникова и

В.П. Бажанова, проводившая исследования лесной растительности. По результатам экспедиции составлен научный отчет (Овсянников, 1928) и опубликована статья «Очерк древесной и кустарниковой растительности долины р. Камчатки» (Овсянников, 1929), где приведены северная и южная границы распространения еловых и лиственничных лесов, а также дана общая характеристика лесных сообществ. В своих работах В.Ф. Овсянников дает самую общую характеристику древесных пород Камчатки и предварительную классификацию лесной растительности.

**Экспедиции Акционерного камчатского общества (АКО).** В 1930 г. лесные ресурсы полуострова обследованы Средне-Камчатской колонизационной экспедицией Дальневосточного краевого научно-исследовательского института (ДВКНИИ) под руководством проф. Г.Н. Гассовского, организованной на средства АКО. Экспедиция состояла из геоботанического (Г.И. Карев, И.В. Жиров, Ф.П. Коваленко), агрономического и зоологического отрядов. Геоботаниками экспедиции были впервые затронуты вопросы классификации растительности полуострова, в том числе вопросы лесной типологии (Карев, 1930, 1931).

В 1931–1932 гг. работы по изучению лесов Центральной долины Камчатки были продолжены Лесообследовательской экспедицией научно-исследовательского сектора (НИС) АКО (С.Д. Корниенко, Г.И. Карев и др.). По результатам исследований написаны научные отчеты (Корниенко, 1932; Карев, 1933). Материалы всех вышеперечисленных экспедиций остались неопубликованными, частью находятся в архивах, частично утрачены.

**Значение экспедиций АКО.** Выдающимся дальневосточным геоботаником Г.И. Каревым была начата научная разработка вопросов лесной типологии (Карев, 1930, 1931, 1933). Все установленные им лесные ассоциации и типы леса принимаются и в настоящее время. В связи с крайне тяжелыми условиями работы того времени, отсутствием топографических карт и труднодоступностью многих районов у него не было возможности выявить закономерности пространственного распространения лесных ассоциаций. Этому препятствовало также отсутствие геоморфологических данных по Центральной Камчатской депрессии. Таким образом, работы Г.И. Карева — это начало геоботанической инвентаризации лесных сообществ центральной части полуострова. Результаты исследований работавших одновременно с ним И.В. Жирова (в районе Петропавловска-Камчатского) и Ф.Н. Коваленко (в долине р. Большая на западном побережье) не выходят за рамки обычного рекогносцировочного геоботанического обследования. С.Д. Корниенко, лесничему первого на Камчатке лесничества, организованного в 1925 г., мы обязаны установлением площади распространения основных древесных пород Центральной Камчатской депрессии, первой общей характеристикой их биологии и экологии («ойкологии»), а также предварительной краткой характеристикой лесовосстановительных процессов (Корниенко, 1932).

**Камчатская экспедиция АН СССР.** В 1935–1936 гг. на Камчатке работала Камчатская комплексная экспедиция Совета по изучению производительных сил

(СОПС) АН СССР под общим руководством академика В.Л. Комарова, в состав которой входили почвенно-ботанические отряды и лесная группа. Геоботанические, лесотипологические и почвенные исследования на Западной Камчатке проводили Н.В. Павлов, П.Н. Чижилов (1935 г.), Л.Н. Тюлина, Е.Л. Любимова, К.П. Богатырев и В.И. Корепов (1936 г.), в Центральной Камчатке — С.Ю. Липшиц, Ю.А. Ливеровский, А.Л. Биркенгоф (1935 г.). Экспедицией были получены новые данные по растительности центральной и западной частей полуострова и обобщены результаты предыдущих исследований. Результаты изучения лесов опубликованы А.Л. Биркенгофом (1938, 1940). Очерк растительности и почв Центральной долины Камчатки дан С.Ю. Липшицем и Ю.А. Ливеровским (1937). В их работе содержится ряд геоботанических описаний конкретных сообществ. Природные условия и растительный покров юго-западной Камчатки охарактеризованы в работе Н.В. Павлова и П.Н. Чижикова (1937). Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001) приведена первая геоботаническая характеристика западного побережья полуострова. Е.Л. Любимовой (1940) дано описание растительности болот Западной Камчатки.

**Значение Камчатской экспедиции АН СССР.** А.Л. Биркенгофом был дан обстоятельный анализ состояния изученности лесов Центральной Камчатки и использования лесных ресурсов (Биркенгоф, 1938, 1940). Свои кратковременные полевые исследования он посвятил продолжению работ Г.И. Карева по выделению и описанию типов хвойных лесов полуострова. Небольшой объем полевых работ не позволил А.Л. Биркенгофу детально изучить пространственное распространение выделенных им типов леса. Им предложено первое лесоводственное районирование хвойного «острова», правильность которого подтвердилась дальнейшими исследованиями.

В.И. Кореповым дан краткий лесоводственно-таксационный очерк каменно-березовых лесов западного побережья Камчатки, материалы по двум пробным площадям приведены в его отчете 1937 г., сохранившемся в рукописи. Необходимо отметить также относящуюся к этому же времени работу И.В. Третьякова по составлению эскизов таблиц хода роста лиственницы (по материалам А.Л. Биркенгофа) и произведенное Н.П. Кузнецовым исследование физико-механических свойств древесины основных пород Камчатки по образцам, доставленным участниками комплексной экспедиции. Обе работы опубликованы в приложении к монографии А.Л. Биркенгофа (1938).

Существенным достижением геоботаников экспедиции явилась разработанная Л.Н. Тюлиной (1936а) эколого-фитоценотическая классификация растительности Западной Камчатки. Ею описаны сообщества каменноберезняков, белоберезняков, ольховников, пойменных лесов, лугов и тундр на западном побережье, впервые проанализированы вопросы их динамики. Н.В. Павлов (1937) для Большерецкого района, а С.Ю. Липшиц (1937) — для Мильковского района выделили основные группы растительных ассоциаций и установили их вертикальное распространение. Недостатком этих работ является полное отсутствие таксационной характери-

стики древесного яруса. В результате проведенных исследований в целом изучены биология и экология древесных пород, уточнено их распространение на полуострове, разработана первая классификация лесной растительности, положено начало изучению лесовосстановительных процессов. А.Л. Биркенгоф (1938, 1940), так же как и предшествующие исследователи (Корниенко, 1928, 1930; Карев, 1931, 1933), отмечали хорошее возобновление лиственницы по гарям и сплошным вырубкам и крайне неудовлетворительное ее возобновление под пологом материнских древостоев. Большинство исследователей (Корниенко, 1930; Биркенгоф, 1938, и др.) указывали на весьма распространенное в лиственничных лесах Камчатки, особенно в условиях хорошего увлажнения, внедрение под полог лиственничных древостоев елового подроста, проникающего постепенно в первый ярус и приводящего, таким образом, к смене пород. Было показано, что процессы естественного возобновления основных древесных пород в различных условиях идут крайне неравномерно.

Таким образом, материалы Камчатской комплексной экспедиции АН СССР явились важной вехой в изучении растительного покрова полуострова и до сих пор не утратили своего значения. В связи с идущим активным промышленным освоением обследованных экспедицией девственных территорий и необходимостью ведения геоботанического мониторинга растительного покрова ценность этих материалов в наши дни многократно возрастает.

К этому же периоду относятся работы по изучению торфяников Камчатки, проводившиеся в 1929–1930 гг. Поисково-разведочной геологической экспедицией АКО Наркомрыбпрома СССР под руководством Г.А. Дягилева, в 1931–1932 гг. — Экспедицией Всесоюзного института торфа (ВНИИТП) под руководством М.И. Нейштадта. Экспедицией ВНИИТП была дана общая характеристика растительного покрова ряда торфяных болот западного побережья и района Петропавловска-Камчатского, ее материалы частично опубликованы (Нейштадт, 1936а, б; Нейштадт, Короткина, 1936, и др.). Исследования Камчатской научно-исследовательской торфяной станции (КНИТС), проводившиеся в 1938–1948 гг., посвящены инвентаризации торфяных месторождений полуострова, с общей характеристикой растительности торфяных болот. Материалы КНИТС сохранились в архиве Государственного геологического фонда в виде машинописного отчета (Бокитько, 1949).

**Послевоенный этап.** После Великой Отечественной войны в научных исследованиях растительности Камчатки наступил длительный перерыв, вызванный отсутствием специалистов на полуострове. После Камчатской комплексной экспедиции АН СССР 1935–1936 гг. в течение почти 25 лет геоботанических и лесоводственных работ на Камчатке практически не проводилось. Это время характеризуется расширением промышленного использования лесных ресурсов полуострова и проведением вызванных его нуждами лесочучетных работ. Многолетний перерыв в лесоводственных исследованиях восполняет работа Г.Ф. Старикова и П.Н. Дьяконова «Леса полуострова Камчатки» (1954), в которой использованы ма-



териалы довоенного изучения лесной растительности. П.Н. Дьяконов, длительное время работавший на Камчатке, приводит ряд новых наблюдений по биологии древесных пород, их семеношению, естественному возобновлению, а также лесохозяйственные рекомендации по способам рубок главного пользования.

В 1957 г. в Петропавловске-Камчатском состоялась выездная сессия Комиссии по проблемам Севера СОПС АН СССР, наметившая перспективы научных исследований на полуострове. В соответствии с рекомендациями Комиссии постановлением Президиума АН СССР 1 января 1959 г. была организована стационарная Камчатская комплексная экспедиция (ККЭ) СОПС АН СССР (1959–1961 гг.), сыгравшая важную роль в изучении ресурсного потенциала Камчатской области и формировании ее научной базы. В работе ККЭ участвовали специалисты шести институтов АН СССР, работали 13 полевых отрядов и один полевой стационар в пос. Козыревск. Постоянный штатный состав экспедиции насчитывал 60 человек. В работе экспедиции принимали участие геоботаники Б.А. Тихомиров, Н.Е. Кабанов, К.Д. Степанова, лесотипологи В.Г. Турков и В.А. Шамшин, почвоведы И.А. Соколов, С.В. Зонн, В.О. Таргульян, Л.О. Карпачевский и др.

По итогам трех лет работы экспедиции (1959–1961 гг.) были опубликованы фундаментальные научные работы по всем направлениям исследований, создана база для организации научных учреждений на полуострове. В результате в 1962 г. были основаны Институт вулканологии СО АН СССР и Камчатская лесная опытная станция ДальНИИЛХ. Большой вклад в изучение лесов Камчатки внесли работы Лесоводственного отряда ККЭ под руководством Н.Е. Кабанова и С.В. Зонна. В сборнике трудов отряда (Леса Камчатки..., 1963) Н.Е. Кабановым разработана типология лиственничных лесов Центральной долины Камчатки, В.Г. Турковым и В.А. Шамшиным (1963а, б) дано лесоводственное описание каменноберезовых древостоев и пихтовой рощи. Фенологические исследования обобщены И.Н. Елагиним (1963). В.Г. Турковым рассмотрены особенности естественного возобновления древесных пород. По материалам экспедиции В.Г. Турковым (1964а, б) дана краткая характеристика основных типов лиственничных, еловых, пихтовых и каменноберезовых лесов полуострова. В монографии С.В. Зонна и др. (1963) кратко охарактеризованы почвы под основными типами лиственничников, ельников, березняков, ольховых и кедровых стлаников, приведены данные о глубине промерзания почв под лесными сообществами и о динамике их влажности. В 1959 г. в лесах Козыревского и Толбачинского лесничеств работала группа лесоводов Сибирского технологического института, исследовавшая естественное возобновление на вырубках.

Детальные стационарные исследования структуры и динамики лесных сообществ Центральной Камчатки были продолжены сотрудниками Камчатской ЛОС (А.В. Абатуровым, В.А. Афанасьевым, В.В. Вакуленко, Д.Ф. Ефремовым, Л.С. Ефремовой, В.А. Нестеровой, В.Г. Турковым, В.А. Шамшиным и др.). Наблюдения за микроклиматом в лесных сообществах обобщены в ряде работ (Абатуров, Ефремов, 1965; Абатуров, 1971; Абатуров, Нестерова, 1971). Изучение типологии и

динамики лиственничников продолжено в работах Д.Ф. Ефремова (1969, 1973а, б, в) и др. В 1957–1965 гг. маршрутные исследования луговой растительности Камчатки проводила К.Д. Степанова (1962, 1965, 1985 и др.). В 1970–1972 гг. стационарные эколого-биологические исследования луговых сообществ в окрестностях с. Пушино проводили сотрудники Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР В.Л. Морозов, Г.А. Белая и Н.Н. Качура (Морозов, 1980; Морозов, Белая, 1988). В 1969 г. на юге Камчатки и о. Карагинский работала экспедиция Главного ботанического сада АН СССР. Результаты ее исследований представлены в ряде работ (Плотникова, Трулевич, 1974, 1975; Трулевич, Плотникова, 1974).

Новым этапом в изучении растительного мира Камчатки явилось создание в 1970 г. Дальневосточного научного центра АН СССР (ДВНЦ), что способствовало расширению ботанических исследований на полуострове и в материковой части области. В 1970–1971 и 1974–1976 гг. ботаническими отрядами Биолого-почвенного института ДВНЦ проведены флористические исследования в районах Северной Корякии, на о. Карагинском и о. Верхотурова. В результате обработки обширного материала, осуществленной под руководством С.С. Харкевича, подготовлен «Определитель сосудистых растений Камчатской области» (1981). В 1971–1973 гг. лесоводственно-географическое и типологическое изучение еловых лесов Камчатки проводили Ю.И. Манько и В.П. Ворошилов с сотрудниками. Ими дана характеристика ельников, установлен их типологический состав, сделаны описания наиболее распространенных типов еловых лесов, выявлены особенности структуры и возрастной динамики еловых древостоев, изучено естественное возобновление ели под пологом леса и на нарушенных местообитаниях (Манько, Ворошилов, 1978; Сидельников, 1982, и др.). Ю.И. Манько с сотрудниками также проводили исследования по влиянию современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов (Манько, 1974а, б, 1980; Манько, Сидельников, 1979, 1982, 1989; Сидельников, Шафрановский, 1981, 1983; Сидельников, 1987, и др.).

#### **1.4. Период детальных геоботанических исследований (с 1974 г.)**

Новый период в изучении растительного покрова Камчатки связан с исследованиями Ю.Н. Нешатаева и его учеников. В середине 70-х гг. ими были начаты работы по детальному изучению растительного покрова охраняемых территорий Камчатки и его крупномасштабному картографированию. Проведение детально-маршрутных геоботанических исследований было необходимо для уточнения и ревизии результатов прежних исследований, подробной характеристики флористического состава и структуры растительных сообществ, выделения новых формаций и ассоциаций, описания новых синтаксонов и изучения закономерностей их пространственного размещения и географического распространения для целей разработки единой эколого-фитоценотической классификации растительности полуострова.

В 1974–1978 гг. на территории Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка) работала Камчатская экспедиция кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета под руководством Ю.Н. Нешатаева. Начиная с 1976 г. в работах экспедиции принимала участие автор настоящей книги. Среди материалов экспедиции более 2500 полных геоботанических описаний сообществ лиственныхничников, камменноберезняков, пойменных лесов, сообществ кедрового и ольхового стланика, горных и приморских тундр, лугов, выполненных на опорных геоботанических профилях. Всего было заложено свыше 200 км геоботанических профилей. Материалы обработаны автором и другими участниками экспедиции (М.А. Балмасовой, И.Н. Голубицкой, С.Ю. Гришиным, В.Ю. Ильяшенко, В.Ю. Нешатаевым, Г.Ю. Фет, Н.Н. Хабаровой, В.Н. Храмцовым). Результаты исследований опубликованы в коллективной монографии (Растительность..., 1994) и ряде работ (Нешатаева, 1983а, б, 1987, 1988а, б, 1994а, б; Нешатаев, 1984; Нешатаев, Нешатаева, 1985; Нешатаев В., 1987, и др.). По результатам экспедиции составлена карта растительности Кроноцкого заповедника (М 1 : 100 000) и разработана легенда к ней.

В 1984–1986 гг. исследования растительности полуострова были продолжены Камчатским геоботаническим отрядом I Полярной комплексной экспедиции БИН АН СССР (под руководством автора) в Центральной долине Камчатки, Южно-Камчатском заказнике, районах Срединного хребта, северо-западе (Усть-Тигиль, мыс Бабушкина) и северо-востоке (пос. Оссора) полуострова и о. Карагинский. В работе отряда принимали участие геоботаники И.В. Коновалова, В.Н. Храмцов, Я.Л. Пааль, И.Н. Фадеев и А.А. Дегтярев. По результатам полевых исследований были защищены кандидатская диссертация В.Ю. Нешатаевой «Формация кедрового стланика на Камчатке» (Нешатаева, 1988а), дипломная работа И.Н. Фадеева «Приморские луга Восточной и Западной Камчатки» (Нешатаева, Фадеев, 1988) и опубликована серия статей.

В 1990–1991 гг. Камчатским геоботаническим отрядом продолжено изучение растительности Южно-Камчатского заказника (в районе Нижне-Кошелевских термальных источников) и северо-восточной Камчатки (пос. Оссора, басс. р. Карага). В работе отряда принимали участие геоботаники В.Ю. Нешатаев, И.Н. Фадеев, А.А. Оскольский, флористы Н.А. Шаульская и В.В. Якубов, бриолог И.В. Чернядьева, лишенолог А.А. Добрыш и др. По результатам исследований была составлена крупномасштабная геоботаническая карта центральной части Южно-Камчатского заказника, опубликованы серия статей и коллективная монография (Флора и растительность..., 2002).

В 2001–2005 гг. исследования растительности полуострова были продолжены маршрутной группой Ботанического института РАН с участием автора, бриологов И.В. Чернядьевой и В.А. Бакалина, лишенологов Д.Е. Гимельбранта и Е.С. Кузнецовой, геоботаников М.П. Вяткиной, В.Ю. Нешатаева и О.А. Чернягиной. Исследования проводились в районах Центральной, Западной и Южной Камчатки. Особое внимание уделялось изучению коренных старовозрастных лесов (камен-

ноберезовых, еловых, лиственничных и пойменных), сообществ на вулканогенных субстратах и термофильных группировок в окрестностях горячих источников. Опубликованы серии статей.

Таким образом, в период с 1974 по 2007 г. автором проведено 15 полевых сезонов на Камчатке в составе 4-х геоботанических экспедиций. Обработаны геоботанические материалы, собранные в течение 17 полевых сезонов и охватывающие практически все районы полуострова. Кроме наших экспедиций в эти же годы на Камчатке работали и другие геоботаники из различных организаций. Л.И. Рассохина, О.А. Чернягина и А.Т. Науменко (Кроноцкий заповедник) исследовали лиственничники в районе Кроноцкого озера, структуру пихтовых древостоев Пихтовой рощи и термофильные группировки Долины гейзеров (Науменко, 1981, 1982; Науменко, Чернягина, 1982; Рассохина, Чернягина, 1982; Науменко и др., 1986; Рассохина, Науменко, 1986; Рассохина, 2002, и др.). С.Ю. Гришин с сотрудниками (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) исследовали структуру верхней границы леса в Ключевской группе вулканов (Гришин, 1987, 1988а, б, 1993, 1996) и сукцессии растительности на вулканогенных отложениях (Гришин, 1992; Grishin, 1994, 1995; Grishin et al., 1996, 2000; Гришин и др., 1997; Гришин и др., 2000; del Moral, Grishin, 1996, и др.). О.А. Чернягина (КФ Тихоокеанского института географии ДВО РАН) изучала флору и растительность окрестностей термальных источников (Чернягина, Рассохина, 1990, 1991; Чернягина, 2000; Чернягина и др., 2003, и др.). М.П. Вяткина с соавторами (КФ ТИГ ДВО РАН) исследовали растительность окрестностей современных ледников (Хоментовский и др., 2000; Вяткина и др., 2004, и др.). П.В. Крестов с соавторами (БПИ ДВО РАН) изучал сообщества еловых лесов (Krestov, Nakamura, 2002; Krestov, 2003) и субальпийскую растительность Ключевской группы вулканов (Nakamura et al., 2003). Исследования растительности болот Камчатки проводила М.С. Боч (Боч, Мазинг, 1979; Боч, 1983; Botch, 1995).

Несмотря на то, что растительный покров полуострова изучался более 300 лет, его инвентаризация и классификация до сих пор еще не проведены полностью. Критическое изучение и обобщение накопленных литературных и фондовых геоботанических материалов, а также результатов полевых исследований последних лет, полученных как нашими экспедициями, так и сотрудниками других научных учреждений, позволяют более полно выявить синтаксономическое разнообразие сообществ полуострова, закономерности их географического распространения и экологической приуроченности, изучить особенности их состава, структуры и динамики.

Дальнейшее, более детальное изучение растительных сообществ полуострова необходимо проводить уже с использованием стационарных методов исследования растительности и с привлечением большого круга специалистов.

## Глава 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

Полуостров Камчатка расположен на крайнем востоке Евразии между 50°52' и 60°52' с.ш. и 155°34' и 164°00' в.д. Это второй по величине полуостров Российской Федерации: его площадь составляет 350 000 кв. км. Общая протяженность его с севера на юг составляет 1200 км, наибольшая ширина — 480 км. Северная граница, отделяющая его от материковой части Камчатской области, проходит по линии бухта Рекинники — залив Анапка. На севере полуостров Камчатка граничит с Корякским нагорьем.

### 2.1. Рельеф и геология

Рельеф Камчатки чрезвычайно разнообразен. На полуострове представлены тектонический, структурно-вулканический, аккумулятивный и другие типы рельефа. Геоморфологические зоны вытянуты в меридиональном направлении. Тектоническую структуру полуострова, расположение вулканов, рисунок гидрологической сети, характер береговой линии, общую форму полуострова определяют крупные разломы, вытянутые в северо-восточном и северо-западном направлении. Кроме них в Восточно-Камчатских горах существует ряд коротких разломов широтного направления, связанных с направлением Алеутской тектонической дуги. Четко выражены в рельефе сбросы, ограничивающие восточный склон Срединного хребта и западный склон Восточного хребта. Кроме того, в вулканических районах отмечены многочисленные современные трещины. Тектонические движения активно продолжаются, обуславливая высокую сейсмичность полуострова и современный вулканизм (Любимова, 1961; Пармузин, 1967; Мелекесцев и др., 1970; Мелекесцев, 1974а, б). Тектоническое строение полуострова определяет расположение гидрологической сети: речные долины Центральной и Восточной Камчатки ориентированы так же, как и основные тектонические линии. Ряд крупных озер (Курильское, Кроноцкое) расположены в кальдерах. Поперечные долины рек также имеют тектоническое происхождение (реки Быстрая, Банная, Кроноцкая, Озерная и др.).

Восточный берег Камчатки изрезан многочисленными заливами, бухтами, фиордами, разделенными скалистыми полуостровами, крупнейшие из них — Шипунский, Кроноцкий, Камчатский и Озерной. Полуострова восточного побережья глубоко вдаются в океан: во время постплиоценовой трансгрессии они яв-

лялись островами (Власов, Чемяков, 1950; Бобыкина, 1976). Полуострова отличаются среднегорным рельефом.

Частью Курило-Камчатской вулканической дуги является Восточная вулканическая область Камчатки, тянущаяся вдоль Тихоокеанского побережья и по берегу Берингова моря. Здесь преобладают молодые вулканические образования последнего ледникового возраста, развит типичный вулканический ландшафт: высокие вулканические плато, сложенные пирокластическим материалом, лавами, туфами, на которых возвышаются вулканические постройки — конусы, купола, кальдеры. Восточно-Камчатские горы — наиболее молодые на полуострове, среди них насчитывается 23 действующих вулкана, самый крупный из них — Кроноцкая сопка (его высота 3528 м).

В центральной части полуострова тянутся две параллельные горные цепи — Восточный и Срединный хребты. Восточный хребет образован системой горных цепей, ориентированных в северо-восточном направлении: хребтами Ганальский, Валагинский, Тумрок, Кумроч. Они сложены в основном мезозойскими породами вулканогенной толщи. Горы складчато-глыбовые, альпийского типа. Многие исследователи определяют их возраст как раннечетвертичный (Власов, Чемяков, 1950; Любимова, 1961; Мелекесцев, 1974а, и др.). Срединный хребет, выгнутый в северо-восточном направлении, представляет собой «осевой стержень» Камчатки. Его средняя высота 1200–1400 м над уровнем моря, отдельные вершины — до 2000–2500 м. Центральная часть Срединного хребта представляет собой обширную, сильно расчлененную горную систему. Ее рельеф представлен альпийскими и среднегорными хребтами, столовыми горами, различными вулканическими сооружениями и лавовыми плато (с высотами 800–1000 м), расчлененными долинами рек. Горная система Срединного хребта отделена от Козыревского и Быстринского хребтов крупным разломом, по которому протекают реки Анавгай и Быстрая. Ширина долины достигает нескольких километров, отмечено несколько уровней речных и водно-ледниковых террас. Средняя высота Козыревского и Быстринского хребтов 1700–2000 м. Они имеют денудационно-вулканогенно-тектоническое происхождение и включают ряд четвертичных вулканических построек. Кроме того, в рельефе хорошо выражены аккумулятивные и скульптурные формы двух фаз верхнеплейстоценового оледенения (Брайцева и др., 1968). Существенную роль в преобразовании рельефа играли сеймотектонические обвалы, обусловившие широкое распространение каменных осыпей и россыпей (Камчатка..., 1974). Резко расчлененный рельеф восточных макросклонов хребтов сменяется увалисто-холмистым рельефом предгорий. По мере приближения к долине р. Камчатки холмистые предгорья постепенно переходят в пологонаклонную равнину, образованную аллювиальными, озерными и флювиогляциальными отложениями. Южная часть Срединного хребта отличается альпийскими формами рельефа, в средней и северной частях преобладает сглаженный среднегорный рельеф.

Центральная Камчатская депрессия (ЦКД) представляет собой грабен-синклинали, лежащий между складчатыми структурами Срединного и Восточного

хребтов, заполненный мощной толщей четвертичных отложений. Мощность их чехла в районе села Мильково достигает 600 м (Брайцева, Мелекесцев, 1966, 1974). В среднем толща четвертичных отложений в ЦКД составляет около 120 м (Кушев, Ливеровский 1940; Пармузин, 1967). Особенности геологического строения и формирование рельефа ЦКД в четвертичное время определялись в основном вулканической деятельностью и экзогенными процессами (Брайцева и др., 1968; Камчатка..., 1974). Характерными формами рельефа района являются аккумулятивные равнины и вулканические плато с возвышающимися над ними конусами вулканов. Практически все формы рельефа имеют верхнеплейстоценовый и голоценовый возраст, более древние образования погребены под толщами молодых отложений либо разрушены (Мелекесцев и др., 1970). Древние лавовые потоки, достигающие современного русла р. Камчатки, перекрыты мощным плащом аллювиальных, вулканогенно-пролювиальных и флювиогляциальных отложений (Малинин, 1981). Восточной границей депрессии является западный макросклон Ключевской группы вулканов.

По правому берегу р. Камчатки развиты обширные флювиогляциальные аккумуляторные равнины, образованные потоками рыхлого вулканогенного материала, сносимого тальми водами и дождями со склонов Ключевской группы вулканов (сухими речками). Сухие речки — это временные водотоки, стекающие со склонов вулканов. Эти водотоки не имеют постоянных русел, зачастую не доходят до р. Камчатка, теряясь в собственных наносах, они обычно безводны. Долины сухих речек иногда достигают 2–3 км ширины и имеют несколько террас. В средней части депрессии находится Ключевская группа вулканов, насчитывающая 12 вулканов, крупнейшим из которых является Ключевская сопка (4850 м над ур. моря). Вершины и склоны вулканов покрыты ледниками, языки которых спускаются до 2000 м, ниже тянутся лавовые и шлаковые поля. Западная часть депрессии представляет собой пологонаклонную равнину, переходящую в предгорья Срединного хребта. Формирование современного рельефа происходило здесь путем сглаживания положительных элементов рельефа. Левобережье р. Камчатка сложено мощными толщами флювиогляциальных, ледниковых и аллювиальных отложений, над которыми возвышаются останцы в виде невысоких холмов и увалов, сложенных андезитами и базальтами (Малинин, 1981).

Западно-Камчатская низменность — обширная заболоченная равнина, прорезанная многочисленными речными долинами. Поверхность низменности наклонена к Охотскому морю. В восточной части низменности, граничащей с подошвой Срединного хребта, тянется полоса увалов и холмов, переходящая в пологохолмистую равнину. Вдоль берега моря тянется плоская приморская низина. В северной части Западно-Камчатская низменность сменяется расчлененной холмисто-увалистой равниной, сложенной рыхлой толщей третичных отложений (Любимова, 1961).

Орографическое районирование Камчатки проводили Л.А. Гречишкин (1935), различавший на полуострове пять орографических районов (Западного побережья, Срединного хр., Центральной депрессии, Восточный вулканический, Восточ-

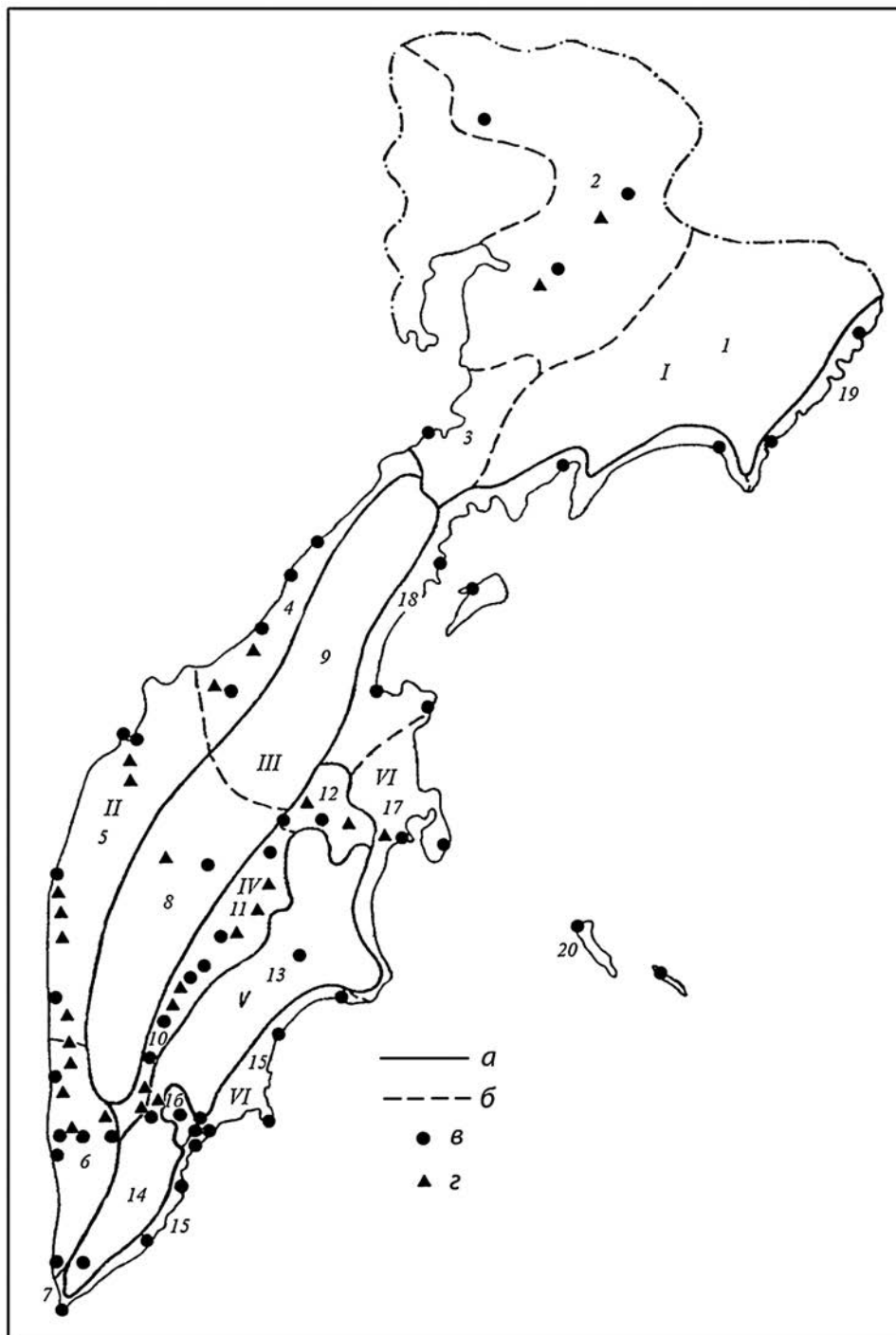
ный приморский) и А.В. Щербаков (1938), также выделявший пять орографических районов (Западную прибрежно-морскую низменность, Срединный хр., Восточный хр., Зону возвышенных плато и Центрально-Камчатскую депрессию), но с другими названиями и в иных границах. В работе «Геоморфологическое районирование СССР» (1947), выполненной под руководством К.К. Маркова, в основу схемы районирования (М 1 : 10 000 000) положены типологический (морфолого-генетический) и региональный признаки. В качестве наиболее крупных региональных единиц приняты провинции, отвечающие цельным геоструктурам. В пределах провинций по сходству рельефа выделены области, подобласти и районы. Камчатско-Корякская провинция вулканических гор и межгорных впадин включает пять геоморфологических областей, среди них — особая область Камчатских вулканических гор. Детальное геоморфологическое районирование Центральной Камчатской депрессии предложено С.Л. Кушевым и Ю.А. Ливеровским (1940). Схема геоморфологического районирования Камчатской области (включая северную Корякию) разработана Г.М. Власовым и Ю.Ф. Чемяковым (1950), выделявшими геоморфологические зоны в границах тектонических разломов. Ими выделено семь геоморфологических зон: I — Западная среднегорная, II — Западная равнинная, III — Срединного и Корякского хребтов, IV — Центральная Камчатская депрессия, V — Восточная зона складчатых хребтов, VI — Восточная вулканическая, VII — Восточная приморская. Геоморфологические районы выделены по характеру субстратов, подрайоны — по наиболее крупным орографическим элементам.

## 2.2. Климат

По климатическому районированию СССР Камчатка относится к дальневосточной муссонной области (Григорьев, Будыко, 1959; Пармузин, 1967; Борисов, 1967, 1970), однако ряд авторов выделяет ее в самостоятельную область (Алисов, 1957, 1969; Ляхов, 1961, 1963; Кондратюк, 1974, и др.).

По климатическому районированию Г.Т. Селянинова, разработанному в 1955 г., в основу которого положены условия увлажнения и континентальности, Камчатка относится к Охотской провинции умеренного агроклиматического пояса. Иная схема климатического районирования предложена Н.Н. Ивановым (1959), которым выделены циркуляционные климатические зоны, подразделенные на секторы в зависимости от преобладания океанических или материковых воздействий. Полуостров Камчатка относится к Камчатско-Курильской области Тихоокеанского сектора зоны умеренных широт. В основу климатического районирования Б.П. Алисова (1957, 1969) положены различия в режимах инсоляции и циркуляции атмосферы, высота над уровнем моря. Камчатка отнесена им в самостоятельную климатическую область. А.А. Борисов (1967, 1970, 1975) относит Камчатку к области умеренно холодного муссонного климата (на основании господствующих ветров).





Детальное климатическое районирование Камчатской области разработано В.И. Кондратюком (1974). Он выделяет полуостров Камчатка в самостоятельную Тихоокеанскую лесную область, обосновывая это главным образом спецификой циркуляционных процессов. По характеру воздействия климатообразующих процессов на полуострове Камчатка им выделено пять климатических подобластей, хорошо различающихся по условиям атмосферной циркуляции и радиационному режиму: 1) Западная подобласть, 2) Подобласть Срединного хребта, 3) Подобласть Центрально-Камчатской межгорной депрессии, 4) Восточная горно-вулканическая подобласть и 5) Восточная приморская подобласть. Подобласти подразделены на 15 климатических районов, различающихся по климатическим условиям в прибрежных и удаленных от побережий участках территории полуострова (рис. 1). Северная климатическая граница полуострова Камчатка проходит по юго-западным склонам Корякского нагорья и северным склонам Срединного хребта (Кондратюк, 1974). Основными причинами различий западного и восточного побережий являются неодинаковое тепловое воздействие Берингова и Охотского морей и Тихого океана (рис. 2), а также особенности сезонной циркуляции атмосферы (Сверлова, 1971; Кондратюк, 1974). Характерные для муссонного типа климата резкие различия в распределении осадков, облачности, влажности по сезонам на Камчатке не выражены (рис. 3). Вулканическая деятельность также оказывает большое влияние на климат Камчатки (Пармузин, 1967; Соколов, 1973; Манько, Сидельников, 1989, и др.), уменьшая количество солнечной радиации до 30% от нормального, что является следствием выброса в атмосферу значительного количества пирокластического материала.

### Западная климатическая подобласть

Климат подобласти характеризуется как морской умеренный, холодный. Зима продолжается 5–6 месяцев, она малоснежная и холодная. Лето прохладное. Рай-

Рис. 1. Климатические районы Камчатки (по: Кондратюк, 1974).

*a* — границы подобластей, *b* — границы районов, *в* — станции, *г* — посты; *I* — северная подобласть, *II* — западная подобласть, *III* — Срединный хребет, *V* — восточная горно-вулканическая подобласть, *VI* — восточная приморская подобласть: *1* — Корякское нагорье, *2* — Пенжинская низменность, *3* — Рекиникская низменность, *4* — северо-западное побережье, *5* — западное побережье, *6* — юго-западное побережье, *7* — крайний юго-запад, *8* — Южный район, *9* — Северный район, *10* — Верхнекамчатский (Ганальский) район, *11* — Среднекамчатский район, *12* — Нижнекамчатский район, *13* — Восточный горно-вулканический район, *14* — Южный вулканический район, *15* — юго-восточное побережье, *16* — Авачинская низменность, *17* — Камчатский район, *18* — северо-восточное побережье, *19* — Корякское побережье, *20* — Командорские острова.

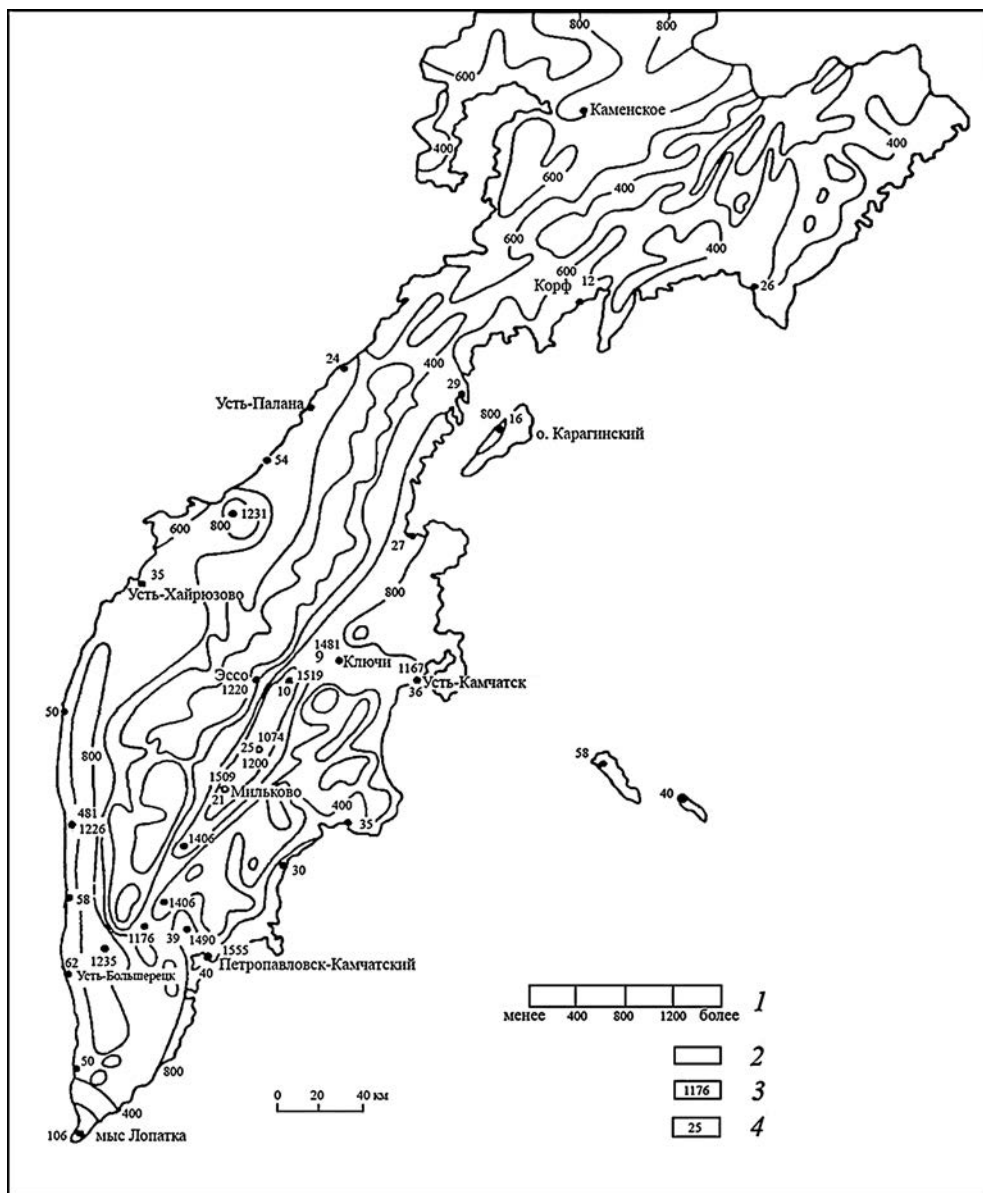


Рис. 2. Карта теплообеспеченности Камчатки (по: Шамшин, 1999).

1 — изотермы сумм температур воздуха более 10 °С за год; 2 — устойчивый период с температурой воздуха более 10 °С отсутствует; 3 — сумма температур воздуха более 5 °С за год; 4 — количество дней с туманом с апреля по октябрь.

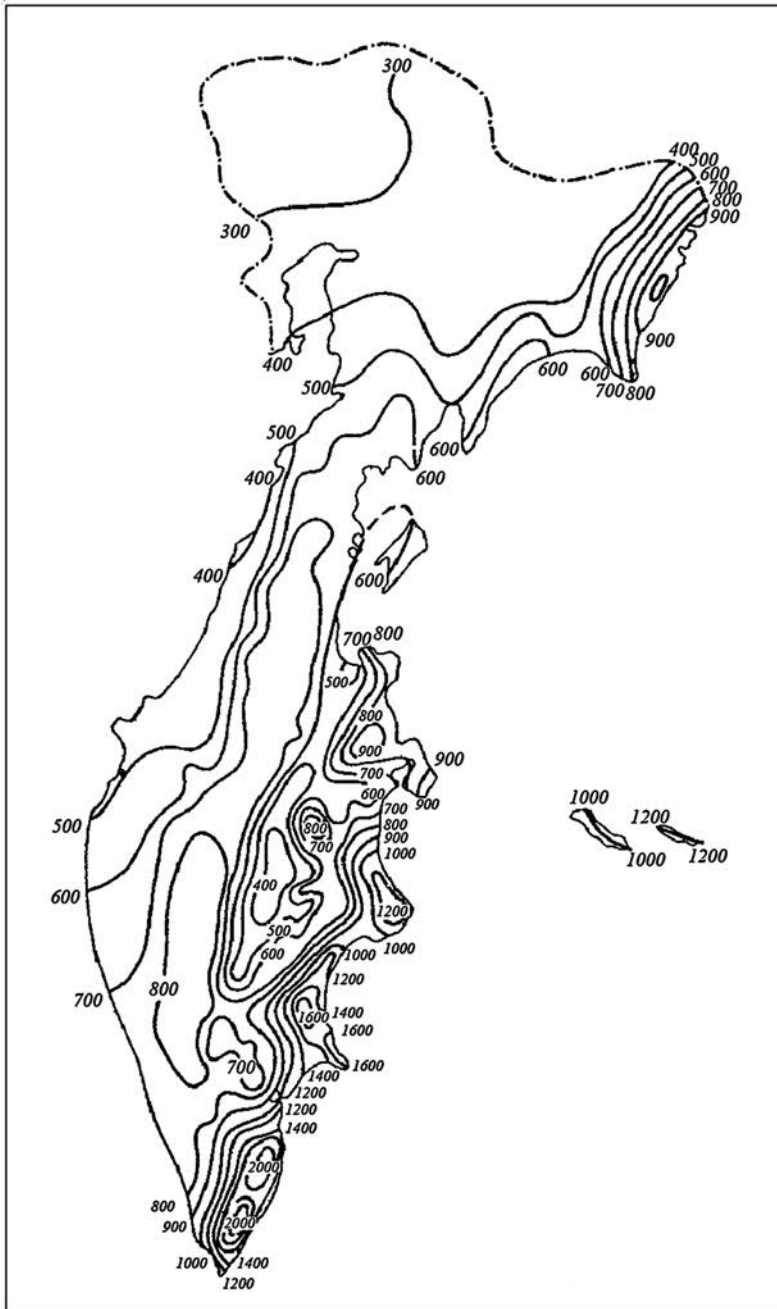


Рис. 3. Распределение среднегодового количества осадков (мм) (по: Кондратюк, 1974).

он северо-западного побережья характеризуется суровым климатом: годовая сумма осадков здесь 350–450 мм, годовая амплитуда температур составляет 25–28 °С. Средняя температура февраля –16–18 °С, абсолютный минимум –45–50 °С. Преобладают восточные ветры. Низкие температуры, невысокий снежный покров (35–45 см) и небольшое количество осадков способствуют сохранению в районе вечной мерзлоты. Лето короткое (40 дней), сырое. Средняя температура августа +10 °С, число дней с туманом 25–35 (за лето). Причина прохладного лета — частые выносы низкой облачности и туманов с Охотского моря.

**Район западного побережья** (центральная часть Западно-Камчатской равнины) характеризуется продолжительной, холодной и малоснежной зимой и относительно теплым летом. Климат здесь морской, умеренный. Годовое количество осадков 500–700 мм, годовая амплитуда температур 25–30 °С. Зима продолжается 160–170 дней, средняя температура февраля составляет –15–18 °С, абсолютный минимум –45 °С. Высота снежного покрова на защищенных участках достигает 65–85 см, поэтому на юге района (к югу от р. Ича) вечная мерзлота отсутствует. Лето прохладное, продолжается около двух месяцев. Средняя температура августа +11–12 °С, абсолютный максимум достигает +30 °С. Безморозный период длится 90–120 дней, на почве — 70–80 дней. Велика повторяемость туманов — 10–15 дней в месяц.

**Район юго-западного побережья** характеризуется морским умеренным климатом, что связано с незамерзающим здесь Охотским морем и влиянием циркуляционных процессов Берингова моря. Годовое количество осадков составляет 700 мм, годовая амплитуда температуры воздуха 20–25 °С. Зима продолжается менее 5 месяцев, довольно снежная, умеренно холодная. Средняя температура февраля –12–14 °С, абсолютный минимум –40–45 °С. Высота снежного покрова достигает 60–80 см. Максимальная глубина промерзания почвы 35 см. Число дней с метелью 45–60. Лето продолжается около двух месяцев, безморозный период длится 3–4 месяца. Средняя температура августа составляет +12–13 °С. Повторяемость туманов 20 дней в месяц.

**Район крайнего юго-запада** (от пос. Озерновский до мыса Лопатка) характеризуется типично морским умеренным климатом и в наибольшей степени подвержен циклонической деятельности (Кондратюк, 1974). Зима здесь непродолжительная (около 4 месяцев), довольно теплая, пасмурная и ветреная. Средняя температура февраля –7 °С, часты метели и ураганные ветры. Общая продолжительность метелей за зиму 650 часов. Лето холодное, средняя температура августа +9–10 °С, вегетационный период продолжается всего 100–110 дней. Годовое количество осадков составляет 100–1200 мм. Июль – август отличаются наибольшей на Камчатке повторяемостью туманов и облачности — 25 дней в месяц. За год насчитывается до 100 дней с туманом (Научно-прикладной справочник..., 2001).

### **Климатическая подобласть Срединного хребта**

Срединный хребет выделяют в самостоятельную климатическую подобласть, в пределах которой различают южный и северный климатические районы (Кондратюк, 1974).

**Южный климатический район** (к югу от верховьев р. Тигиль) подразделяется на подрайоны западного и восточного склонов. Климат восточного склона значительно более континентальный, чем на западном склоне, близкий к климату Центральной Камчатской депрессии. Сумма осадков 300–400 мм в год, их максимум приходится на июль – август. Средняя температура января составляет –18–20 °С, июля +12–14 °С. Скорость ветра достигает 50 м/с. Высота снежного покрова составляет 100–150 см в защищенных долинах.

**Северный климатический район** (к северу от верховьев р. Тигиль) на восточном склоне подвержен большему влиянию Берингова моря, чем влиянию Охотского моря на западном (Кондратюк, 1974). Обычно на восточном склоне температура воздуха на 2–3 градуса выше, чем на западном. Годовая сумма осадков здесь составляет 600–800 мм, высота снежного покрова около 1,5 м. Зимой отмечаются оттепели и гололед. Летом на высотах около 900 м и ниже зачастую скапливается низкая облачность.

Климат восточной части Срединного хребта близок к умеренно континентальному климату Центральной Камчатской депрессии (Кондратюк, 1974). Осадков здесь выпадает 300–400 мм в год, их максимум приходится на июль-август. Средняя температура воздуха в январе составляет –18–20 °С, в июле +12–14 °С. Скорость ветра на восточном склоне достигает 50 м/с, изморозь наблюдается 60–70 дней в году. Высота снежного покрова в долинах достигает 1–1,5 м (Кондратюк, 1974; Научно-прикладной справочник..., 2001).

### **Климатическая подобласть Центральной Камчатской депрессии**

Климат Центрально-Камчатской межгорной депрессии характеризуется как умеренно континентальный, влажный (Кондратюк, 1974), подобласть делится на три района.

**Верхне-Камчатский (Ганальский) климатический район** отличается умеренно континентальным климатом с холодной зимой, прохладным коротким летом и годовой суммой осадков 700–800 мм. Средняя температура января –18–19 °С, абсолютный минимум достигает –50 °С, снежный покров превышает 1,5 м. Глубина промерзания почвы около 0,5 м, за зиму отмечается в среднем 30–40 дней с метелью. Лето продолжается менее 2-х месяцев. Средняя температура июля +13–15 °С, абсолютный максимум +35 °С, в течение всего вегетационного периода возможны заморозки.

**Средне-Камчатский климатический район** отличается более продолжительным летом. Климат района умеренно континентальный, влажный с холодной зи-

мой и теплым, продолжительным летом. Годовая сумма осадков составляет 300–400 мм. На теплый период приходится 170–200 мм осадков, зимой выпадает 150–250 мм. Средняя амплитуда температур достигает 35°. Средняя температура воздуха в декабре – январе –24 °С, часты морозы до –40 °С. Абсолютный минимум температуры воздуха –56 °С. Средняя температура воздуха в июле составляет +15–16 °С, в отдельные дни воздух прогревается до +30–35 °С. Абсолютный максимум равен +37 °С. Продолжительность безморозного периода составляет 67 дней. Сумма температур выше +10° за период активной вегетации равна 1200–1300°. Средняя высота снежного покрова обычно не превышает 1 м. Средняя глубина промерзания почвы составляет 90–100 см. Начало промерзания почв наблюдается в первой декаде октября, максимум — в апреле. Оттаивание почвы происходит медленно: островки сезонной мерзлоты исчезают лишь в июле. Средняя скорость ветра 1–2 м/с (Кондратюк, 1974). Подобные климатические особенности ЦКД сближают ее с климатом континентальных районов северо-восточной Сибири. Западные склоны вулканов Ключевской группы отличаются значительной континентальностью климата. Годовая сумма осадков составляет 300–400 мм, высота снежного покрова на вулканических плато от 0,7 до 1,5 м. Средняя температура января на 5–10° ниже, чем на восточных склонах, и составляет –18–22 °С (Кондратюк, 1974). Обилие осадков и низкие температуры способствуют развитию современного оледенения.

**Нижне-Камчатский климатический район** подвержен значительному воздействию Берингова моря и отличается более мягкой и снежной зимой и более прохладным, сырым и пасмурным летом, чем центральные районы долины р. Камчатка. Климат района умеренно континентальный, с продолжительной холодной зимой и довольно теплым летом. Для него характерны относительно низкие среднегодовые температуры воздуха (–1,3–2,4 °С), короткий безморозный период (около 70 дней). Средняя температура января –17–18 °С. Средняя температура июля +14–15 °С. Сумма среднесуточных температур воздуха более 10 °С за период активной вегетации составляет около 1200°. Продолжительность вегетационного периода 135 дней. Среднегодовое суммарное количество осадков составляет около 500–600 мм. Мощность снежного покрова достигает 80–100 см. Для начала вегетации характерны засушливые периоды и поздние весенне-летние заморозки (Кондратюк, 1974).

### **Восточная горно-вулканическая климатическая подобласть**

В пределах подобласти различают два климатических района, существенно различающихся климатическим режимом западных и восточных склонов.

**Восточный горно-вулканический климатический район** (севернее г. Петропавловск-Камчатский) характеризуется значительными различиями климатических условий восточных и западных склонов. На западных склонах Восточного хребта выпадает 300–400 мм осадков в год. На восточных — 1500 мм; высота

снежного покрова на восточных склонах достигает 1,5–2 м. Восточные склоны характеризуются пасмурной, ветреной и дождливой погодой на протяжении всего года (Кондратюк, 1983). Обилие осадков и низкие температуры (средняя температура января  $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$ , июля  $+10\text{--}11\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) способствуют развитию современного оледенения. На восточных склонах хребтов ледники спускаются до 600–700 м, на Кроноцком полуострове — до 300–400 м. На западных склонах Восточного хребта и на вулканических плато климат более континентальный. Зима здесь на  $5\text{--}10\text{ }^{\circ}\text{C}$  холоднее, чем на восточных склонах. Летом часты дожди и грозы (Справочник по климату СССР, 1966–1968; Научно-прикладной справочник..., 2001).

**Южный вулканический климатический район** (от г. Петропавловск-Камчатский до мыса Лопатка) имеет сходные погодные условия на восточных и западных склонах вулканического нагорья, что связано с открытым положением и наветренностью обоих склонов. На восточных склонах выпадает максимальное для всей Камчатки количество осадков — 2500 мм в год. Для всего района на протяжении года характерны значительная облачность и высокий снежный покров (мощностью до 3 м). Высокая увлажненность, значительная облачность, обильные осадки и частые ураганные ветры создают в этом районе чрезвычайно неблагоприятные погодные условия. Влияние Тихого океана из-за небольшой ширины района прослеживается даже в удаленных от него долинах.

### **Восточная приморская климатическая подобласть**

Подобласть объединяет равнинные участки восточного побережья Камчатки на всем его протяжении. Климат восточного побережья в целом отличается более высокой температурой воздуха, большими суммами осадков, скоростью ветра и более пасмурной погодой, чем в других районах.

**Район юго-восточного побережья и Авачинской низменности** характеризуется наиболее мягкой зимой, довольно теплым летом. Климат района морской, влажный. Годовая сумма осадков 1000–1500 мм (в Авачинской низменности — 600–800 мм). Годовая амплитуда температур  $20\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Зима довольно мягкая, продолжается 4,5 месяца. Средняя температура января  $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$ , абсолютный минимум  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ , высота снежного покрова 1,5–2 м, а в низинах и долинах более 3 м. Повторяемость метелей составляет 40–60 дней за зиму. Лето длится 2,5 месяца (в Авачинской низменности 3 месяца), средняя температура августа  $+12\text{--}13\text{ }^{\circ}\text{C}$ , сумма температур за период активной вегетации 700–1000  $^{\circ}\text{C}$ , абсолютный максимум составляет  $+32\text{ }^{\circ}\text{C}$  (в Авачинской низменности  $+36\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Безморозный период продолжается около 4 месяцев. Нередки низкая облачность и туманы (до 30–50 дней за лето). Авачинская низменность характеризуется большей континентальностью климата, поскольку она, по отношению к влажным морским ветрам, расположена в орографической тени, создаваемой Авачинской группой вулканов.

**Усть-Камчатский климатический район** (от мыса Кроноцкого до мыса Озерного) характеризуется морским, умеренно влажным климатом. Годовая сум-



ма осадков 800–900 мм, годовая амплитуда температур 20–25 °С, зима холодная и менее снежная, чем на юго-восточном побережье. Средняя температура февраля здесь –10–11 °С, средняя температура августа +14–15 °С, сумма температур за период активной вегетации 500–800 °С.

**Район северо-восточного побережья и острова Карагинский** характеризуется морским, сравнительно холодным климатом. Годовая сумма осадков составляет 450–650 мм. Зима холодная, продолжается около 6 месяцев. Средняя температура февраля –14–16 °С, нередки дни со среднесуточной температурой –25 °С, зимой характерны сильные ветры (со скоростью более 10 м/с). Высота снежного покрова не превышает 1–1,5 м. Лето короткое, прохладное. Средняя температура августа +12 °С, часты туманы и низкая облачность. Сумма температур за период активной вегетации составляет 700–800 °С.

Таким образом, на территории полуострова Камчатка выделено 5 климатических подобластей, резко отличающихся по условиям циркуляции воздушных масс и радиационному режиму. Вследствие большой меридиональной протяженности полуострова климатические условия в южных и северных частях каждой из подобластей заметно отличаются, поэтому в пределах подобластей выделяют 15 климатических районов. Описанные климатические подобласти и районы хорошо согласуются с физико-географическими областями и округами (Любимова, 1961; Сочава, 1962а; Куницын, 1963а, б; Пармузин, 1967).

### 2.3. Почвы

Согласно схеме почвенно-географического районирования СССР (1962), почвенный покров Камчатки относится к *Лугово-лесной зоне* дерновых лесных грубогумусных почв *Дальневосточной таежно-лугово-лесной области*. В пределах этой зоны выделено три равнинных почвенных провинции: **Восточно-Камчатская провинция** дерновых лесных кислых грубогумусных почв, **Западно-Камчатская провинция** дерновых лесных кислых грубогумусных оподзоленных и болотных почв и **Центрально-Камчатская провинция** дерновых лесных оподзоленных и дерновых лесных слаборазвитых почв. В пределах Дальневосточной таежно-лугово-лесной области выделяется также **Камчатская горная провинция**.

Своеобразие почвенного покрова Камчатки тесно связано с современным вулканизмом (Безайс, 1911; Ливеровский, 1940, 1959; Зонн и др., 1963; Соколов, 1973, и др.). Субстратом для почвообразования служат рыхлые вулканокластические отложения. Вулканические извержения сопровождаются засыпанием поверхности почвы вулканическим песком, шлаком, пемзой, пеплом слоем до нескольких десятков сантиметров, при этом происходит погребение образовавшихся ранее генетических горизонтов. Погребенные горизонты утрачивают свои функции и приобретают свойства, соответствующие их новому положению в профиле (Зонн и др., 1963; Соколов, 1973). Мощность почвенного профиля под влияни-

ем пеплопадов нарастает, причем самыми молодыми, наименее измененными почвенными процессами оказываются верхние горизонты (Соколов, 1973; Малинин, 1981). В этих условиях почвообразование происходит под влиянием сочетания зональных факторов почвообразования и химизма свежего вулканического материала. В зависимости от частоты и интенсивности пеплопадов на полуострове различаются три зоны (Соколов, 1973):

1. *Зона интенсивных пеплопадов* — в окрестностях действующих вулканов, характеризуется частым и обильным выпадением вулканокластического материала. Влияние зональных факторов почвообразования ослаблено.

2. *Зона умеренных пеплопадов* — формирование почв происходит под воздействием зональных факторов, а также периодического выпадения вулканического пепла. В периоды затухания активной вулканической деятельности почвообразование возобновляется на свежих отложениях.

3. *Зона слабых пеплопадов* — значительно удалена от действующих вулканов. Почвообразование подчинено воздействию зональных факторов и не прерывается отложением больших количеств вулканического материала. В почвах имеется примесь вулканогенных минералов, которые вносят специфические особенности в минералогический и химический состав почв (рис. 4).

Косвенное влияние вулканизма на почвообразование проявляется также через другие факторы — растительность, рельеф, атмосферные осадки и др.

Почвы Камчатки являются весьма специфичными для Евразии. Их специфичность обусловлена сочетанием ряда факторов почвообразования, не встречающихся в других частях материка: холодным, избыточно влажным в приморских районах климатом, разнообразием рельефа, особенностями растительности, особыми почвообразующими породами вулканического происхождения. В мировом масштабе ближайшими аналогами условий почвообразования Камчатки являются в северном полушарии — Исландия, а также северо-западное побережье Америки

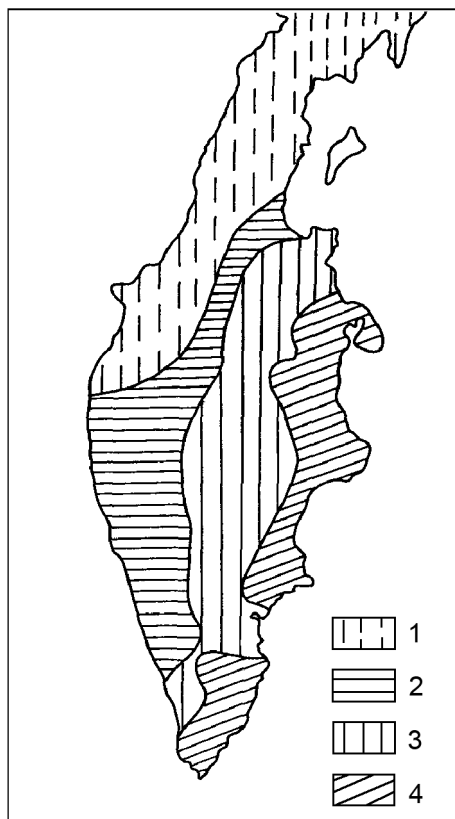


Рис. 4. Зоны интенсивности пеплопадов (по: Соколов, 1973).

1–4 — зоны пеплопадов: 1 — слабых, 2 — ослабленных, 3 — умеренных, 4 — интенсивных.

(Аляска) и северо-запад Канады; в южном полушарии — юго-запад Чили и Аргентины, Огненная Земля. Сложный рельеф, разнообразные климатические условия, активный современный вулканизм, характер растительности определяют высокую пестроту почвенного покрова полуострова.

Изученность почв Камчатки до настоящего времени остается далеко не полной. Ряд принципиальных вопросов почвоведения до настоящего времени являются дискуссионными: развитие подзолистых почв на вулканогенных отложениях, влияние пеплопадов на плодородие почв, диагностика и классификация вулканических почв. Наиболее изученными являются территории сельскохозяйственных угодий Центрально-Камчатской провинции, Восточно-Камчатской провинции (в пределах Авачинской низменности) и Западно-Камчатской провинции в бассейнах рек Большая, Быстрая и Плотникова. Для этих территорий составлены почвенные карты сельскохозяйственных угодий (М 1 : 25 000). Изученность почв горных районов крайне слабая, что обусловлено как сложностью почвенного покрова, так и немногочисленными, в основном маршрутными, исследованиями. В настоящее время для Камчатки известно 28 типов почв (Зонн и др., 1963; Соколов, 1967, 1973; Таргульян, 1971; Кочерьян, 1990; Классификация..., 1997; Казаков, 2000, 2002, 2004; Захарихина, 2001, 2004, и др.). Влияние активного вулканизма на формирование почвенного покрова Камчатки отмечают многие авторы (Соколов, 1973; Захарихина, Шоба, 2003; Захарихина, Литвиненко, 2008, и др.).

### Классификация почв Камчатки

Используя принципы классификации почв, разработанные Л.Л. Шишовым, В.Д. Тонконоговым и И.И. Лебедевой в Почвенном институте им. В.В. Докучаева РАСХН (Классификация..., 2004), Л.В. Захарихина (2001, 2004 и др.) выделяет на территории полуострова следующие типы и подтипы почв.

#### Ствол синлитогенные почвы

*Синлитогенные почвы* — это почвы, в которых почвообразование идет одновременно с аккумуляцией свежего минерального материала, которая препятствует развитию почвенного профиля, адекватного внешним факторам, и омолаживает субстрат. В пределах синлитогенных почв выделяются почвы пойм — *аллювиальные* (аккумуляция аллювиального материала) и почвы, формирующиеся под влиянием привноса пирокластического вулканического материала, — *вулканические*.

#### Отдел вулканические почвы

##### Тип охристые почвы

Подтипы: вулканические охристые типичные дерновые грубогумусовые  
вулканические охристые типичные крупносkeletalные  
вулканические охристые типичные оторфованные  
вулканические охристые типичные перегнойные

Тип аллювиальные вулканические почвы

Подтипы: аллювиальные вулканические оторфованные  
аллювиальные вулканические дерновые грубогумусовые

Отдел аллювиальные почвы

Тип аллювиальные типичные почвы

Подтипы: аллювиальные дерновые  
аллювиальные дерновые перегнойные  
аллювиально-луговые  
аллювиальные болотные

Отдел слаборазвитые почвы

Тип горно-тундровые почвы

Подтипы: горно-тундровые глеевые  
горно-тундровые гумусовые неоглеенные  
горно-тундровые дерновые мерзлотные  
горно-тундровые вулканические слоисто-пепловые

Ствол органогенные почвы

*Органогенные почвы* — включают почвы, профиль которых (весь или его бóльшая часть) состоит из органического материала, преимущественно торфа.

Отдел торфяные почвы

Тип торфяные верховые почвы

Подтипы: торфяные верховые типичные  
торфяные переходные типичные

Для характеристики основных типов почв, наиболее широко распространенных на территории полуострова, приведем краткие описания их характерных признаков.

### Отдел вулканические почвы

Вулканические почвы представлены двумя типами — охристые и аллювиальные вулканические. Особенности вулканических почв является слоистость и полигенетичность профиля, состоящего из двух и более наложенных друг на друга элементарных профилей, в каждом из которых выделяются органогенные горизонты и несколько четко диагностируемых слоев слабо трансформированных вулканических пеплов (табл. 1).

**Тип охристые почвы.** Охристые почвы наиболее широко распространены среди вулканических почв. Характерными морфологическими признаками охристых почв являются: полигенное строение профиля, наличие охристого иллювиально-метаморфического горизонта  $V_{mf}$ , перекрывающего материнскую породу. Этот горизонт располагается на глубине 20–40 см, его специфика определяется пирокластической природой субстрата, выраженным явлением псевдотиксотропии (выделением влаги при разминании структурных отдельностей) и аномально вы-

Таблица 1

Характеристики почвенных горизонтов в разрезе под лиственничником кустарниково-разнотравным в районе Козыревска (Центральная Камчатка)

Индекс горизонта	Мощность, см	Нижняя граница, см	Цвет, датировка пирокластического материала	Гранулометрический состав	Корни	Включения и гумусированность
A0	2	2	Бурый		Много	С примесью пепла
A0П <sub>1</sub>	5	7	Темно-бурый		То же	С включениями темно-серого пепла
A0П <sub>2</sub>	6	13	То же		Среднее кол-во	С включениями светло-серого пепла
П <sub>1</sub>	5	18	Светло-серый (1964 г.)	Супесь	Мало	Пепловый
A <sub>1</sub> погр.'	3	21	Серо-бурый	То же	Много крупных	Сильно прокрашен гумусом
П <sub>2</sub>	2	23	Белесый (1854 г.)	« «	Мало	Пепловый
A <sub>1</sub> погр."	4	27	Светло-бурый	« «	Среднее кол-во, мелкие	Средне прокрашен гумусом
П <sub>3</sub>	1	28	Серо-бурый (1810 г.)	Пемза 1–2 мм	Мало	Слабо прокрашен гумусом
П <sub>4</sub>	7	35	Белесый (1780 г.)	Супесь	То же	С включениями пемзы
A <sub>1</sub> погр.™	2	37	Темно-бурый	То же	Среднее кол-во, мелкие	Прокрашен гумусом, угли до 2–3 мм
B <sub>1</sub>	14	51	Желто-коричневый (XVI в.)	« «	То же	Прокрашен гумусом
П <sub>5</sub>	8	59	Желтый (начало XV в.)	Пемза 2 мм	Нет	На нижней границе угли
П <sub>6</sub>	4	63	Светло-серый	Супесь	Среднее кол-во, мелкие	Много углей до 2 см
B <sub>2</sub>	49	112	Светло-коричневый	То же	Мало	Средне прокрашен гумусом
B <sub>3</sub>	19	131	Абрикосовый	« «	Нет	Слабо прокрашен гумусом

Примечание. П<sub>1</sub>–П<sub>6</sub> — пепловые горизонты, A<sub>1</sub>погр. — погребенный гумусовый горизонт.

соким содержанием валового железа (8–10%) и алюминия (15–20%). Охристый горизонт Bmf — продукт извержений разной мощности и результат вторичного переотложения пеплов. Как правило, он сложен среднеголоценовыми пеплами вулканов южной группы (Авачинский, Ксудач, Курильское озеро), а также пеплом

извержения вулкана Хангар. Ареал охристых почв совпадает с ареалом пеплов указанных извержений (Braitseva et al., 1997). Почвы с горизонтом Bmf — типичные вулканические охристые почвы, специфичные для Камчатки (Соколов, 1973).

Для районов Срединного хребта имеются датировки четырех прослоек пеплов. 1-я прослойка сверху, обычно располагающаяся в пределах подстилочного или дернового горизонта, прерывистая белесая мелкопесчаная прослойка пепла вулкана Опала, сформировавшаяся 1500–1400 лет назад. 2-я прослойка — двуслойная, из мелкопесчаного серого и светло-серого пепла вулкана Ксудач, образовавшаяся 1800–1700 лет назад. В профиле также имеется 3-я прослойка — непознанный пепел светло-серого цвета, возраста 2920 лет. В нижней части профиля выделяется 4-я желтая прослойка среднепесчаного пепла вулкана Хангар с возрастом 7769 лет (датировки даны по данным Института вулканологии ДВО РАН) (Захарихина, 2001, 2004).

Центральные районы полуострова находятся на оси пеплопадов трех крупнейших голоценовых извержений: Ксудач 6907 лет назад, Хангар 7769 л.н., Курильское озеро 8459 л.н. Эти пеплы формируют литогенную основу горизонта Bmf, в профиле они имеют исходно желтый (вулкан Хангар) и охристый (вулканы Ксудач и Курильское озеро) цвета. Еще один подповерхностный прослой пепла непознанного происхождения, на котором сформировался поверхностный органо-генный горизонт, имеет тонкий гранулометрический состав (супесь или легкий суглинок), его возраст 2920 лет, мощность 3–6 см. Подповерхностный пепловый прослой, распространенный на изученной территории, является органо-минеральным (органо-вулканогенным) и может быть диагностирован как горизонт  $A_1$  (гумусово-аккумулятивный), так как за счет него увеличивается мощность органической части профиля. На территориях, где поверхностный гумусовый горизонт  $A_1$  залегает на более молодых и грубых пеплах (крупный песок с дресвой), последние залегают в профиле индивидуализированными, чисто минеральными слоями, еще не подвергшимися процессам почвообразования.

Анализ расположения ареалов маркирующих пеплов показывает, что возраст поверхностных (дневных) почв на Камчатке варьирует от нескольких десятков лет до 2920 лет. По характеру поверхностных гумусовых горизонтов почвы дневных поверхностей Камчатки с возрастом от 100 до 2920 лет не обнаруживают заметных различий. Характерное время формирования зрелого гумусового горизонта в почвах Камчатки оценивается в 100–150 лет, таким образом, почвенный покров представлен как молодыми, так и достаточно зрелыми почвами (Захарихина, 2001, 2004).

Для профиля охристых почв характерно присутствие трех или более погребенных элементарных почвенных профилей, включающих гумусированный горизонт A, иллювиальный горизонт B и несколько пепловых прослоек, разделяющих погребенные профили почвы. Верхний (современный) органо-генный горизонт имеет мощность 1–5 см, состоит из слаборазложившейся подстилки, которая в зависимости от типа леса и условий увлажнения может иметь различную мощ-

ность и степень разложения — от сухоторфянистой до оторфованной. Эти почвы характеризуются высоким содержанием органического вещества. Они различаются характером дневного гумусового горизонта. Его мощность варьирует в пределах 5–7 см, он хорошо отслаивается от нижележащего профиля, является грубогумусовым. В зависимости от типа растительности, под которым он сформировался, этот горизонт в большей или меньшей степени минерализован, оторфован или перегноен. Охристые почвы развиваются на положительных, хорошо дренируемых участках рельефа: высоких коренных берегах, бровках высоких подпойменных террас, верхних участках горных склонов. Почвообразующие породы — элюво-делювий коренных пород. Они развиты под каменноберезняками кустарниково-разнотравными, белоберезняками кустарниково-разнотравными, ольховыми стланиками, а также под разнотравными лугами. В пределах типа охристых вулканических почв выделено 4 подтипа, отличающихся свойствами современных органогенных горизонтов, связанных с характером растительности, под которой они сформировались.

1. *Подтип вулканические охристые типичные дерновые грубогумусовые почвы.* Хорошо выражен дерновый грубогумусовый горизонт. Формируются под каменно-березняками кустарниково-разнотравными и белоберезняками кустарниково-разнотравными.

2. *Подтип вулканические охристые типичные оторфованные почвы.* Поверхностный органогенный горизонт имеет ярко выраженные свойства легкой оторфованности. Формируются под злаково-разнотравными лугами.

3. *Подтип вулканические охристые типичные перегнойные почвы.* Под поверхностным дерновым горизонтом выделяется хорошо выраженный перегнойный горизонт. Формируются под ольховыми стланиками.

4. *Подтип вулканические охристые типичные крупносkeletalные почвы.* Распространены на крутых склонах (около 45°). Отличаются сильной скелетностью всего профиля, включающего более 50% крупнообломочного делювиального материала (практически с самой поверхности).

**Тип аллювиальные вулканические почвы.** Распространены в долинах рек на средних надпойменных террасах. Особенностью аллювиальных вулканических почв является отсутствие в их профиле горизонта Vmf. Верхняя часть профиля аналогична таковой в охристых вулканических почвах: с поверхности залегает грубогумусовый горизонт, также подстилаемый светлым вулканическим пеплом (который раньше отождествлялся с подзолистым горизонтом). Под пеплом залегают погребенный гумусовый и переходный иллювиально-гумусовый горизонты. Нижняя часть профиля этих почв состоит из серии аллювиальных наносов, сложенных песками различной крупности, а не охристыми вулканическими пеплами (как в охристых почвах). Подобное строение аллювиально-вулканических почв связано с тем, что они сформировались на поверхностях, образовавшихся после извержений, в результате которых отложился охристый горизонт (крупные извержения середины голоцена), и после извержений, в результате которых отложил-

ся подповерхностный пепел (светло-серый пепел в верхней части профиля). Для аллювиальных вулканических почв характерно высокое содержание органического вещества, среднекислая реакция среды, бульшая (по сравнению с охристыми почвами) степень насыщенности основаниями.

В пределах типа аллювиальных вулканических почв выделено 2 подтипа, различающихся свойствами современных органогенных горизонтов:

1. *Подтип аллювиальные вулканические оторфованные почвы.* Поверхностный горизонт, так же как и в охристых почвах, слегка оторфован. Встречаются под злаково-разнотравными лугами.

2. *Подтип аллювиальные вулканические дерновые грубогумусовые почвы.* Поверхностный горизонт дерновый грубогумусовый. Встречаются под белоберезовыми кустарниково-разнотравными лесами.

### Отдел аллювиальные почвы

Специфика профиля аллювиальных почв определяется особенностями литогенеза вследствие весьма слабого проявления почвообразования. В профиле различаются дернина, слабо выраженный гумусовый горизонт, сменяющийся толщиной слоистого аллювия различной мощности и гранулометрического состава. Аллювиальные почвы развиваются как в пределах типичных пойм и низких надпойменных террас, так и у подножий склонов на конусах выноса, сформированных временными водотоками, действующими в период весеннего снеготаяния и ливневых осадков. Они встречаются достаточно часто в связи с высокой густотой речной сети, но не занимают больших площадей. Наиболее распространенными являются *аллювиальные дерновые кислые почвы* в сочетании с *аллювиально-луговыми почвами*. Относительно редко и на небольших площадях встречаются *аллювиальные болотные иловато-перегнойные почвы* и *аллювиальные иловато-торфянистые глеевые почвы*. В целом аллювиальные почвы высокопродуктивны, что связано с благоприятными условиями увлажнения и достаточно хорошим развитием травянистых и кустарниково-травянистых пойменных сообществ.

**Тип аллювиальные типичные почвы.** Формируются в поймах крупных рек и их притоков, на низких надпойменных террасах. В прирусловой части поймы, иногда также на низких террасах, формируются *аллювиально-дерновые почвы*. В центральной и притеррасной частях поймы распространены *аллювиальные дерново-перегнойные почвы*. Для всех аллювиальных почв характерно высокое содержание органического вещества, среднекислая реакция среды, бульшая (по сравнению с охристыми) степень насыщенности основаниями. Наиболее плодородными из них являются аллювиально-дерново-перегнойные почвы. Присутствующая повсеместно в верхней части профиля всех вулканических почв пепловая прослойка в аллювиальных почвах отсутствует. Это объясняется тем, что аллювиальные почвы сформировались на тех элементах рельефа, которые в периоды выпадения пеплов еще не существовали. В пределах типа выделяются:



1. *Подтип аллювиальные дерновые почвы*, сформированные под разнотравными лугами в долинах крупных водотоков. Эти почвы имеют хорошо развитый плотный дерновый горизонт, что создает условия для формирования водопрочной структуры в верхней части профиля. Дерновый процесс идет под воздействием травянистой растительности с мощной и разветвленной корневой системой. Аллювиально-дерновые почвы с поверхности имеют подстилку (очес) — О — мощностью 0,5–1 см. Ниже расположен гумусовый (дерновый) горизонт Ad бурого или темно-серого цвета. Ниже идет переходный горизонт В, а затем почвообразующая порода С. Мощность профиля невелика — от 35 до 60 см. Для аллювиальных дерновых почв характерны легкий, преимущественно супесчаный гранулометрический состав, подстилание слоистым песчаным или песчано-галечным аллювием, высокая гумусированность дернового горизонта. Признаков оглеения почвенного профиля не отмечается.

2. *Подтип аллювиальные дерновые перегнойные почвы* — с выраженным перегнойным горизонтом — под высокотравными пойменными лесами. Они по сравнению с аллювиальными имеют наиболее рыхлое сложение верхней части профиля, слабо оструктурены и наиболее водонасыщены. Рыхлый, плохо оструктуренный, влажноватый перегнойный горизонт достигает 9–12 см.

3. *Подтип аллювиально-луговые почвы* развиваются в условиях более длительного по сравнению с аллювиально-дерновыми почвами увлажнения. Для них обычно отмечается более тяжелый гранулометрический состав, слоистость, оглеение нижней части почвенного профиля.

4. *Подтип аллювиальные болотные почвы* в горных условиях встречаются редко, на небольших площадях, в притеррасных частях пойм, для них характерны небольшая мощность торфяной залежи (до 0,5 м), сильная иловатость торфа, высокая степень разложения. Для равнинных территорий доля аллювиальных болотных почв повышается, для них характерна высокая заиленность, присутствие в толще торфяной залежи песчаных и иловатых прослоек аллювиального характера, отличающихся от аэральных пеплов; мощность торфяной залежи возрастает, но обычно она не превышает 1–1,5 м.

### Отдел слабообразованные почвы

Специфика профиля слабообразованных почв в основном определяется особенностями литогенеза вследствие слабого проявления процессов почвообразования.

**Тип горно-тундровые почвы.** Характеризуются маломощностью генетических горизонтов, слабой развитостью всего профиля и фрагментарностью распространения. Тундровые почвы занимают высокогорные территории, пологие участки гор, уступы, седловины, дренированные каменистые склоны гор; профиль маломощный. Подстилка А<sub>о</sub> (до 5 см) из неразложившихся органических остатков, под ней залегает перегнойный, торфянисто-перегнойный или перегнойно-гумусовый горизонт (Н) мощностью 5–7 см. Он сменяется хрящевато-щебнистым

элювием почвообразующих пород. Такое строение обусловлено тем, что формирование почвенного профиля в горах происходит в условиях энергично протекающих противоположно направленных процессов смыва и аккумуляции мелкозема. На грубообломочной массе формирование генетических почвенных горизонтов (за исключением торфяного и отчасти дернового) затруднено, поэтому на грубых обломках профиль почвы развит плохо.

1. *Подтип горно-тундровые глеевые почвы* встречаются сравнительно редко, так как по площади преобладают хорошо дренированные легкие, каменистые, с преимущественно супесчаным механическим составом почвообразующие породы. На территории Быстринского р-на эти почвы описаны В.О. Таргульяном (1971) в верховьях рек Мигивеем, Анавгай и Куял. Профиль почвы имеет мощность до 80 см; в почве выделяются горизонты А, мощность около 1 см; АВ — мощностью до 8–10 см; В и В<sub>2</sub>, на глубине 50–60 см переходящие в сизо-серую глеевую толщу. Мерзлота в конце августа отмечается на глубине 60–80 см, почва имеет обильное включение камней.

2. *Подтип горно-тундровые гумусовые неоглеенные почвы* развиваются в условиях нормального внутрипочвенного дренажа. В.О. Таргульян (1971) относит эти почвы к *типу подбуров*. Профиль почв имеет строение по типу А<sub>0</sub>-В-С, органогенные горизонты носят грубогумусовый характер, прочно задернованы. Горизонт В имеет супесчаный или суглинистый состав с включением камней, светло-коричневый и бурый цвет. Образования подзолистого горизонта А не отмечается. По В.О. Таргульяну (1971), к *подбурам* относятся почвы, которые развиваются в следующих условиях: *ортоподбуры* — в наиболее суровых и холодных условиях гумидных областей, арктических и типичных равнинных и горных тундр, наиболее холодных и резко континентальных секторов лесотундры и северной тайги. На равнинных и горных территориях эти почвы развиваются в сочетании с *подзолистыми иллювиально-гумусово-железистыми почвами*. *Литоподбуры* формируются на породах, затрудняющих или делающих невозможными образование морфологически оподзоленного профиля — главным образом на основных и ультраосновных породах, не содержащих светлых, устойчивых к выветриванию минералов. Для всех подбуров обязательно развитие в условиях свободного внутреннего дренажа. Для подбуров характерно отсутствие или слабо выраженная слоистость за счет пепловых прослоек. Под органогенным горизонтом А различного характера — сухоторфянистым, торфянисто-перегнойным, грубогумусовым располагаются коричнево-бурые, красно-бурые, бурые горизонты В или переходный горизонт АВ. В горных условиях для подбуров отмечается каменистость нижней части профиля. Мощность профиля сильно варьируется — от 30 до 100 см. По данным В.О. Таргульяна (1971), подбуры, выделенные на территории Камчатки, могут быть отнесены к группам параподбуров и литоподбуров.

3. *Подтип горно-тундровые дерновые мерзлотные почвы* развиваются в верхней части пояса горных тундр и на платообразных возвышенностях под тундровой растительностью. Для их дневной поверхности характерно развитие мер-

злотных форм микрорельефа — полигонов, мерзлотных колец, бугров пучения, пятен тиксотропного грунта и т.п. Почвы развиваются под воздействием многолетней мерзлоты, залегающей на небольшой глубине, часто в пределах почвенного профиля.

4. *Подтип Горно-тундровые вулканические слоисто-пепловые почвы* встречаются достаточно часто вблизи вулканических построек и на участках, защищенных от эрозионных процессов. Их отличает присутствие четко выраженных прослоек вулканического пепла и погребенных горизонтов, для которых характерно повышенное, по сравнению с окружающими горизонтами, содержание органического вещества.

### Отдел торфяные почвы

Характеризуются наличием поверхностного горизонта торфа разной степени разложения, сменяющегося оглеенной минеральной породой или переходящего в мощную торфяную залежь. Для всех болотных (торфяных) почв характерна высокая обводненность, низкая степень разложения торфа и кислая реакция среды. Верховые болота развиваются на участках с ровным рельефом по водоразделам и плоским надпойменным террасам. Болотные (торфяные) почвы в основном развиваются в равнинных условиях: обширные площади их располагаются на Западно-Камчатской низменности по пониженным элементам рельефа и на водораздельных равнинах. Равнинные приморские террасы почти сплошь заболочены. По мере удаления от берега Охотского моря площадь торфяников уменьшается. Наиболее распространенным типом являются олиготрофные водораздельные болотоплащи. Е.Л. Любимова (1940) и Н.Я. Кац (1948, 1971) выделяют эти болота в особый тип, характерный для Западной Камчатки. По данным М.И. Нейштадта (1936а, б), средняя мощность торфяников Западной Камчатки составляет около 3 м. Кроме верховых олиготрофных торфяных болотных почв на территории Западно-Камчатской низменности имеется полный набор низинных и переходных торфяных болотных почв с различной мощностью торфяной залежи. По окрайкам обширных болотных массивов располагаются болотные почвы с небольшой мощностью торфа — *торфяно-глеевые* и *торфянисто-глеевые*, которые являются переходными к *тундровым торфянистым* и *торфянисто-перегнойным почвам*.

В горных районах полуострова болота и болотные почвы встречаются редко; болотные массивы имеют сравнительно небольшую площадь, в основном они приурочены к долинам рек и нижним надпойменным террасам. Интересны торфяники, расположенные в нижних частях склонов. В зависимости от рельефа дна и условий формирования мощность торфяников может достигать 2–3 м. В горно-тундровом поясе болотные почвы могут формироваться в мезопонижениях рельефа на мерзлотных породах, но не имеют большой мощности торфяных горизонтов (обычно 25–50 см) и не занимают сколько-нибудь значительной площади. Почвы болот горных территорий в основном относятся к низинным и пере-

ходным торфяным почвам. Изученность болотных почв горных районов по сравнению с другими районами наиболее слабая.

**Тип торфяные верховые почвы.** Характеризуются залегающей под очесом мхов олиготрофной торфяной толщей, состоящей преимущественно из сфагновых мхов. Степень ее разложения увеличивается с глубиной. Включают 2 подтипа:

1. *Подтип торфяные верховые типичные почвы* имеют низкую (до 15%) степень разложения верхних торфяных горизонтов на болотах. Болотные торфяные верховые почвы занимают центральные части торфяных болот, расположенных на водораздельных равнинах и высоких надпойменных террасах. Глеевый горизонт отсутствует. Мощность торфа от 1,5 до 2 м. Такие болота имеют разгрузку за счет термоактивных воронок и створов ручьев. Болотные верховые торфяные почвы имеют кислую реакцию (рН 3,5–4,7), большой процент (до 85%) потерь при прокаливании, большую влагоемкость, низкую степень разложения торфа. Они формируются под олиготрофной растительностью кустарничково-сфагновых болот. Из всех болотных почв — наименее увлажненные.

2. *Подтип торфяные переходные типичные почвы* имеют степень разложения торфа с поверхности до 30% на болотах. Болотные переходные торфяные почвы формируются в пониженных частях водоразделов и по окрайкам верховых болот. В профиле почвы:  $O_1$  — сфагновый очес; Т — торфяной горизонт, G — глеевый горизонт. У переходных болот торф имеет более высокую степень разложения, чем у верховых торфяников, реакцию почвенного раствора ближе к нейтральной, меньшую влагоемкость, чем у верховых торфяников, частично обводненную поверхность. Растительный покров — травяно-гипновый.

### Географические закономерности почвенного покрова Камчатки

В распределении почв на Камчатке хорошо выражена высотная поясность, наиболее тесно связанная с закономерностями высотной дифференциации растительного покрова (табл. 2). Верхняя часть гор на высотах более 1800 м не имеет сформированных почв. Здесь распространены каменные осыпи и россыпи, скальные породы, многолетние снежники; на некоторых вулканах и горных хребтах имеются ледники. На высотах менее 1700–1800 м располагается пояс горно-тундровых почв. Для этого пояса характерно развитие 4-х подтипов горно-тундровых почв: *горно-тундровые глеевые, горно-тундровые гумусовые неоглеенные, горно-тундровые дерновые мерзлотные, горно-тундровые вулканические слоисто-пепловые*. На высотах 1100–1500 м в горно-тундровом поясе преобладают *горно-тундровые иллювиально-гумусовые почвы*, развивающиеся под лишайниково-кустарничковыми тундрами, и *горно-тундровые иллювиально-гумусовые вулканические деструктивные почвы*, развивающиеся на полной пепловой колонке в зоне умеренных пеплопадов (Соколов, 1973).

Ниже 900–1100 м над уровнем моря находится пояс стлаников, характеризующийся высокой пестротой почвенного и растительного покрова, определяемой

Таблица 2

Характеристика растительности и почв на геоботаническом профиле на западном макросклоне  
Ключевской группы вулканов

Высотный пояс и подпояс	Растительная ассоциация	Почва (по типу гумуса)	Дренаж проточный	Гранулометрический состав	Генетический тип почвы	Оглеение	Мощность А <sub>0</sub> , см	Высота над уровнем моря, м	Глубина залегания мерзлоты, см	Расстояние от реки, км
Лесной Поименных лесов	Ивняк веяничковый	Дерновая	Слабый проточный	Супесь	Аллювиальная	Глеевая	2	24		0,1
Листо-нижних кустарничково-травяных	Листоветочничко-лилейничковый	Малогумусная	Сильный	Песок	Примитивная	То же	1,5	127		5
	Белоберезняк шишково-можевеловый	Сухая грубогумусная	То же	То же	Слоистопепловая	« «	3	143		6
	Листоветочничко-линеево-можевеловый	Грубогумусная	Нормальный	Супесь	То же	« «	5	136		5,5
	Листоветочничко-кустарничково-разнотравный	То же	То же	То же	« «	« «	7	81		1,5
Ельников	Ельник мелко-травно-зеленомошный	« «	« «	« «	« «	« «	5	166		8
	Ельник мелко-травно-зеленомошный	« «	« «	« «	« «	« «	6	177		9
	То же	Торфянисто-грубогумусная	Слабый	« «	« «	Грунтово-глееватая	10	360		15
Каменноберезняков и листоветочных горнолюбивых	Листоветочничко-голубичный	То же	То же	« «	« «	То же	8	223	95	10
	Каменноберезняк ивничково-хвощовый	Дерновая	Слабый	Супесь	Слоистопепловая	Грунтово-глееватая	4	662		21,5
	Каменноберезняк разнотравнолюбивый	То же	Нормальный	То же	То же	Нет	4,5	928		27

Окончание таблицы 2

Высотный пояс и подпояс	Растительная ассоциация	Почва (по типу гумуса)	Дренаж	Гранулометрический состав	Генетический тип почвы	Оглевение	Мощность А <sub>0</sub> , см	Высота над уровнем моря, м	Глубина залегания мерзлоты, см	Расстояние от реки, км
Каменно-березняк и лиственничников голубичных	Лиственничник голубичный	Грубогумусная	Слабый	Супесь	Слоистопепловая	Грунтово-глееватая	7	520		19
	То же	Торфянисто-грубогумусная	То же	То же	То же	То же	13	969	49	27,58
	Лиственничник осоково-хвощовый	Влажная дергумусная	Слабый проточный	« «	« «	« «	4	930		26,15
	Лиственничник шишково-голубичный	Торфянисто-грубогумусная	Слабый	« «	« «	« «	10	890		25,35
Стланный	Кедровостла-ник зелено-мошный	Грубогумусная	То же	« «	« «	« «	5	1063	90	29,3
	Кедровостла-ник рододендроновый	То же	Нормальный	« «	« «	« «	5	1050	75	29
	То же	Торфянисто-грубогумусная	Слабый	« «	« «	« «	8,5	1064	58	29,5
	Ольховник вейниковый	Влажная дергумусная	Слабый проточный	« «	« «	Поверхностно-глееватая	5	1036		28,3
Ольховник вейниковый	Ольховник вейниковый	Влажная дергумусная	Слабый проточный	Супесь	Слоистопепловая	Грунтово-глееватая	10	1042		28,6
	Ольховник вейниковый	То же	То же	То же	То же	Поверхностно-глееватая	5	1070		30

большим разнообразием условий почвообразования на склонах. В стланиковых сообществах выделяются два ценозообразующих вида — кедровый стланик и ольховый стланик, воздействие которых на процессы почвообразования существенно отличается. По данным И.А. Соколова (1967, 1973), в поясе стлаников на высотах 700–1000 м встречаются *перегнойно-охристые почвы* (под ольховниками), *торфянистые иллювиально-гумусовые почвы* и *торфянистые иллювиально-гумусовые вулканические почвы* (под кедровостланиками). Для последних характерен сложный полигенетический профиль, состоящий из нескольких элементарных профилей с мощным органогенным горизонтом торфянистого характера. Почвы субальпийского пояса стлаников отличаются торфянистым характером современного органогенного горизонта, перегнойным или полуторфянистым характером погребенных органогенных горизонтов, преобладанием не охристых, а коричневатых тонов в окраске иллювиально-метаморфических горизонтов, заторможенностью (по сравнению с лесной зоной) процессов выветривания и накопления аморфных веществ, повышенной кислотностью и ненасыщенностью (Зонн и др., 1963; Соколов, 1973). По типу строения минеральной части профиля почвы под кедровыми стланиками не отличаются от обычных таежных почв, однако многие авторы (Зонн и др., 1963; Соколов, 1967, 1973; Кочерьян, 1990, и др.) при классификации этих почв основное таксономическое значение придают характеру органогенных горизонтов, характеризующихся сухим торфонакоплением в условиях гумидного и холодного климата высокогорий, и относят эти почвы к особым генетическим типам.

Наиболее распространенными являются почвы типа торфянистые иллювиально-гумусовые, развивающиеся под кедровым и ольховым стланиками и делящиеся на два подтипа: торфянистые иллювиально-гумусовые и перегнойно-торфянистые иллювиально-гумусовые соответственно. Для почв, развивающихся под кедровым стлаником, характерно образование сравнительно мощного органо-опадного горизонта, состоящего из сухоторфянистых остатков хвои, опада кустарников, мохового очеса, лишайников. Для перегнойно-гумусовых почв под ольховым стлаником характерна маломощная подстилка (1–3 см), состоящая из опада ольхи и трав, высокогумусированный горизонт  $A_1$  и серо-коричневый, пропитанный потечным гумусом горизонт В. В нижних горизонтах почв под кедровым стлаником, особенно в местах с повышенным склоновым увлажнением, часто отмечается длительная сезонная и многолетняя мерзлота.

Для подножий и нижних частей склонов гор, а также высоких надпойменных террас межгорных долин в пределах Камчатской горной провинции на высотах 600–800 м характерно формирование лесных почв под древесной растительностью. Восточные макросклоны Срединного хребта от горы Алней до долины р. Быстрая-Козыревская и Козыревского хребта относятся к району распространения хвойных лесов из лиственницы Каяндера и ели аянской. На этих высотах характерно развитие каменноберезняков в комплексе со стланиковыми зарослями и присутствие достаточно мощного (до 2-х м) слоя рыхлых отложений, на ко-

тором формируются почвы. Основу почвенного покрова в этом поясе составляют лесные вулканические охристые почвы, лесные вулканические слоисто-пепловые почвы и подбуры. Реже и на меньших площадях встречаются инверсионные пятна горно-тундровых почв, каменные осыпи, курумы, аллювиальные почвы вдоль мелких водотоков. В лесном поясе (до 600–800 м над ур. моря) в зоне интенсивных пеплопадов преобладают слоисто-охристые вулканические почвы, встречающиеся под каменноберезняками, реже белоберезняками. Для них характерно чередование многочисленных погребенных элементарных профилей. В непосредственной близости от действующих вулканов слоисто-охристые вулканические почвы сменяются слоисто-пепловыми вулканическими почвами (Малинин, 1981), которые характеризуются частым чередованием погребенных органогенных горизонтов и прослоек вулканокластических отложений и слабо изменены процессами почвообразования.

Лесные вулканические охристые почвы представлены подтипом светло-охристых вулканических почв, обычно развивающихся под каменноберезняками на склонах средней крутизны и в долинах на высоких поверхностях ледниковых террас. Охристые почвы распространены на высотах 500–700 м, занимают склоны небольших возвышенностей и нижний пояс гор. Выше 700 м пятнами встречаются почвы стлаников — вулканические охристые типичные перегнойные, пояс стлаников идет до высот 900 м, далее сменяется горными тундрами с тундровыми почвами. В поймах крупных рек в область распространения охристых почв веерообразно вклиниваются участки *аллювиальных почв*. Нерегулярно, пятнами, в районах с аллювиальными почвами встречаются болота с торфяными почвами.

Лесные вулканические слоисто-пепловые почвы чаще распространены в восточных районах полуострова и пятнами вблизи вулканических сооружений. Основной ареал этих почв приурочен к центральной и восточной частям Центральной Камчатской депрессии. Для этого типа почв характерна более низкая по сравнению с охристыми почвами гумусированность органогенных и погребенных горизонтов, частое переслаивание профиля пепловыми прослойками, увеличенная мощность и более грубый механический состав отложений последних. Почвы формируются под лесами из лиственницы и ели с примесью березы белой.

В долине р. Камчатки распространены низинные и переходные торфяные болотные почвы. Болота приурочены к низким надпойменным террасам ее притоков. По сравнению с западнокамчатским побережьем для болот этого района характерна довольно значительная облесенность. Встречаются болота с редкостойными лиственничниками и лиственными породами (ольха пушистая, береза белая). Для торфов характерна более высокая степень разложения, повсеместны частые включения в торфяную залежь прослоек вулканических пеплов. Мощность торфяников иногда достигает 5–7 м. Торфяные почвы представлены торфами верхового, переходного и низинного типов. Наиболее широко распространены торфяные почвы на западном побережье Камчатки, что связано с холодным, влажным климатом. Заболоченность восточного побережья значительно меньше. Здесь



распространены торфяники верхового и переходного типов с прослойками вулканических пеплов. В северных районах полуострова в торфяниках нередко обнаруживается горизонт многолетней или сезонной мерзлоты. Наиболее характерной особенностью болотных почв Камчатки, обусловленной современным вулканизмом, является наличие аэральных прослоек вулканического пепла.

В особых экологических условиях встречаются также другие типы почв: лугово-дерновые почвы — под разнотравно-высокотравными лугами; перегнойно-глеевые почвы — под зарослями камчатского крупнотравья у подножий склонов, окаймляющими заболоченные участки с близким залеганием грунтовых вод.

Таким образом, для вулканических районов Камчатки характерно закономерное распределение почв в зависимости от расстояния от действующих вулканов. В непосредственной близости от вулканов формируются наиболее молодые слоисто-пепловые типичные почвы с малой мощностью современных и погребенных органогенных горизонтов, переслоенных негумусированными пирокластическими отложениями. Почвенный профиль представляет собой несколько наложенных друг на друга элементарных профилей. По мере удаления от действующих вулканов погребение органогенных горизонтов происходит реже, поэтому их мощность увеличивается, а количество элементарных профилей в почвенном профиле уменьшается. Здесь формируются слоисто-пепловые иллювиально-А1-Fe-гумусовые почвы. В наиболее удаленных от вулканов районах формирование почв идет при лишь эпизодическом погребении органогенных горизонтов. Здесь развиваются наиболее зрелые слоисто-охристые почвы, характеризующиеся значительной мощностью органогенных горизонтов, высокой гумусированностью пепловых прослоек и малым количеством погребенных горизонтов (Соколов, 1973; Малинин, 1981).

## 2.4. Физико-географическое районирование

Первое природное (физико-географическое) районирование Камчатки приведено в рукописи А.А. Красюка (1928). Им выделено 12 природных районов: 1) *Западный район торфяных болот*, 2) *Западный предгорный лугово-лесной*, 3) *Тигильский гористо-тундровый*, 4) *Район Срединного хребта*, 5) *Возвышенная сухая Ганальская тундра*, 6) *Верхне-Камчатский лугово-лесной*, 7) *Средне-Камчатский лесной*, 8) *Нижне-Камчатский озёрный*, 9) *Горный район восточных хребтов*, 10) *Горный район Щекинского хребта*, 11) *Восточный вулканический*, 12) *Приморский восточный низменно-равнинный*.

Физико-географическое районирование Камчатки в начале 1960-х годов проведено Е.Л. Любимовой (1961). В основу районирования положены рельеф и геологическое строение полуострова. Ею выделено семь физико-географических областей, являющихся крупными орографическими единицами и характеризующихся присущими им ландшафтами: 1 — *Срединный хребет*, 2 — *Восточный*

*хребет*, 3 — *Центрально-Камчатская депрессия*, 4 — *Восточная вулканическая область*, 5 — *Западная равнина*, 6 — *Парапольский дол*, 7 — *Восточная приморская область*. Некоторые области она подразделяет на подобласти, другие — на районы; не везде выдержана соподчиненность единиц районирования. К сожалению, в работе Е.Л. Любимовой (1961) не приведена карта физико-географического районирования и не указаны точные границы областей и районов.

По физико-географическому районированию Дальнего Востока В.Б. Сочавы (1962б) полуостров Камчатка отнесен к *Северо-притихоокеанской области*. Им выделено четыре провинции: 1 — *Провинция срединных Камчатских гор*, 2 — *Провинция восточных Камчатских гор*, 3 — *Провинция Центральной Камчатской депрессии*, 4 — *Западнокамчатская равнинная провинция* (Сочава, 1962б). Северные Курильские острова он объединяет с Командорскими островами в единую *Северокурильско-Командорскую провинцию*. При этом В.Б. Сочава отмечает, что такое объединение столь отдаленных групп островов является достаточно условным и дискуссионным и ранее не практиковалось. Ранее он (Сочава, 1952) включал Камчатку в *группу Лесо-луговых северотихоокеанских провинций*.

Наиболее детальное природное (физико-географическое) районирование Камчатки разработано Л.Ф. Куницыным (1963а). В основу районирования положены особенности рельефа. При проведении границ природных районов автор учитывает в качестве ведущего признака растительный покров, подчеркивая, что «изменение характера растительности хорошо отражает изменение характера комплекса различных физико-географических компонентов» (Куницын, 1963а, с. 40). Им разработана карта природного районирования Камчатки в М 1 : 1 000 000, выделены одна провинция (полуостров Камчатка в целом), пять природных областей, 16 округов и 48 природных районов. Недостатком природного районирования Л.Ф. Куницына является то, что области и округа, выделенные по орографическим признакам, не всегда в достаточной степени однородны по растительному покрову. Так, например, к *Горной гольцово-тундрово-кустарниковой области Срединного хребта* он относит также восточные склоны Срединного хребта с преобладанием в лесном поясе еловых и лиственничных лесов, которые, по нашему мнению, по растительному покрову гораздо ближе к *Хвойно-лесной области Центральной Камчатской депрессии*.

Физико-географическое районирование Северо-Востока и Камчатки проведено также Ю.П. Пармузиным (1967). Существенным достоинством его районирования является то, что выделенные им физико-географические области и округа хорошо согласуются с климатическими районами В.И. Кондратюка (1974).

## 2.5. Общая характеристика флоры и растительности

**История флоры и растительности.** История флоры Камчатки прослеживается начиная с верхнего мела. По данным целого ряда авторов (Карпачевский,

Метельцева, 1966; Боярская, Малаева, 1967; Брайцева, Евтеева, 1967; Брайцева и др., 1968; Олюнин, 1969; Скиба, 1975; Егорова, 1982а, б, и др.), древняя флора Камчатки была образована элементами типичной тургайской флоры, распространенной в конце мелового периода и в третичном периоде на обширных пространствах Евразии и Северной Америки. По данным многих авторов, в третичное время на Камчатке преобладали теплолюбивые древесные породы. В эпоху среднего плиоцена здесь господствовали мезофильные хвойно-широколиственные леса с участием клена, дуба, граба. Бореальный флористический элемент был выражен незначительно и представлен ольховником и карликовыми березками, встречавшимися в горных районах полуострова. В верхнем плиоцене была хорошо выражена общность флоры и растительности Камчатки, Сахалина, Курильских островов и о. Хоккайдо. Постепенное похолодание климата, начавшееся уже в верхнем плиоцене, привело к обогащению флоры бореальными видами и одновременно к отступанию на юг и вымиранию теплолюбивых древесных пород. Усиление вулканической деятельности в нижнем плейстоцене усилило деградацию хвойно-широколиственных лесов и ускорило формирование современной растительности. Наряду с формациями темнохвойных лесов (ельников, пихтарников) сформировались мелколиственные леса, злаково-разнотравные луга, кедровостланиковые сообщества.

К началу плейстоцена растительный покров Камчатки представлял собой аналог растительности современного Сихотэ-Алиня или Среднего Сахалина. Здесь была выражена высотная поясность, представленная следующим набором высотных поясов: в предгорьях и в нижних частях горных склонов — пояс кедрово-широколиственных лесов, выше него — пояс темнохвойных лесов (с участием *Picea ajanensis*, *Abies sachalinensis* s.l.), выше — пояс каменноберезняков, затем субальпийский пояс ольхового стланика и альпийский пояс.

В результате среднеплейстоценового похолодания, начавшегося 150–100 тыс. лет назад, на Камчатке исчезли кедрово-широколиственные леса, господство перешло к темнохвойным и мелколиственным лесам, в которых еще сохранялись неморальные виды трав и кустарников. На севере полуострова полностью вымерли хвойно-широколиственные и темнохвойные леса, произошло значительное смещение широтных зон растительности к югу. От широколиственных лесов остались только тополево-чозениевые пойменные леса. Каменноберезняки развивались автохтонно из третичных горных лесов, о чем свидетельствует постоянное присутствие пыльцы каменной березы в плиоценовых отложениях как на севере, так и на юге Камчатки (Боярская, Малаева, 1967).

В эпоху верхнеплейстоценового оледенения (1-я фаза — 70–50 тыс. лет назад, 2-я фаза — 12–10 тыс. лет назад) происходило дальнейшее обеднение неморального флористического элемента, отступление теплолюбивых видов на юг и вторжение с севера значительного количества чукотско-корякских видов. С гор на равнины спускались субальпийские виды и сообщества, среди них — *Larix cajanderi*, которая в начале плейстоцена встречалась только на верхней границе

леса в горах, а на равнинах — уже после среднеплейстоценовых похолоданий. Вместе с тундровой растительностью в этот период по полуострову распространился кедровый стланик. По данным Б.А. Тихомирова (1946), вид *Pinus pumila* (Pall.) Regel возник в конце плиоцена из близкородственного вида *P. sibirica*, вероятно, на территории древней Ангариды, а во время плейстоценовых оледенений отступил на юг, распространившись до Японии и Китая. Часть реликтовых неморальных видов пережила плейстоценовые оледенения и сохранилась в рефугиумах Южной Камчатки. По данным геоморфологов (Брайцева и др., 1968; Мелекесцев и др., 1970; Брайцева, Мелекесцев, 1974, и др.), на территории, расположенной южнее долины р. Плотниковой, оледенения были развиты слабо, являясь преимущественно горно-долинными. Термальные поля в окрестностях горячих ключей служили своеобразными «термальными рефугиумами», где в периоды похолоданий сохранялись многие виды теплолюбивых папоротников и орхидных, которые в настоящее время также часто встречаются в термальных урочищах.

Периодически возникавшие широкие сухопутные «мосты», соединявшие Камчатку с Корякией, Северной Охотией (через шельф залива Шелихова) и Северными Курилами, были не менее продолжительными во времени, чем периоды повышения уровня океана и изолированного «островного» положения Камчатки. Однако первые имели место во время похолоданий (оледенений) и обусловленных ими регрессий моря, а вторые — во время потеплений климата, таяния ледников и морских трансгрессий. В теплые климатические эпохи уровень океана значительно поднимался, поэтому теплолюбивые виды не могли проникнуть на Камчатку с юга (в отличие от Северной Америки, где подобные миграции происходили). Поэтому во время среднего и верхнего плейстоцена и голоцена наблюдалось обогащение флоры Камчатки холодостойкими флористическими элементами и существенное уменьшение роли теплолюбивых видов. Большинство теплолюбивых видов к настоящему времени сохранились на Камчатке в качестве реликтов и «островных изолятов». Во время голоценового климатического оптимума (10–7 тыс. лет назад) они выходили из своих убежищ и расселялись в другие районы полуострова. Ряд теплолюбивых южных видов, в частности, водных и болотных, был занесен на Камчатку в голоцене перелетными водоплавающими птицами. Эти виды не могли распространиться с юга по Курило-Камчатской островной дуге, так как на Курилах им преграждали путь глубокие проливы и Северо-Курильский климатический пессимум. По западному берегу Охотского моря теплолюбивые южноазиатские виды так далеко на север, по-видимому, не заходили (Якубов, 2004).

Таким образом, современная растительность Камчатки представлена различными по происхождению типами растительности и формациями. Ельники, пихтарники, чозенники, тополевики, ольшаники из ольхи пушистой, а также заросли камчатского крупнотравья являются реликтовыми охотскими формациями, сохранившимися на полуострове с раннего плейстоцена. Эти сообщества сохраняют

характерные черты, присущие растительности Южной Охотии, Сахалина и Курил. Каменноберезняки также являются древней формацией, ведущей свое происхождение от раннеплейстоценовых субальпийских березовых лесов. Лиственничники, лиственничные редколесья и сообщества кедрового и ольхового стлаников обычны в Северной Корьякии, Анадырском крае и Восточной Сибири. На Камчатке их появление связано с холодными климатическими периодами плейстоценовых оледенений. Горные тундры и нивальные луга — компоненты аркто-альпийской растительности, также связанные своим происхождением с плейстоценовыми оледенениями. Кобрезиевые сообщества и «остепенные» петрофитные травянистые группировки континентальных районов Центральной Камчатки и Срединного хребта, по-видимому, являются дериватами травянистой растительности ксеротермических периодов.

**Флора Камчатки.** Первое детальное изучение флоры полуострова было проведено в 1908–1909 гг. В.Л. Комаровым (1927–1930) и дополнено в 1921–1922 гг. Э. Хультеном (Hultsn, 1927–1930). В. Л. Комаров (1927) приводил для полуострова Камчатки 828 видов высших сосудистых растений. Э. Хультен для Камчатки и Командорских островов — 782 вида. Б.П. Колесников (1961а) указывает для Камчатки 1032 вида, В.Н. Ворошилов (1966, 1982) — 900 видов из 392 семейств. «Определитель сосудистых растений Камчатской области» под ред. С.С. Харкевича (Определитель..., 1981) включает для территории Камчатской обл. (п-ова Камчатка, прилегающих материковых районов Северной Корьякии и Пенжинского р-на) 1168 видов сосудистых растений из 95 семейств. В «Каталог флоры Камчатки» (Якубов, Чернягина, 2004) включено 1166 видов и подвидов сосудистых растений, относящихся к 410 родам и 89 семействам. Среди них 183 вида (16%) являются заносными, а 983 вида (84%) — аборигенными.

**Видовой эндемизм.** Вследствие относительно молодого геологического возраста территории и постоянного воздействия современного вулканизма на Камчатке слабо выражен эндемизм (Тахтаджян, 1978). Эндемичных родов и семейств на полуострове нет. Видовой эндемизм представлен незначительно: только 18 видов сосудистых растений являются камчатскими эндемиами (Якубов, 2004; Якубов, Чернягина, 2004):

1. *Agrostis pauzhetica* Probat. — полевица паужетская. Облигатный термофит. Встречается исключительно в окрестностях термальных источников. Вид, морфологически близкий к *A. geminata* Trin. (Якубов, 2004).

2. *Aconitum woroschilovii* A. Luferov — аконит Ворошилова. Встречается в лесном поясе в бассейне р. Быстрая-Козыревская и на северо-западе Камчатки.

3. *Bidens kamtschatica* Vass. — череда камчатская. Облигатный термофит. Встречается только у горячих ключей (Долина гейзеров, кальдера Узон, пос. Анавгай).

4. *Castilleja olgae* Khokhr. — кастиллея Ольги. Встречается на галечниках, морских террасах и ледниковых моренах. Вид, морфологически близкий к *C. pallida* (L.) Spreng. s.l. (Якубов, 2004).

5. *Daphne kamtschatica* Maxim. — волчегонник камчатский. Широко распространен на территории полуострова. Встречается в сообществах каменисто-березовых лесов, разнотравных высокотравных лугов, в зарослях камчатского крупнотравья, у термальных источников.

6. *Festuca kamtschatica* (St.-Yves) Tsvet. — овсяница камчатская. Встречается на скалах и каменистых осыпях, в лесном и горно-тундровом поясах.

7. *Fimbristylis ochotensis* (Meinsh.) Kom. — фимбристилис охотский. облигатный термофит. Встречается исключительно у термальных источников, при прогреве субстрата около 50 °С, известен на Камчатке из 19 местонахождений.

8. *Oxytropis erecta* Kom. — остролодочник прямой. Распространен в сообществах приморских тундр, лиственничных редколесий, низкотравных лугов. Вид, морфологически довольно близкий к *O. ochotensis* Bunge (Якубов, 2004).

9. *Oxytropis litoralis* Kom. — остролодочник прибрежный. Эндем северо-восточной Камчатки. Известен из окрестностей пос. Усть-Камчатск. Встречается в сообществах приморских кустарничковых тундр. Вид, морфологически близкий к *O. erecta* Kom. и *O. ochotensis* Bunge (Якубов, 2004).

10. *Sambucus kamtschatica* E. Wolf. — бузина камчатская. Довольно широко распространена в центральных и южных районах полуострова в сообществах пойменных лесов.

11. *Schizachne komarovii* Roshev. — овсовидка Комарова. Встречается в сообществах каменисто-березовых и лиственничных редколесий и разнотравных лугов.

12. *Taraxacum neokamtschaticum* Worosch. — одуванчик новокамчатский. Встречается в высокогорьях на щебнистых, каменистых и шлаковых склонах на высотах до 1500 м над уровнем моря.

13. *Taraxacum rufum* Dahlst. — одуванчик рыжеватый. Встречается в высокогорьях в сообществах горных тундр, нивальных лужаек, вдоль ручьев на высотах до 1200 м над уровнем моря.

14. *Taraxacum rubiginans* Dahlst. — одуванчик краснеющий. Встречается в высокогорьях, на шлаковых и лавовых полях, у ручьев, в сообществах горных тундр, нивальных лужаек на высотах до 1350 м над уровнем моря.

15. *Taraxacum pseudoglabrum* Dahlst. — одуванчик ложно-голый. Узколокальный камчатский эндем. Встречается только в басс. р. Анавгай. Морфологически близок к *T. lateritium* Dahlst. Возможно, является его внутривидовой формой (Якубов, 2004).

16. *Thymus novograblenovii* Probat. — тимьян Новограбленова. Узколокальный камчатский эндем. Встречается только в басс. р. Тигиль (Красная Сопка) на щебнистых склонах и скалах. Возможно, является разновидностью *T. diversifolius* Klok. (Якубов, 2004).

17. *Veronica callitrichoides* Kom. — вероника болотниковидная. Узколокальный камчатский эндем. Встречается в басс. Начикинского озера у подножия горы Шапочка. Вид, близкий к *V. scutellata* L. (Якубов, 2004).

18. *Zannichellia komarovii* Tzvel. — занникеллия Комарова. Встречается в устьях рек и в водоемах близ берега моря. Известен из лимана р. Большая. Вид, близкий к американскому виду *Z. intermedia* Тогг. (Цвелев, 1987).

Среди эндемичных видов Камчатки встречаются как очень редкие, узколокальные эндеми, так и виды, широко распространенные на полуострове. Большая часть камчатских эндемиков представлена реликтовыми видами, дериватами древних теплолюбивых флор. Меньшая — видами, сформировавшимися в результате плейстоценовых интрогрессивных гибридизаций (Якубов, 2004). Некоторые авторы (Тахтаджян, 1978; Харкевич, 1981; Харкевич, Качура, 1981; Баркалов, 1984; Недолужко, 1995, и др.) к числу эндемичных видов полуострова ранее относили также *Abies gracilis* Kom., *Isoetes beringensis* Kom., *Sorbus kamtschaticensis* Kom., *Poa platyantha* Kom., *Viola ursina* Kom., *Platanthera ditmariana* Kom., *Potentilla stolonifera* Lehm. ex Ledeb., *Artemisia insulana* Krasch., *Eleocharis globularis* Zinserl., *Ranunculus subcorymbosus* Kom., *Oxytropis kamtschatica* Hult., *Taraxacum gorodkovii* Charkev. et Tzvel., *T. tamarae* Charkev. et Tzvel., *Ptarmica kamtschatica* (Rupr. ex Heimerl.) Kom., *Salix berberifolia* Pall. ssp. *kamtschatica* A. Skvorts. В этот список входят таксоны, видовой статус которых оспаривается и которые рассматриваются либо как подвиды, либо как разновидности широко распространенных видов.

**«Островная» изолированность.** По своему географическому положению Камчатка в настоящее время является территорией, значительно изолированной от соседних регионов. В связи с этим длительное время многие исследователи считали, что ее флора имеет «островной характер», что выражается в большом количестве эндемичных видов. Этому мнению придерживались В.Л. Комаров (1927–1930, 1940), Э. Хультен (Hultsn, 1927–1930), В.Н. Васильев (1941, 1942, 1944а, б, и др.), С.С. Харкевич (Определитель..., 1981) и др. Однако новейшие исследования флоры и растительности полуострова, проведенные в течение последних десятилетий, изучение палеогеографии региона, а также появление новых таксономических обработок и флористических сводок (Ворошилов, 1982, 1985; Сосудистые..., 1985–1995; Якубов, Чернягина, 2004, и др.), позволили внести в эти устоявшиеся взгляды некоторые изменения. Выяснилось, что представления о существенной изолированности флоры полуострова Камчатка от соседних регионов были заметно преувеличены. По мнению В.В. Якубова (2004), изолированность флоры полуострова носит односторонний характер. Об изолированности камчатской флоры по отношению к более южным теплолюбивым флорам свидетельствует сохранившаяся здесь группа видов — раннеплейстоценовых реликтов, вымерших на окружающих территориях во время плейстоценовых оледенений: *Gagea nakaiana*, *Epipactis papillosus*, *Oreorchis patens*, *Anemone amurensis*, *A. dichotoma* и др. К этой группе примыкает реликтовая камчатская пихта *Abies gracilis* Kom., которую некоторые систематики (Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002) рассматривают в качестве подвида или разновидности пихты сахалинской (*A. sachalinensis*). Ближайшие местона-

хождения этих видов находятся на Сахалине, на Южных Курильских островах и в бассейне р. Амур.

В то же время вряд ли можно говорить об изолированности Камчатки по отношению к северным материковым районам Корякии и Магаданской обл. Происходившее в периоды плейстоценовых оледенений падение уровня океана приводило к осушению обширных шельфовых территорий (Брайцева и др., 1968). Это давало возможность обмена видами между Камчатской флорой и флорой Северной Корякии и Северного Приохотья. Об этом свидетельствует высокий уровень сходства высокогорной камчатской флоры с флорами Северной Корякии, Колымского нагорья, Анадырского края, Пенжинского края и Чукотки (Якубов, 2004). Подтверждением такого флористического обмена являются многочисленные находки камчатских видов на северном побережье Охотского моря (п-ова Кони, Пьягина), а также довольно многочисленная группа гипоарктических субэндемичных видов, общих для Камчатки и Северной Корякии, для Камчатки и Чукотки, для Камчатки и Северного Приохотья, для Камчатки и Северных Курильских островов, для Камчатки и Командорских островов, которые проникли на Камчатку в верхнем плейстоцене.

Реликтами ледниковых эпох на Камчатке являются *Arnica iljinii*, *Astragalus polaris*, *Papaver anjuicum*, *Petasites sibiricus*, *Draba stenopetala*, реликтами древней альпийской флоры, существовавшей на Камчатке до ледниковых эпох, являются *Arctica nana* и *Lomatogonium carinthiacum* (Якубов, 2004; Якубов, Чернягина, 2004).

**Редкие и охраняемые виды.** Редкими и исчезающими растениями Камчатки, внесенными в «Красную книгу СССР» (1978), являются: *Abies gracilis*, *Cypripedium macranthon*, *Epipogium aphyllum*, *Platanthera kamtschatica*, *Poa radula*, *Rhodiola rosea*, *Woodsia alpina*, *Isoëtes asiatica*, *I. beringensis*. К охране на территории Камчатской области и Корякского автономного округа (в пределах полуострова Камчатка), включая эндемы, рекомендовано 124 вида сосудистых растений, относящихся к 46 семействам (Якубов, Чернягина, 2004). Наибольшее количество редких и охраняемых видов представлено сложноцветными (19 видов), папоротникообразными (13), осоковыми (13) и орхидными (10). Большею частью эти виды являются плейстоценовыми реликтами и находятся на границе ареала.

**Флористическое районирование.** Флора полуострова в целом имеет бореальный характер, богата берингийско-североамериканскими элементами, кроме них широкое распространение имеют евразийские бореальные элементы (Ворошилов, 1966). В северной половине полуострова значительная роль принадлежит горно-тундровым арктоальпийским видам. Большая часть видов флоры Камчатки имеют циркумполярный ареал и широко распространены в лесных и лесотундровых районах Восточной Сибири (Комаров, 1940; Любимова, 1961). Э. Хультен (Hultsn, 1928, 1933, 1968) отмечал близость флоры Камчатки к флоре Алеутских островов, а также ее некоторую общность с флорой юго-западной Аляски. По флористическому районированию А.Л. Тахтаджяна (1978) полуостров Камчатка



относится к Охотско-Камчатской провинции Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства.

Еще первые исследователи флоры и растительности Камчатки (Комаров, 1912; Hulstn, 1927–1930, и др.) отмечали значительные отличия растительного покрова западных и восточных районов полуострова. В.Л. Комаров (1912, 1927–1930; 1940) выделял на Камчатке пять флористических районов: 1) *Равнины западного берега*, 2) *Западный (Становой) хребет*, 3) *Восточный хребет*, 4) *Вулканическую область* и 5) *Побережье Берингова моря*. Он относил Камчатку к *Бореальной подзоне Охотской флористической области*. Э. Хультен (Hulstn, 1927–1930) различал на полуострове четыре «растительные области»: 1) *Южную*, 2) *Восточную*, 3) *Западную* и 4) *Центральную*.

По флористическому районированию Земного шара А.Л. Тахтаджяна (1978) полуостров Камчатка относится к *Охотско-Камчатской провинции Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства*.

С.С. Харкевичем (Определитель..., 1981) разработано флористическое районирование Камчатской обл. Территория полуострова Камчатка подразделена на пять флористических районов: 1) *Западный*, 2) *Срединный*, 3) *Центральный*, 4) *Восточный*, 5) *Южный*. Он отмечает, с одной стороны, бореальный, таежный характер флоры полуострова, с другой стороны — ее «островной» характер и специфические черты, обусловленные интенсивной современной вулканической деятельностью, ведущей к постоянному «омоложению» растительного покрова. По материалам новейших флористических исследований районирование С.С. Харкевича недавно было уточнено В.В. Якубовым и О.А. Чернягиной (2004). Ими изменены границы некоторых районов и выделен еще один, наиболее северный флористический район — *Перешеечный*. Ключевская группа вулканов отнесена к *Центральному флористическому району* (С.С. Харкевич включал ее в *Восточный район*), а о. Карагинский они относят к *Островному подрайону Восточного флористического района* (С.С. Харкевич включал его в *Срединный район*).

## Глава 3. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

### 3.1. Материалы исследований

В основу настоящей работы положены материалы полевых исследований, собранные в течение 15 полевых сезонов в составе Камчатской экспедиции кафедры геоботаники Ленинградского университета (1976–1978 гг.), Камчатского геоботанического отряда Первой Полярной комплексной экспедиции БИН АН СССР (1984–1986 и 1990–1991 гг.) и Камчатского ботанического отряда БИН РАН (2001–2007 гг.). Исследования проводили как на особо охраняемых природных территориях Камчатки — в Кроноцком государственном заповеднике, Южно-Камчатском государственном заказнике, в Южно-Камчатском, Быстринском и Ключевском природных парках, в заказниках Берег Чубука, Три Вулкана и др., так и в других районах полуострова: в окрестностях пос. Пушино, Атласово, Козыревск, Ключи, Усть-Камчатск, Эссо, Анавгай, Оссора, Карага, Тигиль, Озерновский, Запорожье, Жупаново, в бассейнах рек Еловка, Большая Хапица, Козыревская, Крутенькая, Тополовая, Плотникова, Банная, Большая, Быстрая-Козыревская, Шехман, Шехлун, Сехлун, Кашкан, на восточном склоне Срединного хребта (басс. р. Быстрая-Большая, верховья р. Камчатка), западном склоне Ганальского хребта (басс. р. Густой Тальник, отроги вулкана Бакенинг), на Малкинском хребте (водораздел рек Юртиная и Озерная Камчатка), на Козыревском хребте, хр. Вацкажец, хр. Халзан, на склонах вулканов Авача, Толбачик, Заречный, Шивелуч, Ильинский, Кошелева и Ушковский (Плоская Сопка), на Западной Камчатке (басс. рек Быстрая, Начилова, Кихчик), на о. Карагинский и п-ове Камчатский Мыс (рис. 5).

Всего в работе использовано около 3500 геоботанических описаний, выполненных автором и другими участниками экспедиций. Оригиналы геоботанических описаний хранятся в фитоценологии кафедры геоботаники Санкт-Петербургского государственного университета и в Лаборатории экологии растительных сообществ Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Были использованы также данные 327 описаний почвенных разрезов, выполненных на пробных площадях автором совместно с В.Ю. Нешатаевым и М.П. Вяткиной. Фотографии растительных сообществ любезно предоставлены участниками камчатских экспедиций Д.Е. Гимельбрантом, Л.Б. Головневой, М.В. Дулиным, А.П. Кораблевым и В.В. Якубовым, которым автор выражает искреннюю признательность.

Помимо материалов собственных полевых исследований использованы также литературные данные и фондовые материалы научных отчетов колонизацион-

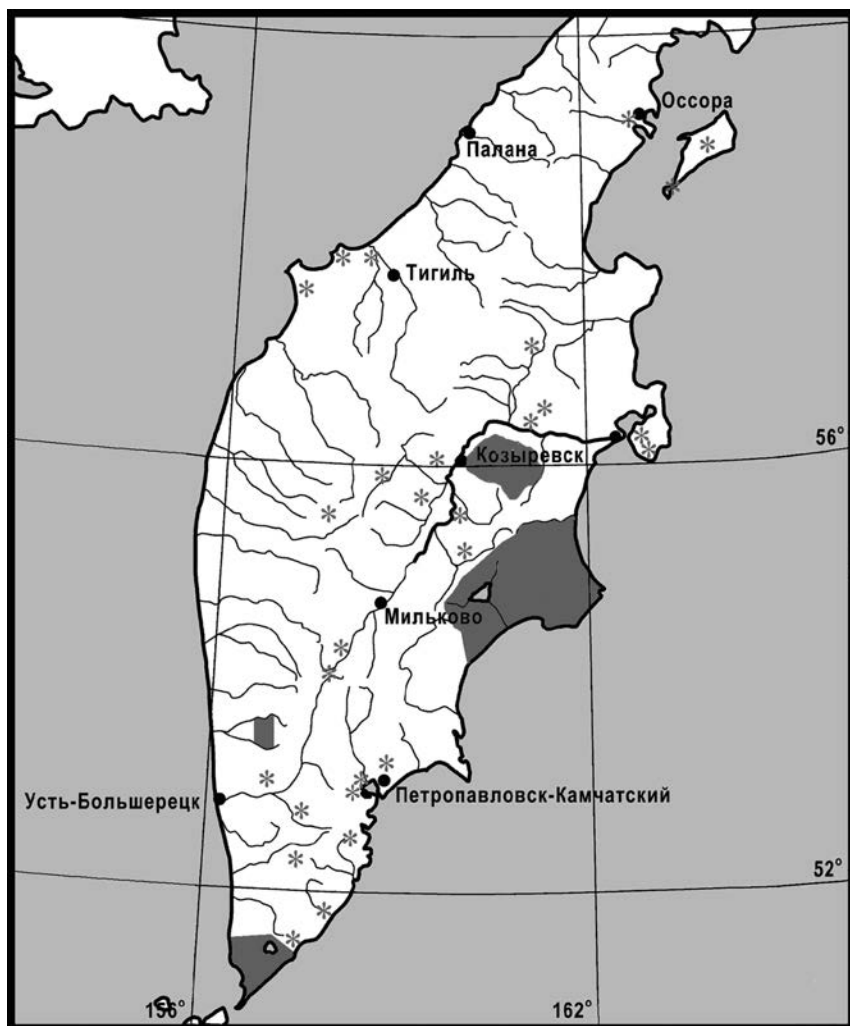


Рис. 5. Районы исследований.

Штриховкой показаны территории детального геоботанического обследования и картографирования. Звездочками отмечены ключевые участки.

ных и лесо-обследовательских экспедиций 30–40-х годов XX века, хранящихся в архивах Санкт-Петербурга (архив Ботанического института РАН), Москвы (Государственный геологический фонд) и Петропавловска-Камчатского (Государственный архив Камчатской обл.). В архивах мы ознакомились с отчетами экспедиции Дальневосточного госуниверситета (Овсянников, 1928), Среднекамчатской колонизационной экспедиции Дальневосточного краевого НИИ (Карев, 1930,

1931), Лесообследовательской экспедиции Научно-исследовательского сектора Акционерного Камчатского общества (Корниенко, 1932; Карев, 1933), Камчатской экспедиции СОПС АН СССР (Тюлина, 1936а), Камчатской научно-исследовательской торфяной станции (Бокитько, 1949).

Для анализа закономерностей растительного покрова полуострова и разработке схемы геоботанического районирования использовали планы лесонасаждений Быстринского, Козыревского, Ключевского, Мильковского и Усть-Большерецкого лесхозов Камчатской обл., крупномасштабные топографические карты и материалы аэрофотосъемки.

### 3.2. Методы полевых исследований

**Маршрутные методы.** При изучении растительности полуострова Камчатка применяли маршрутные методы исследования, включавшие *рекогносцировочно-маршрутные* и *детально-маршрутные*. Рекогносцировочно-маршрутные методы применяли при обследовании растительности обширных, ранее практически не изученных районов полуострова в целях проведения инвентаризации растительности, выделения наиболее распространенных сообществ и предварительного учета их площадей. При изучении растительности ключевых участков проводили детально-маршрутные исследования, при которых исследуемый участок покрывали сетью геоботанических маршрутов и профилей. Применяли следующие приборы и оборудование: компас (буссоль) для равнинных условий, горный компас для горных территорий, геодезический высотомер (альтиметр) или барометр-анероид (для определения высоты над уровнем моря), угломер (для определения крутизны склонов), персональный навигатор GPS (начиная с 2001 г.). При закладке пробных площадей использовали рулетки (20 и 50 м), складной метр, портновский сантиметр. Наряду с глазомерным описанием фитоценозов использовали *инструментальные методы таксации* древостоев. Специальные приборы включали мерную вилку, возрастной бурав Пресслера, оптический или лазерный высотомер (для измерения высоты деревьев). Для регистрации наблюдений при маршрутных исследованиях использовали бланки геоботанических описаний, разработанные на кафедре геоботаники Санкт-Петербургского университета (Нешатаев, 1987; Ипатов, 1998, 2000). Использование бланков геоботанических описаний при маршрутных исследованиях имеет целый ряд преимуществ в связи с их формализованностью, сведением количественной информации в табличную форму. Важное преимущество бланков — возможность их быстрой сортировки по заданным критериям при последующей камеральной обработке, удобство ввода информации в компьютерные базы данных (Исаченко, 1999).

**Подбор и закладка пробных площадей.** Размещение закладываемых пробных площадей на местности производили методом опорных геоботанических профилей либо методом произвольных маршрутов. Пробные площади заклады-

вали таким образом, чтобы их размеры были не меньше площади выявления фитоценоза, которая меняется в зависимости от сложности состава и структуры фитоценоза. Для описания лесных сообществ закладывали пробные площади 400 кв. м (20 w 20 м). Для стланиковых и кустарниковых сообществ, так же как и для луговых, тундровых и болотных фитоценозов, закладывали пробные площади размерами 100 кв. м (10 w 10 м). Точки закладки пробных площадей привязывали по топографической карте, по ориентирам или с помощью персонального навигатора GPS. Особое внимание уделяли тому, чтобы пробная площадь была типичной для данного местообитания и достаточно однородной по мезорельефу и условиям увлажнения. Каждую ассоциацию характеризовали по описаниям нескольких пробных площадей (не менее пяти).

**Метод опорных геоботанических профилей.** Исследования растительности на территориях с выраженным горным рельефом проводили методом опорных геоботанических профилей. Опорные профили в виде прямых линий закладывали в типичных ландшафтах изучаемого района перпендикулярно к направлению простираения основных форм рельефа: от речных пойм до водоразделов или от морских побережий до ближайших горных вершин. Линию профиля прокладывали инструментально с точной привязкой по топографической карте или аэрофотоснимку. Профиль с помощью компаса и 50-метровой рулетки (мерной веревки) разбивали на пикеты с регулярным шагом в 100 или 200 м. Точки пикетов отмечали колышками, в них определяли местоположение, положение в рельефе, высоту над уровнем моря (в метрах), экспозицию (по 8 румбам) и крутизну склона (в градусах). В реперных точках профиля, а при необходимости и в дополнительных точках закладывали временные пробные площади указанных размеров и выполняли полные геоботанические описания. Метод профилей является наиболее удобным способом изучения высотной поясности растительности и обеспечивает высокую репрезентативность выборки типичных местообитаний.

**Метод произвольных маршрутов.** Работу по закладке пробных площадей начинали с рекогносцировочных маршрутов, при этом особое внимание обращали на рельеф и гидрологические условия местности. Маршруты и точки закладки пробных площадей выбирали, исходя из особенностей рельефа и строения растительного покрова с учетом информации, содержащейся на топографических картах или аэрофотоснимках. Точки для закладки пробных площадей выбирали в зависимости положения в рельефе и условий местообитания. Пробные площади размещали в коренных (условно-коренных) сообществах. В отдельных случаях, при изучении вулканогенного воздействия на растительность, пробные площади закладывали в нарушенных сообществах, находящихся на разных стадиях восстановительных сукцессий.

**Методика описания растительных сообществ.** На пробной площади проводили детальный учет флористического состава фитоценоза по ярусам, перечет деревьев и кустарников. Для каждого вида определяли проективное покрытие (в процентах), среднюю высоту, фенофазу и жизненность. Для древесного яруса

указывали диаметр и сомкнутость крон, средние и максимальные диаметр и высоту стволов деревьев, средний и максимальный возраст, количество стволов, полноту и бонитет для каждого элемента леса. Состав пород древостоя определяли отдельно для каждого полога (подъяруса) перечислением всех входящих в него пород и оценивая участие каждой из них по 10-балльной шкале. При характеристике всходов и подроста указывали их видовой состав, возраст, высоту, количество экземпляров, происхождение (послеовое, семенное), характер распределения по площади, жизненное состояние. Количество подроста и всходов учитывали на всей пробной площади в целом, с последующим пересчетом на гектар. Отмечали общую сомкнутость подлеска (кустарникового яруса), видовой состав образующих его пород, проективное покрытие, максимальную и господствующую высоту каждого вида. При описании травяно-кустарничкового яруса оценивали его суммарное проективное покрытие, особенности сложения, сезонный аспект, вертикальную (подъярусы) и горизонтальную (синузии) структуру, высоту и сложение каждого подъяруса. Выявляли полный флористический состав травяно-кустарничкового яруса, отмечали проективное покрытие (в процентах или в баллах), среднюю высоту, фенофазу и жизненность каждого вида. При оценке проективного покрытия в баллах использовали 6-балльную шкалу покрытия-обилия, разработанную Ю.Н. Нешатаевым (Нешатаев и др., 1994): 6 — 75–100% (soc), 5 — 50–75% (cop<sup>3</sup>), 4 — 25–50% (cop<sup>2</sup>), 3 — 10–25% (cop<sup>1</sup>), 2 — 5–10% (sp), 1 — 1–5% (sol), + — единично, R (un).

При характеристике мохово-лишайникового яруса указывали его общее покрытие в процентах (отдельно для напочвенных, эпиксильных и эпилитных видов), мощность покрова (в сантиметрах), соотношение мхов и лишайников, их видовой состав, проективное покрытие, характер произрастания (отдельными экземплярами или дернинками) и распределения для каждого вида. Отдельно описывали внеярусную растительность. Отмечали имеющиеся признаки природных или антропогенных нарушений. В заключение указывали место данной пробной площади в экологических рядах, наличие переходов к окружающим фитоценозам. В наиболее типичных местообитаниях на пробных площадях закладывали почвенные разрезы и выполняли морфологические описания почв.

### 3.3. Методы обработки материала

**Табличный анализ.** При камеральной обработке материала применяли метод табличного анализа геоботанических описаний, разработанный на кафедре геоботаники Санкт-Петербургского университета (Нешатаев, 1971, 1987 и др.). Процедура обработки включала следующие этапы: 1) эколого-фитоценотический анализ описаний; 2) эколого-флористический анализ видового состава; 3) предварительная сортировка бланков описаний в соответствии с рабочими наименованиями сообществ; 4) ранжирование пробных площадей по ведущим факторам

среды; 5) составление первичной сводной таблицы описаний; 6) сравнительный анализ и перегруппировка описаний и видов; 7) выделение фитоценозов.

**Анализ межвидовых сопряженностей.** Для анализа видового состава фитоценозов применяли метод парных межвидовых сопряженностей, которые определяли с помощью коэффициента Бравэ-Пирсона (Василевич, 1969; Нешатаев, 1976, 1987; Айвазян и др., 1985).

Для расчетов использованы виды средней константности (от 20 до 60%). Величину  $K$  считали значимо отличной от 0, если была значима (при уровне 0,05) входящая в  $K$  величина  $\chi^2$  в соответствии с табличными критическими значениями  $\chi^2_{0,05}$  (Большев, Смирнов, 1983). На основе полученных достоверных коэффициентов построены графы распределения видов по корреляционным плеядам для некоторых формаций и их групп. Корреляционные плеяды видов были использованы нами ранее при классификации луговых и стланиковых сообществ (Нешатаева, 1983б, 1994а, б; Голубицкая, Нешатаева, 1994).

**Прямая ординация по градиентам увлажнения и богатства почв.** Для установления связи сообществ с показателями почвенного богатства и увлажнения применяли метод прямой ординации по морфологическим почвенным признакам с учетом экологии видового состава сообществ. Были использованы данные 327 описаний почвенных разрезов, выполненных на пробных площадях. Сначала по методике Л.Г. Раменского (1938) и с учетом опыта типологической классификации ЛенНИИЛХ (Федорчук, Дыренков, 1975) были составлены шкалы застойного увлажнения и богатства почв, а также выделена группа местообитаний с проточным увлажнением. При составлении шкалы застойного увлажнения все описания, не имеющие признаков проточного увлажнения (присутствие видов группы гигрофильного высокотравья, наличие мощного гумусового горизонта  $A_1$  или признаков осушения) были первоначально распределены между тремя ясно различающимися группами: 1) сообщества на торфяниках с обилием сфагновых мхов; 2) сообщества с обилием лишайников; 3) промежуточная группа, включающая зеленомошные леса и кедровостланики.

Таблица 3

Морфологические признаки почв, напочвенный покров и ступени увлажнения

Показатели	Ступени увлажнения			
	1	2	3	4
Мощность $A_0$ (или $A_t$ ) +Т, см	3–6	7–12	13–27	28–32 и более
Влажность верхнего минерального горизонта, баллы	1–2	2–3	3–4	5
Покровы, %: лишайников	> 20	< 20	< 20	0
зеленых мхов	< 20	0–90	0–90	1–2
сфагновых мхов	0	< 1	< 30	> 30

Примечание. Баллы влажности верхнего минерального горизонта: 1 — сухой, 2 — свежий, 3 — влажный, 4 — сырой, 5 — мокрый.

Для каждой из трех групп определяли значения почвенных признаков, ограничивающие от  $1/4$  до  $3/4$  ранжированного ряда. Затем промежуточная группа (3) была разделена на две группы (для большей детализации шкалы) путем деления ранжированного ряда на две части по медианному значению. В заключительном варианте шкалы использовали признаки, приведенные в табл. 3.

Для каждой ступени увлажнения были составлены шкалы почвенного богатства, в основу которых положены характер подстилки и выраженность гумусового горизонта. В качестве вспомогательного признака учитывали долю травянистых растений в составе травяно-кустарничкового яруса. Поскольку травянистый опад лучше поддается минерализации и обладает большей зольностью (Соколов, 1973), то доля участия трав закономерно повышается в ряду увеличения почвенного богатства. В результате были выделены типы местообитаний и разработаны схемы эколого-фитоценологических рядов, т.е. ординации в комплексных осях В.Н. Сукачева (1930).

**Информационно-логический анализ.** При анализе размещения растительных сообществ в зависимости от факторов рельефа применяли информационно-логический анализ (Пузаченко, Мошкин, 1969), позволяющий установить наиболее вероятные связи сообществ с высотными ступенями, экспозицией и крутизной склонов.

В результате были составлены таблицы коэффициентов коллигации, отражающие наиболее вероятное размещение каждой формации или группы ассоциаций по отношению к факторам рельефа (Нешатаев, Нешатаева, 1985) и схему высотного распределения растительных сообществ.

### 3.4. Принципы и методы классификации растительности

Многообразие задач по изучению растительности требует четкого представления о реальном разнообразии фитоценозов на исследуемой территории. Поэтому классификация растительности сопровождает любое геоботаническое исследование и необходима не только для инвентаризации объектов исследования, подбора пробных площадей, анализа биологического разнообразия растительных сообществ, но и для картографирования фитоценозов, определения их места в экологических и динамических рядах и решения многих других задач.

Растительность характеризуется рядом важных, только ей присущих признаков, которые необходимо учитывать при разработке классификации. Наиболее важными из них являются:

- флористический состав сообществ — набор видов различных жизненных форм и экологических типов, слагающих конкретный фитоценоз;
- структурно-ценотические особенности — строение сообществ вертикальное (ярусы, полога) и горизонтальное (синузии, микрогруппировки и др.), количественное соотношение доминирующих и содоминирующих видов каждого яруса, количественное соотношение экологических групп видов и т.п.;



- эколого-ценотические особенности — приуроченность конкретного сообщества к определенным условиям местообитания: почвенным, гидрологическим, ландшафтным и т.п., а также его место в экологических рядах сообществ;
- динамический статус — положение фитоценоза в сукцессионных рядах.

Существует много подходов к классификации растительности, которые отличаются как признаками, на которых основано отнесение фитоценозов к тем или иным синтаксонам, так и процедурой классификации. Поскольку фитоценозы обладают целым рядом признаков, классификация растительности может быть основана на различных критериях (топологических, флористических, структурно-ценотических, динамических, ландшафтно-географических и др.). Развитие фитоценологии в первой трети XX века привело к формированию трех основных классификационных направлений: *эколого-фитоценотического*, наиболее активно развивавшегося в России и Германии, *эколого-флористического* франко-швейцарской школы Браун-Бланке и *морфолого-статистического* шведской школы Дю-Рие (Александрова, 1969; Трасс, 1976; Блюменталь, 1990; Нешатаев, 2001a). Распространены также *топологические* и *эколого-динамические* классификации.

В основу эколого-флористической классификации положен набор видов растений, встречаемых в фитоценозе. При этом проективное покрытие (обилие) видов обязательного значения не имеет, но может быть принято во внимание на начальных этапах классификации. Принципы флористической классификации разработаны И. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Существует ряд модификаций метода Браун-Бланке, одна из которых широко применяется в работах представителей Уфимской геоботанической школы (Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, 1985, 1986a, б, в, 1988, 1989a, б; Соломещ, 1994; Миркин, Наумова, 1998, и др.). Иерархическая система синтаксонов флористической классификации включает следующие единицы: *ассоциация*, *союз*, *порядок*, *класс*. Основной единицей является ассоциация, но широко используются и единицы более низкого ранга — *субассоциация*, *вариант*, *фация*. На первом этапе классификационной процедуры выделяют группы дифференцирующих видов, с помощью которых разбивают весь массив геоботанических описаний на *фитоценоны* — классификационные единицы неопределенного ранга. Затем массив описаний сортируют таким образом, чтобы описания, включающие одну и ту же группу дифференцирующих видов, встречающихся с высоким постоянством, попали в одни и те же фитоценоны, которым впоследствии придается синтаксономический ранг. При увеличении количества анализируемых описаний первоначальный ранг синтаксона может меняться, поэтому результаты классификации у разных авторов нередко отличаются (Миркин, 1986a, б).

В основу топологических классификаций положено распределение фитоценозов в координатной сетке, осями которой являются влажность и богатство почв. Топологические классификации созданы представителями украинской школы лесной типологии (Алексеев, 1928; Воробьев, 1953) и Л.Г. Раменским, который разработал и использовал метод экологических шкал при выделении «типов земель» (Раменский, 1938, 1971; Раменский и др., 1956).

Эколого-динамические классификации отражают смены растительных сообществ во времени и наиболее выражены в лесной типологии. Сущность динамического подхода сформулирована в работах А.К. Каяндера (Cajander, 1926), С.Я. Соколова (1929) и Б.А. Ивашкевича (1933), которые считали, что в одни и те же классификационные единицы следует объединять сообщества, сменяющие друг друга в возрастных и восстановительных рядах в тех или иных условиях местообитания. Эти идеи получили развитие в работах Б.П. Колесникова (1956, 1958, 1961а, 1974), И.С. Мелехова (1968, 1976, 1980), В.Б. Сочавы (1972). В последние десятилетия динамический подход к классификации растительности развивается В.Н. Федорчуком (1976, 1979, 1992), В.С. Ипатовым с сотрудниками (Ипатов, 1990; Ипатов и др., 1991, и др.). В.С. Ипатовым также разработана иерархическая система классификационных единиц эколого-динамической классификации (Ипатов, 1990; Ипатов, Герасименко, 1992; Ипатов, Кирикова, 1997).

По нашему мнению, действительно геоботаническая (ценотическая) классификация должна учитывать прежде всего особенности структуры сообществ и ценотические отношения видов различных экобиоморф. Кроме того, при ценотическом подходе необходимо учитывать также флористические и экологические особенности сообществ. Всем этим условиям отвечает эколого-фитоценотическая классификация, разработанная яркими представителями Ленинградской геоботанической школы В.Н. Сукачевым, А.П. Шенниковым, Е.М. Лавренко, А.А. Корчагиным, И.Х. Блюменталем и многими другими (Сукачев, 1928, 1930, 1934; Шенников, 1962, 1964; Ниценко, 1966; Лавренко, 1982; Блюменталь, 1990; Ипатов, Кирикова, 1997; Нешатаев, 1981, 2001а, б; Нешатаева, Нешатаев, 2002б, и др.). Она является наиболее оптимальной при изучении растительных сообществ, так как позволяет учитывать при выделении классификационных единиц их самые существенные признаки — наличие эдификаторной синузии, структуру фитоценозов и количественное соотношение запасов фитомассы в различных компонентах сообщества (через проективное покрытие или обилие видов, синузий, ярусов и др.). Такая классификация строится на учете легко распознаваемых признаков растительных сообществ, основана на критериях, поддающихся количественному учету и объективной проверке, и отнесение фитоценозов к тому или иному синтаксону возможно без проведения длительных и сложных исследований. Кроме того, эколого-фитоценотическая классификация является гибкой, предусматривает возможность внесения дополнений и изменений, способна к дальнейшему развитию по мере накопления новых научных знаний и новой информации о растительных сообществах, без нарушения положенных в ее основу принципов.

### **Основные синтаксономические единицы эколого-фитоценотической классификации**

Основной классификационной единицей является **ассоциация** — абстрактное понятие, объединяющее сходные фитоценозы путем их сравнения и выявления

сходства их существенных признаков. Иначе говоря, понятие об ассоциации мы составляем себе путем отвлечения (абстрагирования) и обобщения признаков, указывающих на сходство фитоценозов, пренебрегая некоторыми индивидуальными различиями сравниваемых сообществ (Шенников, 1964). Таким образом, ассоциация, в отличие от конкретных фитоценозов, представляет собой «обобщенную конкретность», иными словами, ассоциация — это тип фитоценоза. Каждый фитоценоз является конкретным представителем своего типа, то есть относится к определенной ассоциации. Следовательно, для установления общих признаков ассоциации и выявления частных отличий отдельных фитоценозов необходимо провести сравнение нескольких фитоценозов одного типа. Определение ассоциации, принятое Брюссельским ботаническим конгрессом (1910 г.), устанавливает ее важнейшие признаки: *флористический состав, физиономия* (строение, внешний вид) и *условия местообитания*.

В эколого-фитоценологическом направлении русской геоботанической школы к одной ассоциации относятся фитоценозы, сходные по господствующим в каждом ярусе видам растений, находящимся в близких количественных соотношениях, при значительном сходстве состава сопутствующих видов и их количественных соотношений (Шенников, 1964; Ипатов, Кирикова, 1997). Иными словами, к одной ассоциации относятся фитоценозы сходного флористического состава и структуры, которые отражают сходство взаимоотношений между растениями в сходных условиях местообитания. Близкие по этим признакам сообщества имеют общие как статические (структурные, физиономические), так и динамические черты: сходные амплитуды сезонных и многолетних изменений, сходное положение в сукцессионных рядах, сходная реакция на внешние (естественные и антропогенные) воздействия.

Таким образом, основой для объединения сообществ в одну ассоциацию является общность видового состава доминантов и характерного ядра сопряженных видов, встречающихся в фитоценозах, относящихся к данной ассоциации на всем ее ареале. Следовательно, ассоциация рассматривается как синтаксономическая единица низшего ранга, имеющая определенный экологический и географический ареал и являющаяся основной единицей для построения иерархических классификаций. При детальном исследовании растительности целесообразно использовать также синтаксоны, подчиненные ассоциации, — субассоциации, социации, варианты ассоциаций (Резолюция..., 1972). **Субассоциации** выделяются по следующим признакам: различия в количественных соотношениях доминантов и содоминантов, наличие не характерных для ассоциации в целом субдоминантов и содоминантов, а также некоторых сопутствующих видов, особенности экологических условий местообитания. Следовательно, субассоциации — это экологические варианты ассоциаций. Различаются субассоциации климатогенные, эдафогенные, региональные и сукцессионные.

В эколого-фитоценологических классификациях основной единицей среднего ранга является **формация**, выделяемая по доминирующему виду (видам) господ-

ствующей эдификаторной синузии (господствующего яруса). К одной формации относятся ассоциации, в которых господствующий ярус сложен одним и тем же доминирующим видом (видами). Допускается существование полидоминантных формаций (Шенников, 1964; Ипатов, Кирикова, 1997). Важными качествами этой синтаксономической единицы являются простота и объективность ее выделения, легкость распознавания в природе, удобство применения при построении классификации, возможность использования для анализа ботанико-географической роли основных лесообразующих пород и других эдификаторов и доминантов растительного покрова и др. При выделении формации рекомендуется учитывать не только доминирующие виды, но также принимать во внимание и другие признаки сообществ: общность доминанта климаксовой серии для серийных сообществ, ботанико-географический и эколого-ценотический ареал эдификатора, особенности структуры сообществ и т.п. (Резолюция..., 1972).

Основной синтаксономической единицей высшего ранга является **тип растительности**, выделяемый на эколого-физиономической основе по преобладающей эковиоморфе (или набору эковиоморф) господствующей эдификаторной синузии.

Три основные синтаксономические единицы — ассоциация, формация, тип растительности — являются главными и универсальными в системе соподчиненных подразделений растительности любого района земли. Помимо основных синтаксономических единиц имеются вспомогательные. Каждая низшая единица подчинена единицам более высокого синтаксономического ранга. При построении иерархических классификаций в качестве синтаксономических единиц среднего ранга используют такие единицы, как **группа ассоциаций, класс ассоциаций, группа формаций, класс формаций, подтип растительности**.

### Диагностические признаки ассоциаций

Исследуя свойства растительных сообществ (фитоценозов) и ассоциаций, можно выделить две группы признаков — признаки аналитические (частные) и признаки синтетические (общие). Частные признаки характеризуют отдельные конкретные фитоценозы — видовой состав каждого из них, количественные соотношения видов, особенности структуры и динамики. Общие признаки характеризуют ассоциацию, их можно установить методом сравнения фитоценозов, относимых к данной ассоциации. Эти признаки в совокупности составляют диагноз ассоциации. Диагностические признаки, характеризующие ассоциацию, устанавливают сравнительным изучением нескольких фитоценозов методом их сопоставления в сводной таблице геоботанических описаний (табличный анализ).

Фитоценотическая таблица представляет собой сводку описаний и содержит информацию о видовом составе, ярусном строении и количественном соотношении видов и ярусов для каждого фитоценоза. В клетках таблицы указано значение проективного покрытия для каждого вида (и для каждого яруса) в каждом

конкретном фитоценозе. По таблице определяют общее количество видов в ассоциации, характеризующее ее флористическую насыщенность и являющееся диагностическим признаком. Таблица позволяет охарактеризовать ассоциацию по степени постоянства присутствия в ней тех или других видов, т.е. установить константность видов — важный диагностический признак ассоциации. Константность определяется по количеству фитоценозов, в которых встречен данный вид, и выражается в процентах от общего количества описаний. Обычно различают пять классов константности (%): I — 1–20, II — 21–40, III — 41–60, IV — 61–80, V — 81–100. Анализируя количество и состав доминирующих видов господствующего яруса и подчиненных ярусов, можно определить, является ли данная ассоциация монодоминантной или полидоминантной, а также установить особенности ее сложения и структуры (Нешатаев, 1987). Эти характеристики также являются диагностическими признаками ассоциации. При достаточном количестве описаний количественные характеристики видов и сообществ ассоциации можно проанализировать статистическими методами.

Диагностические признаки ассоциации мы устанавливали сравнительным изучением нескольких (не менее 5) сходных фитоценозов путем их сопоставления в сводной таблице геоботанических описаний. С помощью табличного анализа определяли общее количество видов в ассоциации, характеризующее ее флористическую насыщенность, степень флористической однородности, устанавливали константность каждого вида. Анализируя количество и состав доминирующих видов подчиненных ярусов, устанавливали особенности сложения и структуры сообществ ассоциации.

### **Номенклатура синтаксонов эколого-фитоценотической классификации**

Классификация растительности, основанная на комплексе признаков растительных сообществ, требует точной, понятной и удобной номенклатуры. Система латинских наименований растительных ассоциаций и формаций была впервые предложена в 1896 г. Сернандером и впоследствии развита и дополнена многими другими геоботаниками. В то же время отсутствие четко сформулированных номенклатурных правил длительное время являлось тормозом для успешного развития и совершенствования эколого-фитоценотического метода классификации. Попытка обобщить накопленный опыт и сформулировать единые правила наименования синтаксонов была предпринята В.Ю. Нешатаевым, в 1989 г. впервые разработавшим Проект Всесоюзного кодекса фитоценологической номенклатуры. В последующие годы поступило много предложений по его усовершенствованию и дополнению. В новой редакции Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры опубликован в 2001 г. (Нешатаев В., 2001).

Название формации образуют из наименования доминирующего вида (или содоминирующих видов) с прибавлением к корню родового названия суффикса «-eta». Если необходим видовой эпитет, то его приводят в родительном падеже.

Если название формации образуется из названий двух содоминирующих видов, то к родовому названию вида, стоящего на первом месте, прибавляют суффикс «-*eto*», а к родовому названию вида, стоящего на втором месте — суффикс «-*eta*». Между названиями видов ставится тире. При необходимости использования видовых эпитетов при наименовании формаций оба видовых эпитета приводятся в родительном падеже. При наименовании ассоциаций используют бинарные (двойные) названия, состоящие из существительного — названия формации, в котором суффикс «-*eta*» заменяется на суффикс «-*etum*», и прилагательного (эпитета), указывающего на доминанта (или содоминантов) подчиненного яруса. При необходимости указывают два содоминирующих вида подчиненных ярусов, тогда к основе латинского родового названия первого вида добавляется суффикс «-*oso*». Видовые эпитеты доминантов подчиненных ярусов при необходимости могут приводиться или быть заключены в скобки, при последующем упоминании могут быть опущены. Название субассоциации состоит из названия ассоциации, к которой она относится, и эпитета, соединенных сокращенным словом «*subass.*», эпитет может быть образован от названия какого-либо вида, характеризующего субассоциацию, либо являться прилагательным, характеризующим экологические, структурные и другие признаки субассоциации или ее географическое распространение.

Номенклатуру синтаксонов мы принимаем в соответствии с рекомендациями Проекта Всероссийского кодекса фитоценотической номенклатуры (Нешатаев, 2001). Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке «Сосудистые...» (1985 — 1996), в иных случаях — по «Каталогу флоры Камчатки» (Якубов, Черныгина, 2004), мохообразных — по М.С. Игнатову и О.М. Афоной (1992), лишайников — по А.Г. Микулину (1990).

### **3.5. Эколого-фитоценотическая классификация растительности полуострова Камчатка**

Нами разработана единая эколого-фитоценотическая классификация растительности Камчатки. В соответствии с рекомендациями III Всесоюзного совещания по классификации растительности (1971), мы принимаем концепцию крупных, экологически обособленных ассоциаций. При выделении ассоциаций мы учитывали флористический состав фитоценозов, соотношение эколого-фитоценологических групп видов и доминантов, особенности структуры сообществ в связи с условиями местообитания, а также принимали во внимание фитоценотическую и географическую замещаемость видов. К одной ассоциации мы относим фитоценозы, имеющие близкий флористический состав и ценотическую структуру, которые отражают сходство взаимоотношений между растениями в аналогичных условиях местообитания. Основанием для объединения сообществ в одну ассоциацию является общность видового состава доминантов и характерного ядра

сопряженных видов, встречающихся в фитоценозах данной ассоциации. В пределах ассоциаций выделяли субассоциации по составу доминирующих видов и особенностям флористического состава сообществ, отражающим экологическое своеобразие фитоценозов.

Растительные сообщества полуострова Камчатка отнесены к 95 формациям, 42 группам формаций, 25 классам формаций, объединенных в 7 типов растительности.

## СХЕМА ВЫСШИХ СИНТАКСОНОВ ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Pinetion sylvestris* (*Silva boreales*) —  
бореальные и гемибореальные леса

Подтип *Piceetium* (*Aciculari silva boreales*, *Aciculilignosa*, *Aciculidendrosa*) —  
бореальные и гемибореальные хвойные леса

Класс формаций *Piceetosa* (*Sempervirentidendrosa*) —  
вечнозеленые темнохвойные бореальные леса

Группа формаций *Piceetosum ajanensis* — дальневосточные бореальные темнохвойные леса

Формация *Abieteta gracilis* — пихтарники из пихты грациозной

Формация *Piceeta ajanensis* — ельники из ели аянской

Класс формаций *Laricetosa gmelinii* (*Therodendrosa*) —  
летнезеленые светлохвойные бореальные и гемибореальные леса

Группа формаций *Laricetosum gmelinii* — летнезеленые сибирско-дальневосточные светлохвойные леса

Формация *Lariceta cajanderi* — лиственничники из лиственницы Каяндера

Формация *Sublariceta cajanderi* — лиственничные редколесья из лиственницы Каяндера

Подтип *Betuletium pendulae* (*Aestivali silva boreales*, *Aestilignosa*) —  
бореальные и гемибореальные лиственные леса

Класс формаций *Betuletosa tortuosae* —  
субаркто-бореальные и горные мелколиственные леса

Группа формаций — *Betuletosum ermanii* — дальневосточные субаркто-бореальные и горные мелколиственные леса

Формация *Betuleta ermanii* — каменноберезовые леса

Класс формаций *Betuletosa pendulae* —  
бореальные и гемибореальные мелколиственные леса

Группа формаций *Betuletosum platyphyllae* — сибирско-дальневосточные мелколиственные леса

Формация *Betuleta platyphyllae* — белоберезовые леса

Формация *Populeta tremulae* — осиновые леса

- Класс формаций *Populetosu suaveolentis* — бореальные и гемибореальные восточносибирско-дальневосточные пойменные леса
- Группа формаций *Chosenietosum arbutifoliae* — восточносибирско-дальневосточные узколистные (чозениевые и ивовые) пойменные леса
- Формация *Chosenieta arbutifoliae* — чозенники
- Формация *Saliceta udensis* — ивняки из ивы удской
- Группа формаций *Populetosum suaveolentis* — восточносибирско-дальневосточные широколистные (тополевые, ольховые и черемуховые) пойменные леса
- Формация *Populeta suaveolentis* — тополевики из тополя душистого
- Формация *Alneta hirsutae* — ольшаники из ольхи пушистой
- Формация *Padeta avii* — черемушники

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Salicetion (Fruticosa)* — гемибореальные, бореальные, субальпийские и субарктические стланики и кустарники

Подтип растительности — *Pinetium pumilae (Pumilidendrosa)* — субаркто-бореальные, субальпийские и подгольцовые стланики и кустарники

Класс формаций *Pinetosa pumilae* — субаркто-бореальные и подгольцовые стланики

- Группа формаций *Pinetosum pumilae* — сибирско-дальневосточные субаркто-бореальные и подгольцовые темнохвойные стланики
- Формация *Pineta pumilae* — кедровые стланики
- Группа формаций *Alnetosum fruticosae* — сибирско-дальневосточные субаркто-бореальные, субальпийские и подгольцовые лиственные стланики
- Формация *Alneta kamtschaticae* — ольховые стланики
- Формация *Sorbeta sambucifoliae* — рябинники из рябины бузинолистной

Подтип растительности *Salicetium pulchrae* — бореальные и субарктические лиственные кустарники

Класс формаций *Salicetosa pulchrae* — бореальные и субарктические мезофитные листопадные кустарники

- Группа формаций *Salicetosum pulchrae* — гигромезофитные кустарники
- Формация *Saliceta pulchrae* — ивняки из ивы красивой
- Формация *Saliceta alaxensis* — ивняки из ивы аляскинской
- Формация *Saliceta pseudopentandrae* — ивняки из ивы ложнопятыпятичичиной
- Формация *Saliceta hastatae* — ивняки из ивы копьевидной
- Формация *Sorbarieta sorbifoliae* — рябинника рябинолистного
- Формация *Spiraeeta salicifoliae* — спиреи иволистной
- Формация *Potentilleta fruticosae* — лапчатки кустарниковой
- Группа формаций *Loniceretosum caeruleae* — бореальные и гемибореальные мезофитные листопадные кустарники
- Формация *Lonicereta caeruleae* — жимолости сизой
- Формация *Roseta amyotis* — шиповника тупоушкового
- Формация *Roseta acicularis* — шиповника иглистого
- Группа формаций *Rosetosum rugosae* — бореальные галопсаммофитные листопадные кустарники
- Формация *Roseta rugosae* — шиповника морщинистого



Класс формаций *Myricetosa tomentosae* — бореальные гигрофитные листопадные кустарники

Группа формаций *Myricetosum tomentosae* — дальневосточные бореальные гигрофитные листопадные кустарники

Формация *Myriceta tomentosae* — восковника войлочного

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Vaccinieta uliginosii-Empetretion (Ericion)* — сообщества арктических, субарктических и подгольцовых микротермных стелющихся кустарников, кустарничков, мхов и лишайников (тундровый)

Класс формаций *Betuletosa nanae* — арктобореальных, субарктических и арктовысокогорных психрофитных листопаднокустарниковых тундр

Группа формаций *Betuletosum nanae* — карликовые березнячки (ерники)

Формация *Betuleta exilis* — ерники из березки тощей

Формация *Betuleta divaricatae* — ерники из березки растопыренной

Класс формаций *Rhododendretosa aurei (Sempervirentifruticosa)* — подгольцовые микромезотермные психрофитные зимнезеленые кустарниковые тундры

Группа формаций *Rhododendretosum aurei* — подгольцовые вечнозеленые психромезофитные кустарниковые тундры

Формация *Rhododendreta aurei* — рододендрона золотистого

Класс формаций *Vaccinieta uliginosii – Empetretosa (Ericetosa)* — микротермно-мезопсихрофитно-кустарничковые тундры и пустоши

Группа формаций *Empetretosum* — эрикоидные кустарничковые тундры и пустоши

Формация *Empetreta sibirici* — шикшевая

Формация *Vaccinieta uliginosii* — голубичная

Формация *Vaccinieta vulcanori – Empetreta sibirici* — голубично-шикшевая

Формация *Phyllococeta caerulei* — филлодоце сизой

Формация *Phyllococeta aleuticae* — филлодоце алеутской

Формация *Loiseleuria procumbentis* — луазелеурии лежачей

Формация *Arctoeta alpinii* — арктоуса альпийского

Формация *Rhododendreta camtschatici* — рододендрона камчатского

Группа формаций *Salicetosum arctici* — ивковые кустарничковые тундры

Формация *Saliceta arctici-sphenophyllae* — ивы арктической

Формация *Saliceta reticulatae* — ивы сетчатой

Формация *Saliceta sphenophyllae* — ивы клинолистной

Формация *Saliceta chamissonis* — ивы Шамиссо

Группа формаций *Dryadetosum* — дриадовые тундры

Формация *Dryadeta punctatae* — дриады точечной

Класс формаций *Cladonietosa* — арктобореальные и высокогорные лишайниковые тундры и пустоши

Группа формаций *Cladinetosum* — арктобореальные кустистые кладониевые тундры и пустоши

Формация *Cladineta arbusculae-rangiferinae* — ягельные кладониевые тундры и пустоши

- Группа формаций *Cetrarietosum nivalis* — арктовысокогорные лишайниковые тундры  
Формация *Stereocauleta alpinii* — стереокаулона альпийского  
Формация *Cetrarieta nivalis* — цетрарии приснежной  
Формация *Alectorieta ochroleucae* — алекториевая

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Festucetion pratensis (Prata, Prataherbosa)* — луговой

Класс формаций *Filipenduletosa camtschaticae* — крупнотравные  
гигромезофитные луга

- Группа формаций *Filipenduletosum camtschaticae* — дальневосточные крупнотравные  
гигромезофитные луга  
Формация *Filipenduleta camtschaticae* — шеломайниковая  
Формация *Senecieta cannabifolii* — крестовника коноплелистного

Класс формаций *Festucetosa pratensis (Prata genuina)* —  
настоящие луга

- Группа формаций *Calamagrostidetosum langsdorffii* — сибирско-дальневосточные  
крупнозлаковые луга  
Формация *Calamagrostideta langsdorffii* — вейника Лангсдорфа  
Формация *Phalaroideta arundinaceae* — канареечниковая

- Группа формаций *Saussurieto-Geranietosa* — камчатские бореальные и субальпийские  
мезофитные разнотравные луга

Формация *Saussurieta pseudo-tilesii* — *Geranieta erianthis* — соссюреево-герание-  
вая  
Формация *Angeliceta ursinii* — дудника медвежьего

- Группа формаций *Sanguisorbetosa tenuifolii* — бореальные и субальпийские гигроме-  
зофитные разнотравные луга

Формация *Irideta setosi* — ирисовые луга  
Формация *Sanguisorbeta tenuifolii-officinalis* — кровохлебковые луга

- Группа формаций *Chamerietosa angustifolii* — бореальные послелесные мезофитные  
луга

Формация *Chamerieta angustifolii* — иван-чая узколистного  
Формация *Artemisieta opulentis* — полыни пышной

Класс формаций *Parageetosa calthifolii* — микротермные (субальпийские)  
мезофитные и гигромезофитные луга

- Группа формаций *Parageetosum calthifolii* — субальпийские мезофитные луга

Формация *Parageeta calthifolii* — лжегравилата калужницелистного  
Формация *Artemisieta arcticae* — полыни арктической

- Группа формаций *Juncetosum beringensis* — субальпийские гигромезофитные луга

Формация *Junceta beringensis* — ситника берингийского

Класс формаций *Leymetosa mollis (Prata halophytica)* —  
приморские луга

- Группа формаций *Leymetosum mollis* — приморские псаммогалофитные луга

Формация *Leymeta mollis* — волоснецовая

- Группа формаций *Chamaepericlymetosum suescici* — приморские галопсихромезофит-  
ные луга

Формация *Chamaepericlymeta suescici* — дереновая

Класс формаций *Fimbristiletosa ochotensis* (*Prata thermophytica*) — термофитные луга

Группа формаций *Fimbristiletosum ochotensis* — камчатские термофитные луга

Формация *Fimbristileta ochotensis* — фимбристилиса охотского

Формация *Agrostideta geminatae* — полевицы парной

Формация *Eleocharideta kamtschaticae* — болотницы камчатской

Подтип *Kobresietium* — криоксеромезофитные луга

Класс формаций *Kobresietosa* — арктобореальные и высокогорные криоксеромезофитные луга

Группа формаций *Kobresietosum* — криоксеромезофитные альпийские кобрезиевые луга

Формация *Kobresieta myosuroides* — кобрезии мышехвостниковой

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Phragmitetion* (*Phorbion, Paludoherbosa*) — гигрофитнотравяной

Класс формаций *Phragmitetosa* — гигрофитнотравяной

Группа формаций *Phragmitetosum* — циркумбореальных гигрофитных крупных граминоидов

Формация *Scyrpeta tabernaemontani* — камыша Таберномонтана

Формация *Typheta latifoliae* — рогоза широколистного

Класс формаций *Magnocaricetosa* — гигрофитноосоковый

Группа формаций *Magnocaricetosum* — гигрофитноосоковая

Формация *Magnocariceta* — крупноосочники

Группа формаций *Caricetosum limosae* — гигрофитные мелкоосочники и сообщества других граминоидов

Формация *Cariceta limosae* — осоки топяной

Формация *Triglochineta maritimae* — триостренника морского

Формация *Triglochineta palustris* — триостренника болотного

Группа формаций *Uliginiherbetosum* — болотнотравяная

Формация *Uliginiherbeta* — болотнотравяная

Формация *Hippurideta vulgaris* — хвостника обыкновенного

Формация *Hippurideta tetraphyllae* — хвостника четырехлистного

Формация *Alismateta plantago-aquatici* — частухи подорожниковой

Группа формаций *Equisetetosum fluviatilis* — гигрофильные хвощовники

Формация *Equiseteta fluviatilis* — хвоща топяного

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Potamogetonetion natantis* (*Aquation, Hydroherbosa*) — гидрофитнотравяной

Класс формаций *Potamogetonetosa natantis* — сообщества плавающих пресноводных гидрофитов

Группа формаций *Potamogetonetosum perfoliati* — свободноплавающих растений

Формация *Potamogetoneta* — свободноплавающих рдестов

Формация *Sparganieta* — ежеголовников

Группа формаций *Utricularietosum* — свободноплавающих микстрофных (насекомо-ядных) растений

Формация *Utricularieta* — пузырчаток

Класс формаций *Batrachietosa trichophylli* — прикрепленных гидрофитов

Группа формаций *Batrachietosum trichophylli* — прикрепленных пресноводных гидрофитов

Формация *Batrachieta trichophylli* — шелковника волосистого

Формация *Myriophyleta* — урутей

Формация *Ceratophylleta demersi* — роголистника погруженного

Группа формаций *Zosteretosum marinae* — прикрепленных приморских и морских гидрофитов

Формация *Zostereta* — взморников

Формация *Ruppia occidentalis* — руппии западной

Формация *Zannichellieta repentis* — занникеллии ползучей

Класс формаций *Nupharetosa* (syn.: *Nymphoherbosa*) — нимфейная растительность — прикрепленных гидрофитов с подводными и плавающими листьями

Группа формаций *Nupharetosum* — растительность прикрепленных гидрофитов с подводными и плавающими листьями

Формация *Nymphaeeta tetragonae* — кувшинки четырехугольной

Формация *Nuphareta pumili* — кубышки малой

Формация *Persicarieta amphibii* (syn.: *Polygoneta amphibii*) — горца земноводного

Формация *Sagittarieta natantis* — стрелолиста плавающего

Формация *Potamogetoneta natantis* — рдеста плавающего

Класс формаций *Lemnetosa minoris* (syn.: *Aquoherbosa*) — свободноплавающих наводных растений

Группа формаций *Lemnetosum minoris* — свободноплавающих наводных растений

Формация *Lemneta minoris* — *trisolcae* — рясок маленькой и тройчатой

Формация *Spirodelieta polyrrhizae* — многокоренника обыкновенного

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Sphagnetion* (*Hygrosphagnion*) — гигрофитномоховой

Класс формаций *Sphagnetosa* — сфагновый

Группа формаций *Sphagnetosum* — сфагновая

Формация *Sphagneta* — сфагновая

Формация *Herbosphagneta* — травяно-сфагновая

Класс формаций *Hypnetosa* — гигрофитногипновый

Группа формаций *Hypnetosum* — гигрофитногипновая

Формация *Hypneta* — гипновая

## Глава 4. ГЕОБОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КАМЧАТКИ

### 4.1. Бореальные хвойные леса

#### 4.1.1. Ельники из ели аянской

Еловые леса полуострова, образованные елью аянской (*Picea ajanensis* Fisch.), являются реликтовыми, находятся на северной границе ареала (рис. 6) и представляют значительный ботанико-географический интерес. В доледниковое время еловые леса были широко распространены на Камчатке, встречаясь в границах современного распространения каменноберезовых лесов (Карпачевский, Метельцева, 1966; Шамшин, 1967). За время четвертичных оледенений ель вымерла в районах Западной и Северной Камчатки, где она существовала еще в период позднеплейстоценового межледниковья (Гептнер и др., 1965; Малаева, 1967; Скиба, 1975). Особенности современного распространения ели лишь в северном и среднем районах Центральной Камчатской депрессии, с большим перерывом между ними, объясняются историческими причинами, которые связаны с динамикой растительного покрова Камчатки во время плейстоценовых оледенений.

**Таксономический статус камчатской ели.** Вопрос о таксономическом положении, номенклатуре и объеме вида ели на Камчатке остается дискуссионным. Так, В.Л. Комаров (1927, 1934, 1940) выделял на Камчатке вид *Picea ajanensis* Fisch. Э. Хультен (Hultsn, 1927) относил камчатские ели к виду *P. jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. Впоследствии эти два вида рассматривали как синонимы (Комаров, 1934; Васильев, Уханов, 1949), причем Я.Я. Васильев отнес ель аянскую к *P. jezoensis*, а вид *P. ajanensis* свел в ее синонимы. В 1929 г. по гербарным сборам Шведской Камчатской экспедиции из окрестностей села Камаки (Усть-Камчатский р-н) был описан новый вид *P. kamtchatkensis* Lacass. (Lacassagne, 1929, 1934), который признал В.Л. Комаров (Комаров, 1934). Однако Я.Я. Васильев (Васильев, Уханов, 1949), В.Н. Васильев (1950) и Е.Г. Бобров (1971, 1978) не приняли этой точки зрения. В.Н. Васильев (1950) относил ель аянскую к секции *Omorica* и выделял в ее пределах пять видов дальневосточных елей. Ель, произрастающую на Камчатке, он выделял как отдельный вид *P. microsperma* Carr. Однако эта точка зрения также не была принята систематиками. В сводке С.К. Черепанова (1995) оба этих вида считаются синонимами *P. ajanensis*. Е.Г. Бобров (1971, 1978) относит ель аянскую к секции *Casicta*, которую подразделяет на три

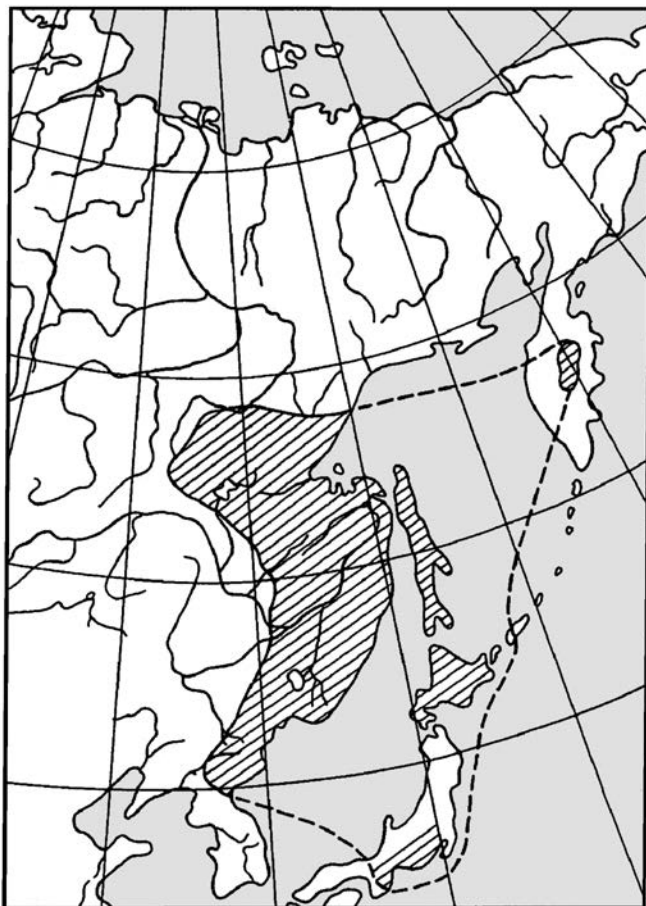


Рис. 6. Ареал *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. (по: Манько, 1987).

серии. К серии *Ajanensis*, кроме дальневосточной ели *P. ajanensis* Fisch., он относит также японские виды *P. jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr., *P. hondoensis* Mayr. и североамериканский вид *P. sitchensis* (Bong.) Carr. В настоящей работе мы придерживаемся взглядов Е.Г. Боброва (1971, 1978).

**Эколого-биологические особенности.** Ель аянская — дерево первой величины с прямым стволом и хорошо развитой, низко опущенной кроной. Протяженность кроны составляет около 60–80% от высоты дерева. Очищенность ствола от сучьев слабая, сухие сучья начинаются на высоте около 1 м от поверхности почвы. На Камчатке предельный возраст ели составляет 450–500 лет, максимальный диаметр 102 см, высота 33,5 м. Наибольший запас в долинных ельниках полуострова составляет 470 м<sup>3</sup>/га (Манько, Ворошилов, 1973, 1978). На Камчатке ель

аянская является довольно морозоустойчивой древесной породой, однако ее подрост могут повреждать весенние заморозки. Отмечены частые случаи облома вершин подроста под снегом, что является основной причиной смены главной оси роста ели и ее многовершинности. Корневая система у ели аянской поверхностная, основная масса корней залегает на глубине 25–30 см (Левус, 1981). Важной особенностью елового подроста является его высокая теневыносливость, для него характерен длительный период замедленного роста, иногда длящийся до 150–200 лет (Манько, Ворошилов, 1977, 1978). На северной границе ареала древостои ели аянской нередко ослаблены и подвержены грибным болезням: в них отмечены 9 видов древоразрушающих грибов (Любарский, Васильева, 1975). Патогенные грибы вызывают стволовые и корневые гнили, кроме того, в числе повреждений часто отмечаются морозобойные трещины и облом вершин.

**Общая характеристика камчатских ельников.** Ель аянская в Центральной Камчатской депрессии является основной лесообразующей породой на нормально дренированных местообитаниях, которые длительное время не подвергались антропогенным и вулканогенным нарушениям. Экологический ареал ели аянской на Камчатке довольно широк, он включает практически все местообитания лиственницы Каяндера, за исключением заболоченных участков и вертикального подпояса горных лиственничных редколесий. На Камчатке ель аянская отличается особой устойчивостью к атмосферному загрязнению, поскольку она способна переносить периодическое воздействие вулканических газов и вулканической пыли.

Существенным отличием еловых лесов Камчатки от других дальневосточных ельников является отсутствие в них пихты, что сближает их с сообществами ели аянской северо-западной части Амурской области и Хабаровского края, также находящимися на северной границе ареала (Манько, Ворошилов, 1977; Манько, 1987). Важной особенностью камчатских ельников является их высокая динамичность, обусловленная воздействием современного вулканизма и сопутствующих ему природных явлений. Кроме того, для ельников Камчатки характерны некоторая флористическая обедненность и невысокое синтаксономическое разнообразие сообществ.

Общая характеристика ельников Центральной Камчатки приведена в ряде работ (Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938, 1940; Зонн и др., 1963; Шамшин, 1967б; Кабанов, 1969; Манько, Ворошилов, 1973, 1977, 1978; Krestov, Nakamura, 2003, и др.).

Принципы классификации аянских темнохвойных (елово-пихтовых) лесов предложены Ю.И. Манько (1983б, 1986, 1989), выделившим в пределах этой формации четыре субформации (по степени участия в них пихты). В пределах каждой субформации он предложил выделять географические фации (по особенностям климата и наличию других постоянно действующих факторов). Еловые леса Камчатки отнесены им к субформации аянских еловых лесов (без участия пихты) и камчатской географической фации.

### Классификация еловых лесов Камчатки

По результатам наших исследований (Нешатаева и др., 2003, 2004), а также работ В.Г. Туркова (1964), В.А. Шамшина (1967б), Ю.И. Манько и В.Н. Ворошилова (1977, 1978), А.Н. Сидельникова (1982) и других сообщества еловых лесов в районах Центральной Камчатки представлены 8 ассоциациями, объединенными в три группы ассоциаций:

Формация *Piceeta ajanense* — ельники из ели аянской

Группа асс. 1. *Piceeta ajanense hylocomiosa* — ельники зеленомошные

Асс. 1. *Piceetum ajanense hylocomiosum* — ельник зеленомошный

Асс. 2. *Piceetum ajanense nanoherbosum* — ельник низкотравный

Субасс. 1. *typicum* — типичная

Субасс. 2. *nanofilicosum* — ельник мелкопапоротниковый

Асс. 3. *Piceetum ajanense equisetosum sylvaticae* — ельник хвощовый

Асс. 4. *Piceetum herboso-hylocomiosum* — ельник разнотравно-зеленомошный

Группа асс. 2. *Piceeta ajanense fruticoso-herbosa* — ельники кустарниково-разнотравные

Асс. 5. *Piceetum ajanense fruticoso-herbosum* — ельник кустарниково-разнотравный

Асс. 6. *Piceetum ajanense hylocomioso-herbosum* — ельник зеленомошно-разнотравный

Асс. 7. *Piceetum ajanense altiherbosum* — ельник высокотравный

Группа асс. 3. *Piceeta ajanense polytrichosa* — ельники долгомошные

Асс. 8. *Piceetum ajanense polytrichosum* — ельник долгомошный

var. *equisetosum* — вариант хвощовый

var. *equisetosum-sphagnosum* — вариант хвощово-сфагновый

### Фитоценотическая характеристика ельников

Еловые леса Центральной Камчатки изучены нами на западном склоне Ключевской группы вулканов, в окрестностях с. Козыревск, на юго-западном склоне вулкана Швелуч, а также в предгорьях Срединного хр. (бассейны рек Крутинькая и Тополовая) и в районе с. Атласово. В 2003 г. нами проведены полевые исследования сообществ коренных ельников на северной границе их ареала — на правом берегу р. Еловка, к северу от впадения р. Левая, напротив устья р. Мостовая (Урылычан). В бассейне р. Еловка ельники встречаются на высоких террасах речных долин, предгорных шлейфах и моренных грядках, а также образуют фрагментарный высотный пояс в горах. Особенностью их местообитаний является мощный чехол рыхлых вулканических пеплов, что предопределяет промывной режим почв, для которого также характерно наличие засушливых периодов. Кроме того, ельники в бассейне р. Еловка встречаются как на склонах гор, так и на выходах скальных пород коренного берега, где рыхлые вулканические отло-



жения смыты в результате склоновых процессов и почвенный покров характеризуется небольшой мощностью. Для местообитаний ели характерны слоисто-пепловые вулканические почвы.

Группа асс. 1. *Piceeta ajanense hylocomiosa* — ельники зеленомошные.

Зеленомошные ельники наиболее соответствуют понятию зонального сообщества для лесного пояса Центральной Камчатки. Это наиболее широко распространенная группа ассоциаций еловых лесов. Встречаются на высотах 300–600 м над ур. моря, обычно на склонах гор, реже на равнинах. Приурочены к хорошо дренированным местообитаниям, к пологим горным склонам, холмам и увалам, к почвам относительно высокого богатства, которое обусловлено постоянным подтоком грунтовых вод. На Камчатке сообщества группы отмечены в работах многих авторов (Овсянников, 1928; Карев, 1931, 1933; Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938; Турков, 1964а; Шамшин, 1967; Манько, Ворошилов, 1973, 1977, 1978; Манько, 1983, и др.).

Асс. 1. *Piceetum ajanense hylocomiosum* — ельник зеленомошный.

Синтаксономия. Зеленомошные ельники из ели аянской на Камчатке описаны С.Ю. Липшицем (Липшиц, Ливеровский, 1937). Детальная характеристика ассоциации приведена Н.Е. Кабановым (1940) для Сахалина. Сообщества ассоциации также встречаются на Охотском побережье, Шантарских о-вах, Сихотэ-Алине, в Приамурье, на севере Хабаровского края (Сочава, 1956; Манько, Ворошилов, 1971, 1974, 1976, 1981; Рысин, Савельева, 2002), хребте Тукурингра (Кувяев, Стецура, 1983). В.Г. Турков (1964а) относит камчатские зеленомошные ельники к типу леса «*Yezoensi-Piceeta hylocomiosa*», относящемуся к группе типов леса «мшистые (зеленомошные) еловые леса охотского типа». В системе синтаксонов эколого-флористической классификации ельники зеленомошные, распространенные на Камчатке, соответствуют асс. *Vaccinio vitis-idaeae – Piceetum jezoensis* Krestov & Nakamura 2002.

Синморфология. Древозой разновозрастный, образован елью аянской с примесью каменной березы (*Betula ermanii*) и рябины сибирской (*Sorbus sibirica*). Отмечены единичные перестойные экземпляры лиственницы (*Larix cajanderi*). Сомкнутость крон 0,7–0,8. Средний возраст ели на пробных площадях около 200 лет, максимальный 260 лет. Средняя высота деревьев составляет 20 м, максимальная 24 м. Средний диаметр стволов 30 см, максимальный 67 см. Количество деревьев на пробной площади в среднем 34–35 экз., что составляет 875 экз./га. По данным В.Г. Туркова (1964а), в восточном районе ЦКД средняя высота ели в возрасте 180–200 лет составляет 22,0 м, средний диаметр 31 см. В межкрупных пространствах и «окнах», образовавшихся после выпадения старых деревьев, отмечен обильный еловый подрост, большей частью приуроченный к старому валежу. Покров валежа 10–25%. Среднее количество жизнеспособного подростка ели составляет 2,6 тыс. шт./га. По данным В.Г. Туркова (для восточного района ЦКД), количество елового самосева и подростка составляет от 1,4 до 5,3 тыс.

шт./га. В подлеске сомкнутостью до 0,1 обычны жимолости (*Lonicera caerulea* ssp. *edulis*, *L. chamissoi*), рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*), кедровый стланник (*Pinus pumila*), иногда можжевельник (*Juniperus sibirica*), единично отмечены спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*) и шиповник иглистый (*Rosa acicularis*). Характерно присутствие лианы — княжика охотского (*Atragene ochotensis*), стелющегося по подстилке или обвивающего кустарники. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 20–30%. Под кронами елей обычно выражен только один нижний подъярус, в межкрупных прогалинах — два подъяруса. 1-й подъярус разрежен, образован хвощами (*Equisetum pratense*, *E. arvense*, реже *E. hiemale*, *E. sylvaticum*), вейником (*Calamagrostis langsdorffii*), иван-чаем (*Chamerion angustifolium*). Во 2-м подъярусе (15–20 см) встречаются осока (*Carex pallida*) и группа бореальных видов таежного низкотравья (*Linnaea borealis*, *Ortilia secunda*, *Lycopodium annotinum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Moneses uniflora*, *Pyrola incarnata*, *P. minor*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Goodyera repens*). Видовое разнообразие сосудистых составляет от 25 до 29 видов на пробную площадь. Покрытие мохово-лишайникового яруса достигает 70–80%. В напочвенном покрове доминируют бореальные лесные мхи: *Pleurozium schreberi* (20–50%), *Polytrichum commune* (10–20%), *Dicranum majus* (10–15%), с высокой константностью встречаются: *Sanionia uncinata*, *Dicranum fuscescens*, *Brachythecium starkei*, *Polytrichum juniperinum*, иногда обильны: *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*. На почве, среди мохового покрова и на замшелом валеже постоянно присутствуют листоватые лишайники (*Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *P. canina*), кустистые лишайники (*Cladina* и *Cladonia*). Единично отмечены *Icmadophila ericetorum* и виды рода *Nephroma* (табл. 4).

Синэкология. Сообщества ассоциации относятся к нижнегорным еловым лесам, образующим фрагментарно выраженный пояс темнохвойной тайги на высотах 300–600 м над ур. моря. Оптимальные экологические условия для сообществ ассоциации выражены в средней части пояса, на высотах 400–500 м над ур. моря. В.Г. Турков (1964а) отмечает, что для их местообитаний характерны более низкая по сравнению с лиственничниками средняя температура вегетационного периода, составляющая +11–12 °С (что является температурным пределом распространения ели) и высокая относительная влажность воздуха (80–100%). При сезонно-мерзлотном типе водного режима почв местообитаниям под ельниками свойственно более высокое, чем в лиственничниках, проточное увлажнение, что связано как с большим количеством осадков на склонах гор, так и с наличием в первую половину лета стока с вышележащих местообитаний, идущего поверх сезонно-мерзлого слоя (верховодки). Также для них характерен более мощный снежный покров и в связи с этим менее глубокое промерзание почв. Почвы под ельниками торфяно-перегнойно-глеевые сезонно-мерзлотные, характеризуются кислой реакцией (рН 4,5–4,9) и относительно невысоким содержанием гумуса в органогенных горизонтах — от 2,6 до 9,4%. Почвенное плодородие и произво-

Таблица 4

## Геоботаническая характеристика ельников бассейна р. Еловка

Ярусы, виды	Номера описаний									
	760	761	762	765	763	764	768	759	766	767
<b>Древостой, сомкнутость</b>	<b>0,8</b>	<b>0,6</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>0,5</b>	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>
<i>Picea ajanensis</i>	0,7	0,6	0,7	0,6	0,7	0,5	0,8	0,7	0,6	0,5
<i>Larix cajanderi</i>	<0,1	<0,1	<0,1			+		<0,1	<0,1	0,1
<i>Betula ermanii</i>	0,1	<0,1		0,1		<0,1	<0,1	0,1		
<i>Sorbus sibirica</i>	<0,1						<0,1	+		
<i>Populus suaveolens</i>				<0,1						
<b>Подрост, число экз.</b>	<b>214</b>	<b>86</b>	<b>110</b>	<b>182</b>	<b>147</b>	<b>93</b>	<b>49</b>	<b>176</b>	<b>120</b>	<b>129</b>
<i>Picea ajanensis</i>	176	68	107	157	120	65	35	148	101	85
<i>Betula ermanii</i>	38	18	3	20	27	28	11	21	19	43
<i>Sorbus sibirica</i>				5			4	7		1
<b>Подлесок, сомкнутость</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>
<i>Lonicera chamissoi</i>	2	+		+	+	5	1	2	1	5
<i>L. caerulea</i>	+	3	<1	3	<1	3	1	+	1	2
<i>Pinus pumila</i>	+	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1
<i>Sorbus sambucifolia</i>	1	5	5	3	2	10	<1	<1	2	1
<i>Rosa amblyotis</i>		<1		<1	+	<1	+		<1	<1
<i>Juniperus sibirica</i>			<1				<1			
<i>Spiraea beauverdiana</i>							+			+
<i>Rosa acicularis</i>								+		
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>50</b>	<b>50</b>
<i>Lycopodium annotinum</i>	3	3	<1	3	<1	5		10	2	5
<i>Maianthemum bifolium</i>	5	10	+					10		
<i>Linnaea borealis</i>	2	7	7	5	3	7	7	5	5	10
<i>Pyrola incarnata</i>	5							<1		
<i>Orthilia secunda</i>	5	3	3	7	5	5		2	3	2
<i>Carex pallida</i>	<1	<1	<1	1	+	5	1	1	1	5
<i>Equisetum arvense</i>	<1	15	1	<1	1	+	+		1	<1
<i>E. pratense</i>	<1		10	<1	5	3	3		7	10
<i>Trientalis europaea</i>		<1	+		+	+	<1	<1	+	+
<i>Atragene ochotensis</i>	+	<1	+	<1	+	<1	<1	<1	<1	<1
<i>Festuca rubra</i>	+									
<i>Geranium erianthum</i>	+			<1		+	<1		<1	1
<i>Solidago spiraeifolia</i>	+			<1		+	<1			<1
<i>Goodyera repens</i>	+	+								
<i>Moneses uniflora</i>	+	+	+	+		+	<1		+	
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>	+	<1	+	<1	1	<1	<1		<1	
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	<1	<1	<1	<1	<1	1	+	<1	1
<i>Rubus arcticus</i>	+	+		<1		<1	<1	+	1	1

Продолжение таблицы 4

Ярус, виды	Номера описаний									
	760	761	762	765	763	764	768	759	766	767
<i>Pyrola minor</i>	+			+		+				
<i>Milium effusum</i>	+			+		+	+	+	+	+
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+		+	+	<1		+		10	3
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	+	+		30	<1			+		<1
<i>Equisetum hiemale</i>		<1	<1							
<i>Anemone debilis</i>		+			+		+			+
<i>Maianthemum dilatatum</i>		+	10	15	10	20	10		25	15
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>		+	+	+	+	+	<1		<1	<1
<i>Allium ochotense</i>		+		<1					+	
<i>Corydalis ambigua</i>		+								
<i>Lycopodium clavatum</i>			+	<1	+					
<i>Galium boreale</i>			+	+	+	+		<1	+	+
<i>Empetrum nigrum</i>			+							
<i>Lathyrus pilosus</i>				+						
<i>Lilium debile</i>				+		+				
<i>Dryopteris expansa</i>				+			+	<1	+	+
<i>Viola sachalinensis</i>				+						
<i>Angelica gmelinii</i>				R						
<i>Luzula sp.</i>					+					
<i>Aruncus dioicus</i>						<1			<1	
<i>Cirsium kamschaticum</i>						+			+	+
<i>Poa sp.</i>						+		+		
<i>Equisetum sylvaticum</i>							10			+
<i>Moehringia lateriflora</i>							+		+	+
<i>Phegopteris connectilis</i>								2gr		+
<i>Oxalis acetosella</i>									2	1
<i>Viola selkirkii</i>										+
<i>Cacalia hastata</i>										+
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>75</b>	<b>20</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>40</b>	<b>40</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>	35	20	30	1	25	1	30	50	10	5
<i>Polytrichum commune</i>	20	10	15	1	5	3	15	10		
<i>Dicranum majus</i>	15	10	15	15	15	15	15	20	20	25
<i>Brachythecium starkei</i>	5	10	1	+	+	3	1	<1		
<i>B. reflexum</i>	+			1		3				
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	+	+		+			+		
<i>Sanionia uncinata</i>	1	10	3	1	1	5	3	+	5	5
<i>Dicranum bergeri</i>	+							1		5
<i>Hypnum plicatulum</i>	+				+	+	+			
<i>Ptilium crista-castrensis</i>		+					3			

Окончание таблицы 4

Ярусы, виды	Номера описаний									
	760	761	762	765	763	764	768	759	766	767
<i>Hylocomium splendens</i>		+	10				5			
<i>Climacium dendroides</i>		+								
<i>Dicranum fuscescens</i>			+					1	5	
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>			+	+		+			<1	
<i>Lophozia longidens</i>			1					3	<1	
<i>Orthodicranum montanum</i>				+	+	+				
<i>Brachythecium salebrosum</i>							1			
<i>Peltigera aphthosa</i>	+		+	+	+		<1		+	+
<i>P. canina</i>	+	+	+	+	+	+	<1	+		
<i>P. leucophlebia</i>	+		+	+	+		<1	+	+	+
<i>Cladonia sulphurina</i>	+				+				+	
<i>C. digitata</i>	+				+			+	+	+
<i>C. chlorophaea</i>	+							+		
<i>C. phyllophora</i>		+								
<i>C. cenotea</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>C. cornuta</i>		+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Cladina rangiferina</i>		+	+		+	+		+		+
<i>Cladonia ochrochlora</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. pleurota</i>			+		+				+	
<i>C. coniocraea</i>			+	+	+	+	+		+	+
<i>C. fimbriata</i>			+	+	+	+	+		+	+
<i>C. gracilis</i>			+	+	+	+	+		+	+
<i>Cladina arbuscula</i>					+					
<i>Cladonia deformis</i>					+			+		
<i>Icmodophyla ericetorum</i>					+			+	+	
<i>Nephroma bellum</i>						+	+		+	+
<i>N. paryla</i>						+			+	+
<i>Peltigera collina</i>						+				
<i>Nephroma arcticum</i>								+		

дительность еловых древостоев увеличиваются с севера на юг — от относительно молодых вулканических почв восточного района Центральной Камчатской депрессии к более старым почвам ельников южного района ЦКД (Турков, 1964а). Производительность еловых древостоев III–IV классов бонитета.

Асс. 2. *Piceetum ajanense nanoherbosum* — ельник низкотравный.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны Ю.И. Манько и В.П. Ворошиловым (1978) как тип леса под названием «ельник мелко травно-зеленомошный» (*Piceetum nanoherboso-hylocomiosum*). В системе синтаксонов эколого-флористической классификации ельники низкотравные будут относиться к асс. *Vaccinio vitis-idaeae-Piceetum jezoensis* Krestov & Nakamura 2002.

Синморфология. Древостой образован елью аянской с участием березы каменной. Иногда присутствуют единичные перестойные экземпляры лиственницы, реже тополя (*Populus suaveolens*). Сомкнутость крон значительно варьирует — от 0,5 до 0,7 (средняя сомкнутость 0,6). Средний возраст ели на пробных площадях 220 лет, максимальный 270 лет. Средняя высота деревьев 20 м, максимальная 24 м. Средний диаметр стволов 30 см, максимальный 67 см. Количество деревьев на пробной площади в среднем 34–35 экз. (т.е. 875 экз./га), подрост составляет 2,6 тыс. шт./га. В подлеске сомкнутостью до 0,1 обычны жимолости (*Lonicera caerulea* ssp. *edulis*, *L. chamissoi*), шиповник (*Rosa amblyotis*), рябина (*Sorbus sambucifolia*), кедровый стланик (*Pinus pumila*). С высокой константностью встречается княжик охотский. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит, общее проективное покрытие 40–60%. Выражены два подъяруса. В 1-м подъярусе (высотой 40–50 см) встречаются хвощи (*Equisetum pratense*, *E. arvense*), вейник (*Calamagrostis langsдорffii*), осока (*Carex pallida*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*) и др. 2-й подъярус (15–20 см) образован видами таежного низкотравья (*Linnaea borealis*, *Ortilia secunda*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Pyrola minor*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*) и лугового разнотравья (*Maianthemum dilatatum*, *Moehringia lateriflora*, *Rubus arcticus*, *Geranium erianthum*, *Solidago spiraeifolia*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Galium boreale*, *Lilium debile*, *Allium ochotense* и др.). Высокое покрытие трав и постоянное присутствие группы видов лугового разнотравья дифференцируют сообщества низкотравных ельников от зеленомошных. В низкотравных ельниках на пробной площади насчитывается до 36 видов сосудистых растений. Покрытие мохово-лишайникового яруса ниже, чем в сообществах зеленомошных ельников, обычно не превышает 20–40%. Из мхов доминирует *Dicranum majus* (15–25%), обильны *Brachythecium salebrosum*, *B. starkei*, *Sanionia uncinata*, константны *Ptilidium pulcherrimum*, *Orthodicranum montanum*. Среди мохового покрова и на замшелом валеже обычны листоватые лишайники *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *Nephroma bellum*, *N. paryla* и др.

Субасс. 1. **typicum** — типичная. Сообщества субассоциации характеризуются всеми признаками ассоциации.

Субасс. 2. **nanofilicosum** — ельник мелкопапоротниковый. Сообщества субассоциации описаны Ю.И. Манько и В.Н. Ворошиловым (1978) как тип леса под названием «*Piceetum nanofilicoso-hylocomiosum*». Сообщества субассоциации приурочены к прогреваемым, хорошо увлажненным местообитаниям, встречаются на крутых склонах южной экспозиции с постоянным подтоком обогащенных минеральными элементами грунтовых вод. Подлесок не выражен. Травяно-кустарничковый ярус (60–90%) образован мелкими папоротниками (*Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*) с участием видов гигромезофильного разнотравья. Отмечены: *Actaea erythrocarpa*, *Allium ochotense*, *Aruncus dioicus*, *Filipendula camtschatica*, *Heracleum dulce* и др. Покрытие мохового яруса не превышает 40–60%. Из мхов произрастают *Dicranum majus*, *Helodium sachalinense*, *Pogonatum japonicum* и др. Бонитет ели III–IV классов.

Асс. 3. *Piceetum ajanense equisetosum sylvaticae* — ельник хвощовый.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны В.Г. Турковым (1964а) под названием «тип леса *Yezoensi-Piceeta equisetosa*», Ю.И. Манько и В.П. Ворошиловым (1978) как тип леса «ельник хвощово-зеленомошный» (*Piceetum equisetosohylocomiosum*).

Синморфология. В древостое характерно участие перестойных лиственниц полнотой до 0,2. Состав древостоя 8Е1Л1Бб. В возрасте 130 лет средняя высота ели составляет 21 м, средний диаметр 20 см. Подрост ели разновозрастный, жизнеспособный, суммарное количество подроста и самосева — 600 шт./га. Подлесок разреженный, в нем отмечены: *Lonicera caerulea*, *Ribes triste*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*, *Juniperus sibirica*, *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (до 80%), образован хвощами (*Equisetum sylvaticum*, *E. arvense*, *E. variegatum*, *E. pratense*), с участием видов таежного низкотравья: *Linnaea borealis*, *Maianthemum dilatatum*, *M. bifolium*, *Trientalis europaea*, *Moneses uniflora*, *Pyrola incarnata*, *Goodyera repens*. Проективное покрытие мохового яруса 50–70%, он образован лесными зелеными мхами-мезофитами (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata* и др.).

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к слабонаклонным или равнинным нормально дренированным местообитаниям. Почвы слоисто-пепловые сезонно-мерзлотные, торфянисто-сезонно-глеевые. В почве отмечены следы пожаров (угли). Бонитет ели IV–V классов.

Синдинамика. В.Г. Турков (1964а) считает хвощовые ельники, распространенные в восточном районе ЦКД, вулканогенным аналогом ельников зеленомошных. Он относит хвощовые ельники к генетической разновидности «мшистые и хвощовые ельники речных долин, возникшие в результате смены лиственницы елью», что подтверждается наличием «маяков» перестойной лиственницы полнотой до 0,2 в 1-м ярусе древостоя.

Асс. 4. *Piceetum herboso-hylocomiosum* — ельник разнотравно-зеленомошный.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны Ю.И. Манько и В.П. Ворошиловым (1978) как тип леса под названием «ельник разнотравно-зеленомошный» (*Piceetum herboso-hylocomiosum*). Сообщества ассоциации встречаются на крутых склонах, изрезанных ложбинами стока. В древостое характерна примесь каменной березы. Вдоль ложбин стока отмечены заросли кустарников (*Alnus kamtschatica*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Sorbus sambucifolia*, *Ribes triste*). В травяном ярусе вдоль ложбин преобладают *Aruncus dioicus*, *Cacalia kamtschatica*, *Actaea erythrocarpa*, отмечены пятна крупных папоротников (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*). Под пологом ели обильны виды таежного низкотравья. Моховой покров (покрытие 30–40%) образован *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus* и др. Сообщества разнотравно-зеленомошных ельников встречаются редко. Являются переходными к сообществам ельников кустарниково-разнотравных.

Группа асс. 2. *Piceeta ajanense fruticoso-herbosa* — ельники кустарниково-разнотравные. Впервые отмечены на горных склонах в Центральной Камчатке С.Ю. Липшицем (1937) под названием «еловые леса с кустарниковым подлеском и разнотравием».

Асс. 5. *Piceetum ajanense fruticoso-herbosum* — ельник кустарниково-разнотравный.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации впервые описаны В.Г. Турковым (1964а) под названием «тип леса *Yezoensi-Piceeta fruticoso-herbosa*» и отнесены им к «ельникам субальпийского типа». В системе синтаксонов эколого-флористической классификации ельники кустарниково-разнотравные будут относиться к асс. *Moneseto uniflorae-Piceetum jezoensis* Krestov & Nakamura 2002.

Синморфология. Древостой разреженный, паркового облика. Средняя сомкнутость древостоя 0,5. Бонитет ели IV–V классов. В древостое характерно значительное (до 4 единиц) участие каменной березы. Формула древостоя 6Е4Бк или 7Е3Бк. В виде примеси встречаются также ива козья, рябина сибирская, ольха пушистая, единично тополь. В возрасте 170 лет средняя высота ели составляет 16 м, средний диаметр 32 см. Для каменной березы соответственно 16 м и 28 см. Подлесок образован *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissonis*, *Spiraea beauverdiana*, *Ribes triste* и др. Сообщества ассоциации характеризуются высоким флористическим богатством травяно-кустарничкового яруса. В 1-м подъярусе преобладают виды мезофильного разнотравья — *Aruncus dioicus*, *Actaea erythrocarpa*, *Cacalia camtschatica*, *Chamerion angustifolium*, *Veratrum oxyssepalum*. 2-й подъярус образуют виды таежного мелкотравья: *Maianthemum dilatatum*, *M. bifolium*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Diphysastrum complanatum* и др. Моховой ярус не развит, отдельные синузии зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Pogonatum urnigerum*) приурочены к приствольным повышениям и валежу.

Синэкология. Сообщества кустарниково-разнотравных ельников встречаются в верхней части полосы еловых лесов, на высотах 250–350 м над ур. моря, на границе с поясом каменноберезовых лесов. Приурочены к хорошо дренированным местообитаниям на горных склонах. Почвы вулканические слоисто-лепеловые лугово-лесные коричнево-охристые торфянистые. Участки кустарниково-разнотравных ельников отмечены в пределах Южного хвойнолесного района, на Никольском хребте (Турков, 1964а; Манько, Ворошилов, 1978) и в Восточном хвойнолесном районе, на западном склоне вулкана Ушковский (по нашим наблюдениям в 1984 г.).

Синдинамика. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937, с. 140) считал сообщества кустарниково-разнотравных ельников «генетически близкими к лиственничным лесам». В.Г. Турков (1964а) указывал, что сообщества ассоциации являются результатом вторжения ели под полог каменноберезовых древостоев и постепенного вытеснения каменной березы. По нашему мнению, ельники кустарниково-разнотравные являются серийным сообществом и представляют собой



стадию эндоэкогенетической сукцессии, в ходе которой происходит смена кустарниково-разнотравных каменноберезняков ельниками разнотравно-зеленомошными, а затем ельниками зеленомошными. Почвы под ельниками кустарниково-разнотравными морфологически сходны с почвами каменноберезняков, что свидетельствует об относительно недавнем внедрении ели в каменноберезовые древостои. Флористический состав сообществ ассоциации также довольно близок к видовому составу каменноберезняков кустарниково-разнотравных.

Кроме того, в группу асс. ельников кустарниково-разнотравных также входят: асс. 6. *Piceetum ajanense hylocomioso-herbosum* — ельник зеленомошно-разнотравный и асс. 7. *Piceetum ajanense altiherbosum* — ельник высокотравный, выделенные Ю.И. Манько и В.Н. Ворошиловым (1978) и имеющие переходный характер.

Группа асс. 3. *Piceeta ajanense polytrichosa* — ельники долгомошные.

Асс. 8. *Piceetum ajanense polytrichosum* — ельник долгомошный.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны В.Г. Турковым (1964а) под названием «тип леса *Yezoensi-Piceeta polytrichosa*». Сообщества ассоциации подразделяются на два варианта:

var. *equisetosum* — хвощовый — без участия сфагновых мхов,

var. *equisetoso-sphagnosum* — хвощово-сфагновый — с участием сфагнов.

Синморфология. Для сообществ ассоциации в древостое характерна примесь перестойных лиственниц (до 8–9% по числу стволов и до 30% по запасу). Бонитет ели V, реже IV класса, бонитет лиственницы III–IV классов. Подлесок редкий, образован *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*. В травяно-кустарничковом ярусе (60–80%) обильны хвощи (*Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*), участвуют влаголюбивые виды (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*) и виды таежного мелкотравья (*Linnaea borealis*, *Ortilia secunda*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium annotinum* и др.). Моховой ярус хорошо развит (покрытие до 90–95%, мощность до 15–20 см), образован *Polytrichum commune* и сфагновыми мхами (*Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium* и др., образующими отдельные «подушки»), встречается *Pleurozium schreberi*.

Синэкология. Долгомошные ельники встречаются довольно редко, фрагментарно, небольшими участками. Сообщества ассоциации отмечены в нижней части лесного пояса, на высотах до 200 м над ур. моря. Обычно приурочены к слабо дренированным, хорошо увлажненным местообитаниям с глубоким сезонным промерзанием почв. Встречаются в слабо дренированных западинах на террасах речных долин. Иногда приурочены к окрайкам безлесных травяно-кустарничковых болот, переувлажненных талыми водами. В подобных местообитаниях линзы и прослойки мерзлоты встречаются до первой декады сентября. Сообщества ассоциации обычно встречаются на древних надпойменных террасах р. Камчатка и ее притоков, иногда у подножия горных склонов. Сильное увлажнение местообитаний связано с поступлением влаги с участков, расположенных выше по скло-

ну, а также с ослабленным из-за наличия мерзлоты дренажом. Древостои Va класса бонитета. Почвы сезонно-мерзлотные торфянисто-глеевые.

### Положение камчатских ельников в системе синтаксонов эколого-флористической классификации

В системе высших синтаксонов эколого-флористической классификации камчатские ельники из ели аянской относятся к классу *Vaccinio-Piceetea* Вг.-Вl. in Вг.-Вl. et al. 1939 (характерные виды: *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Listera cordata*, *Goodyera repens*, *Phegopteris connectilis*, *Sphagnum girgensohnii*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Rhytidadelphus triquetrus*) и порядку *Abieti-Piceetalia* Miyawaki et al. 1968 (характерные виды: *Picea ajanensis*, *Betula ermanii*, *Maianthemum dilatatum*, *Cornus canadensis*). В пределах этого порядка аянские ельники Дальнего Востока относятся к пяти союзам: *Piceion jezoensis* Suzuki-Tokio ex Jinno et Suzuki 1973, *Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis* Song 1991, *Abietion koreanae* Song 1991, *Abietion mariesii* Suzuki-Tokio 1954 и *Pino pumilae-Piceion jezoensis* Krestov & Nakamura 2002.

Д.А. Петелин (1990) предложил отнести аянские ельники, находящиеся на западной границе ареала ели (Амурская обл.), к союзу *Betulo lanatae-Piceion ajanensis* Petelin 1990 (характерные виды: *Picea ajanensis*, *Pinus pumila*, *Sorbus sibirica*, *Betula ermanii*). В этот союз он включает горные еловые леса, встречающиеся на высотах 800-1350 м, со значительным участием в составе сообществ субальпийских видов. Сообщества горных камчатских ельников по флористическому составу сходны с ельниками, описанными на севере Амурской обл. (Петелин, 1985, 1990). П.В. Крестов и Ю. Накамура (Krestov, Nakamura, 2002) относят камчатские ельники к союзу *Pino pumilae-Piceion jezoensis* Krestov & Nakamura 2002. Номенклатурным типом этого союза является асс. *Vaccinio vitis-idaea-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002 (диагностические виды: *Betula platyphylla*, *Equisetum sylvaticum*, *Pinus pumila*, *Pyrola incarnata*, *Sorbus sibirica*). Союз *Betulo lanatae-Piceion ajanensis* Petelin 1990 они рассматривают в качестве синонима нового союза. В пределах союза *Pino pumilae-Piceion jezoensis* Krestov et Nakamura 2002 выделяют три ассоциации и четыре субассоциации (Krestov, Nakamura, 2002):

Асс. *Vaccinio vitis-idaea-Piceetum jezoensis* Krestov & Nakamura 2002 (характерные виды: *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Calamagrostis purpurea*, *Cornus canadensis* (последний вид на Камчатке не встречается), из мхов — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*). В составе ассоциации выделены две субассоциации и два варианта: субасс: *Vaccinio vitis-idaea-Piceetum jezoensis typicum*, субасс: *Vaccinio vitis-idaea-Piceetum jezoensis coptidetosum trifoliae* (var. *typicum*, var. *Betula middendorffii*).

Асс. *Rhododendro aurei-Piceetum jezoensis* Krestov & Nakamura 2002 (характерные виды: *Phyllodoce caerulea*, *Diphasiastrum alpinum*, *Rhododendrum aureum*,

*Polytrichum alpinum*, *Veratrum oxysepalum*, *Streptopus streptopoides*, *Aegopodium alpestre*) — последние два вида на Камчатке не встречаются. Ассоциация описана на юге Дальнего Востока.

Асс. *Moneseto uniflorae-Piceetum jezoensis* Krestov & Nakamura 2002 (характерные виды: *Saussurea oxyodonta*, *S. pseudo-tilesii*, *Lonicera chamissoi*, *Filipendula camtschatica*, *Alnus camtschatica*; характерной чертой является участие луговых видов *Chamerion angustifolium* и *Calamagrostis purpurea*). В составе ассоциации различаются три варианта: var. *typicum*, var. *Alnus kamtschatica*, var. *Geranium erianthum*.

На Камчатке нами не встречены сообщества асс. *Rhododendro aurei-Piceetum jezoensis* Krestov & Nakamura 2002, описанные в южных районах Дальнего Востока на верхней границе леса, характеризующиеся значительным участием горно-тундровых видов.

### Особенности коренных ельников Камчатки

Еловые леса представляют собой заключительную стадию сукцессионной динамики растительности на нормально дренированных местообитаниях и являются важным элементом растительного покрова Центральной Камчатки. Коренные старовозрастные ельники характеризуются разновозрастным древостоем, выраженной горизонтальной и вертикальной ценотической структурой, значительным участием старых и перестойных деревьев, одновременным протеканием процессов отпада и возобновления древесного яруса. По сравнению с молодняками и припевающими древостоями перестойные старовозрастные ельники имеют довольно низкую производительность, что связано с замедлением прироста у старых деревьев (Дыренков, 1984). Сообщества старовозрастных ельников отличаются меньшим видовым разнообразием, в то же время они обеспечивают существование ряда стенобионтных видов, связанных с особенностями ценотической структуры таких лесов и постоянным присутствием в них разлагающегося валежа. Все это определяет значительное разнообразие микроместообитаний, что является фактором поддержания биологического разнообразия еловых сообществ. В ельниках встречаются характерные виды мхов, лишайников и калициоидных грибов, являющихся индикаторами специфических условий повышенного увлажнения и затененности.

**Флористические особенности старовозрастных ельников.** Всего в изученных сообществах коренных старовозрастных ельников на 10 пробных площадях отмечено 59 видов сосудистых растений, в том числе: 5 видов деревьев, 7 кустарников, 1 стланик, 1 лиана, 43 вида трав, 1 кустарничек и 1 полукустарничек. Для травяно-кустарничкового яруса характерна группа видов таежного низкотравья (*Linnaea borealis*, *Ortilia secunda*, *Lycopodium annotinum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Moneses uniflora*, *Pyrola incarnata*, *P. minor*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Goodyera repens*). Видовое разнообразие сосудистых составляет от 25 до 36 видов на пробную площадь, в среднем 25–

26 видов. Для сообществ низкотравных ельников характерен более богатый флористический состав.

**Мохообразные.** На 10 пробных площадях выявлено 55 видов мохообразных, в том числе 47 видов листостебельных мхов и 8 видов печеночных мхов (табл. 5). Большая часть печеночников относится к семейству *Lophoziaceae* (4 вида). Среди листостебельных мхов ведущими являются семейства *Dicranaceae* (10 видов) и *Polytrichaceae* (6 видов). Основу бриофлоры старовозрастных еловых лесов составляют бореальные виды, широко распространенные в Голарктике. Более узкий ареал имеет *Pylaisia subcircinata*, распространенный в Юго-Восточной Азии. Количество видов на пробной площади составляет от 12 до 31, в среднем — 21 вид. Наиболее константными видами ельников являются: *Dicranum fuscescens*, *D. majus*, *Plagiothecium laetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Pohlia nutans*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*. Несколько реже встречаются: *Brachythecium starkei*, *Ceratodon purpureus*, *Lophozia longidens*, *Tetraphis pellucida*. Примерно в половине всех описаний отмечены 6 видов: *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*, *Hypnum plicatulum*, *Orthodicranum montanum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Pohlia cruda*. Таким образом, 19 перечисленных видов (35% всей бриофлоры) и составляют основу бриофитного комплекса старовозрастных ельников. Мохообразные играют существенную ценотическую роль в зеленомошных ельниках, часто господствуя в напочвенном покрове (покрытие 50–70%). Основным доминантом напочвенного покрова является *Pleurozium schreberi*, содоминантами — *Dicranum majus*, *Polytrichum commune*. К обильным видам относятся: *Brachythecium starkei*, *Sanionia uncinata*. Иногда обилён *Hylocomium splendens*. На пробных площадях в значительном количестве встречаются: *Dicranum fuscescens*, *D. bonjeanii*, *D. bergeri*, *Brachythecium erythrorrhizon* var. *asiaticum*, *Ptilium crista-castrensis*. Распространен, но мало обилён *Polytrichum juniperinum*. В травяных ельниках роль мхов ниже (покрытие 17–40%), доминирует *Dicranum majus*, обильны *Brachythecium salebrosum*, *B. starkei*, *Sanionia uncinata* (Нешатаева и др., 2004).

При основании стволов и на выступающих корнях встречаются: *Dicranum fuscescens* и *Ptilidium pulcherrimum*, иногда *Brachythecium reflexum* и *Sanionia uncinata*. Частыми, но малообильными видами этого экотопа являются *Orthodicranum montanum* и *Polytrichum juniperinum*. В небольших западинках на корнях деревьев обычны *Plagiothecium laetum*, *P. denticulatum*. Видовой состав мохообразных на гнилой древесине зависит от степени ее разложения. Сильно разложившиеся упавшие стволы покрыты напочвенными мхами с преобладанием *Sanionia uncinata*, в меньшей степени *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, изредка встречается *P. commune*. На менее разложившихся стволах господствует *Sanionia uncinata*, обычны *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum fuscescens*, *Hypnum plicatulum*, *Ptilidium pulcherrimum*. Эпифитный комплекс представлен *Orthotrichum obtusifolium*, *O. sordidum*, *Pylaisia subcircinata*, *P. polyantha*. На обнаженной почве выворотов произрастают *Dicranella crispa*, *D. subulata*,

Таблица 5

## Характеристика мохового яруса коренных старовозрастных ельников Центральной Камчатки

Виды	Номера описаний											С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767		
<b>Общее проективное по- крытие мохообразных, %</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>767</b>	<b>40</b>
<i>Dicranum fuscescens</i> s.l.	О	Г	ОГ	П(1)ОГ	ОГ	ОГ	ОГ	Г	П(5)Г	П(30)Г	Г	Г
<i>D. majus</i>	П(15)о	П(10)г	П(13)ог	П(15)ог	П(15)о	П(15)	П(15)ог	П(15)	П(20)г	П(30)г	П(30)г	П(30)г
<i>Plagiothecium laetum</i>	н	о	г	о	о	о	ог	ог	ог	г	г	г
<i>Pleurozium schreberi</i>	П(35)ог	П(20)	П(30)ог	П(25)ог	П(30)о	п	П(20)ог	п	П(10)	П(5)г	П(5)г	П(5)г
<i>Polihia nutans</i>	г	П(7)	ог	г	г	гн	ог	г	г	г	г	г
<i>Polytrichum commune</i>	П(20)	пог	П(13)	П(3)ог	П(15)	пн	П(5)г	П(3)	п	п	п	п
<i>P. juniperinum</i>	пог	пог	ог	поГ	по	гн	пг	ог	пг	пг	пг	пг
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	г	г	ОГ	О	ОГ	ОГ	г	ог	г	г	г	г
<i>Sanionia uncinata</i>	П(1)ог	ог	П(3)ог	пОГ	П(7)Г	П(1)ог	ог	П(5)ог	П(5)г	П(5)ог	П(5)ог	П(5)ог
<i>Brachythecium starkei</i>	П(5)ог	П(7)	П(1)ог	г	П(1)о	П(1)ог	ог	П(3)г	пг	пг	г	г
<i>Ceratodon purpureus</i>	гн	г	г	г	г	гн	г	г	г	г	г	г
<i>Lophozia longidens</i>	П(1)	ог	г	Пок	П(1)	г	г	г	г	г	г	г
<i>Tetraphis pellucida</i>	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г	г
<i>Brachythecium reflexum</i>	О	О	П(1)ог	о	г	ог	ог	ог	г	г	г	г
<i>B. satebrosum</i>	пог	пог	П(1)ог	П(1)ог	П(1)ог	П(1)	П(1)	П(3)	г	г	г	г
<i>Hypnum plicatulum</i>	о	пг	пг	о	г	г	пг	ог	ог	ог	ог	ог
<i>Orthodicranum montanum</i>	о	ог	ог	огк	о	о	ог	о	о	о	о	о
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	н	г	г	г	г	о	о	о	о	о	о	о
<i>Polihia cruda</i>	н	о	г	ПО	г	о	о	о	о	о	о	о
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	П	ог	г	ПО	пг	п	п	п	п	п	п	п
<i>Dicranum bonjeanii</i>	П	ог	г	ПО	пг	п	п	п	п	п	п	п
<i>Hylacomium splendens</i>	о	пг	П(5)	П(15)о	пг	п	п	п	п	п	п	п
<i>Polytrichum longisetum</i>	о	пг	П(5)	П(15)о	пг	п	п	п	п	п	п	п
<i>Pyloistella polyantha</i>	г	г	к	к	к	г	г	г	г	г	г	г



Окончание таблицы 5

Виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Polytrichum alpinum</i>			Г		Г	н					I
<i>Polytrichum piliferum</i>						о					I
<i>Ptilium crista-castrensis</i>		п	П(3)								I
<i>Pylaisiella subcircinata</i>											I
<i>Tetraplodon angustatus</i>			Г	к							I
<b>Общее число видов мхов</b>	<b>26</b>	<b>18</b>	<b>26</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>31</b>	<b>17</b>	<b>24</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	

Примечание. п — почва, о — основание стволов деревьев, г — гнилая древесина, к — кора живых деревьев, н — нарушенная почва, прописные буквы — вид обилия на данном субстрате; строчные буквы — вид произрастает на данном субстрате, но не обилие; в скобках указано проективное покрытие вида на почве (в %); С — класс константности.

*Leptobryum pyriforme*, *Ditrichum cylindricum*, *Pohlia prolifera*. В углублениях почвы отмечена *Schistostega pennata*.

Наиболее богат видовой состав мохообразных на гнилой древесине (36 видов). К типичным облигатным эпиксилам относится *Tetraphis pellucida*, остальные виды являются редкими. Преимущественно на гнилой древесине встречаются: *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*. Разнообразен видовой состав мохообразных при основании стволов деревьев (30 видов), видовой состав мохообразных на почве значительно беднее (20 видов). Типичные эпигейные виды — *Climacium dendroides*, *Dicranum bergeri*, *D. polysetum*. На коре деревьев зарегистрировано только 6 видов, все они, за исключением *Lophozia longidens*, являются редкими. Облигатных эпифитов всего два — *Orthotrichum obtusifolium*, *Pyralisia subcircinata* (Нешатаева и др., 2004).

**Лишайники и калиционидные грибы.** Сообщества старовозрастных ельников характеризуются высоким видовым разнообразием лишайников и калиционидных грибов. На 10 обследованных пробных площадях выявлено 172 вида и 3 внутривидовых таксона, относящихся к 65 родам и 28 семействам. Количество видов на пробной площади — от 82 до 100. Наибольшее число видов — 144 (83,7%) — относится к эколого-субстратной группе эпифитов. Из них 102 вида (59,3%) встречается на коре ели. Наиболее обильными являются: *Bryoria trichodes*, *Cliostomun griffithii*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis* spp., *Ramalina roesleri*, *R. thrausta*. Из 15 облигатных эпифитов ели наиболее интересны: *Bacidia arceutina*, *Chaenotheca brachypoda*, *Chaenothecopsis asperopoda* (поселяется на смоле), *Fellhanera subtilis*, *Lobaria pulmonaria*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Usnea lapponica* и *U. subfloridana*. На коре каменной березы отмечено 87 видов. К числу облигатных эпифитов относятся 11 видов, в том числе *Chaenotheca phaeocephala*, *Dimerella pineti*, *Lecanora piniperda*, *Lepraria lobificans*, *Leptorhaphis epidermidis* и *Mycobilimbia epixanthoides*. На коре лиственницы обитает 54 вида, наиболее обычны: *Bryoria trichodes*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *Japewia subaurifera*, *Lecanora hypopta*, *Parmeliopsis* spp. Облигатных эпифитов 3 вида — *Calicium abietinum*, *Hypocenomyce* spp. и *Lecidea leprarioides*. Кора рябины бузинолистной является субстратом для 41 вида лишайников, наиболее часто встречаются *Caloplaca tirolensis* s. l. и виды рода *Parmeliopsis*, облигатными являются: *Arthopyrenia salicis*, *A. analepta* и *Lecanora fuscescens*. На коре рябины сибирской найден 31 вид лишайников, из которых облигатными являются: *Bacidia* cf. *circumspecta*, *Collema subflaccidum*, *Leptogium burnetiae*, *L. saturninum* и *Opegrapha* cf. *rufescens*. Исключительно на коре тополя произрастало 8 видов: *Bacidia* cf. *beckhausii*, *B. subincompta*, *Collema* cf. *occultatum*, *Lecania cyrtella*, *Leptogium teretiusculum*, *Mycobilimbia carneoalbida*, *M. tetramera*, *Phaeophyscia kairamoi*. На коре кедрового стланика обнаружено 23 вида лишайников, из них наиболее обычны: *Hypocenomyce leucococca*, *Parmeliopsis* spp., *Pyrrhospora cinnabarina* и *Vulpicida pinastris*. Облигатным видом является *Bryoria chalybeiformis*. Группа эпиксиллов представлена 30 видами (17,4%), что можно объяснить незна-



чительной площадью открытой древесины валежа, быстро зарастающего мхами в условиях повышенной влажности под пологом елового леса. Наибольшее число видов — 22 (12,8%) — обнаружено на лишенных коры участках нижних ветвей елей. На пне лиственницы отмечено 17 видов (9,9%). Облигатными для мертвой древесины являются *Chaenothecopsis viridireagens* и *Xylographa parallela*. В группу эпигейных лишайников, обитающих на почве и разложившемся валеже, отнесено 23 вида (13,4%) из родов *Cladonia*, *Icmadophila*, *Lepraria*, *Micarea*, *Omphalina*, *Placynthiella* и *Trapeliopsis*. Эпибриофилы, растущие на дерновинках мхов, представлены 10 видами (5,8%) из родов *Lobaria*, *Nephroma* и *Peltigera*. В группу паразитов входит 4 вида (2,3%) калициоидных грибов из родов *Chaenothecopsis* и *Sphinctrina*, поселяющихся на талломах и плодовых телах накипных лишайников (Нешатаева и др., 2004).

Факторами формирования высокого разнообразия лишайников и калициоидных грибов в старовозрастных ельниках являются как разнообразие субстратов, так и их возрастные особенности. Старые стволы елей, берез и лиственниц обладают более ребристой, трещиноватой, толстой и грубой корой, образующей разнообразные микроместообитания, благоприятные для поселения видов с различными требованиями к условиям среды. На открытой поверхности чешуй коры ели встречаются виды, предпочитающие более освещенные и менее влажные условия. В трещинах и нишах под чешуями коры на основаниях старых стволов в сырых и затененных условиях обитают калициоидные лишайники и грибы (*Chaenotheca furfuracea*, *C. hispidula*, *C. stemonea*, *Cyphelium karelicum*, *Microcalicium disseminatum* и *Sclerophora coniophaea*). Особая группа видов поселяется на живых и мертвых тонких нижних ветвях елей, сохраняющихся более 3–5 лет. Здесь обнаружены: *Amandinea punctata*, *Biatora* spp., *Bryoria* spp., *Buellia* spp., *Calicium adaequatum*, *Cliostomum* spp., *Fellhanera subtilis*, *Japewia* spp., *Lecanora* spp., *Melanelia exasperatula*, *Mycoblastus* spp., *Ramalina* spp., *Rinodina septentrionalis*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Tuckermannopsis ciliaris*, *Usnea lapponica*, *U. subfloridana* и др. В ельниках бассейна р. Еловка отмечены виды лишайников, характерные для старовозрастных лесов и рекомендуемые для включения в «Красную книгу Камчатки»: *Arthonia spadicea*, *Bryoria implexa*, *Chaenotheca hispidula*, *C. phaeocephala*, *C. stemonea*, *Cliostomum corrugatum*, *Cyphelium karelicum*, *Leptogium burnetiae*, *Lobaria pulmonaria*, *Ramalina obtusata*, *R. thrausta*, *Sclerophora coniophaea*, *Sphinctrina turbinata*, *Usnea lapponica*, *U. subfloridana*. Видовое разнообразие лишайников в сообществах еловых лесов превышает полученные нами показатели для каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки (Нешатаева и др., 2003а).

**Динамический статус.** В настоящее время ель на Камчатке занимает довольно устойчивые ценолитические позиции, о чем свидетельствует ее хорошее естественное возобновление под пологом коренных и производных древостоев (Манько, Ворошилов, 1978). Продолжается процесс постепенного расселения ели в районах Центральной Камчатки путем ее проникновения под полог лиственничников и каменноберезняков. Этому препятствуют постоянные антропогенные (по-

жары, рубки) и вулканогенные нарушения. Площадь еловых лесов Камчатки до начала их промышленного использования (на 1 января 1966 г.) составляла 178 тыс. га, при общем запасе 36,5 млн куб. м (Кречетов, Шейнгауз, 1969). Усиливающаяся антропогенная трансформация лесного покрова Центральной Камчатки привела к значительному сокращению площадей еловых лесов. Более половины прежних местообитаний хвойных лесов в настоящее время занимают вторичные мелколиственные леса, около 200 тыс. га — антропогенные ландшафты, выруб- ки и гари (Атлас..., 2003). За последние 15 лет пожарами уничтожено более 55 тыс. га хвойных лесов (Лазарев, 2002). Существует реальная угроза исчезно- вения на Камчатке последних массивов коренных еловых лесов.

**Распространение ельников на Камчатке.** В настоящее время северная гра- ница ели в левобережной части бассейна р. Камчатка проходит по бассейну р. Еловка в 20 км к северу от устья р. Левая. В правобережной части бассейна р. Камчатка северная граница пролегает у юго-западного подножия вулкана Ши- велуч. Восточная граница распространения ели проходит в окрестностях бывшего с. Камаки (Комаров, 1940; Манько, Ворошилов, 1977). Юго-восточная граница — по правобережью р. Лиственничная на территории Кроноцкого заповедника (На- уменко, 1977; Нешатаев, Нешатаева, 1994). Южная граница ели по левобережью долины р. Камчатка проходит по водоразделу рек Кирганик и Малая Кимитина, в 10 км к северу от с. Кирганик (Манько, Ворошилов, 1977). Южная граница по правобережью долины р. Камчатка пролегает по северо-западным склонам Генера- льского поднятия.

Наиболее крупные массивы ельников сохранились в верховьях р. Козыревка, в междуречье рек Камчатка и Китильгина, на Никольском хребте и в бассейне р. Еловка. Особенности современного распространения ели лишь в северном и среднем районах Центральной Камчатской депрессии, с большим перерывом между ними, не обусловлены климатическими особенностями и объясняются ис- торическими причинами, которые связаны с динамикой растительного покрова Камчатки во время плейстоценовых оледенений. Похолодание климата, распро- странение ледников и снижение снеговой линии привели к смещению вертикаль- ной поясности растительности и вымиранию теплолюбивых видов растений. За время четвертичных оледенений ель вымерла в районах Западной и Северной Камчатки, где она существовала еще в период позднеплейстоценового межлед- никовья (Гептнер и др., 1965; Боярская, Малаева, 1967; Скиба, 1975). Вероятны- ми рефугиумами, где могла сохраниться ель аянская в периоды четвертичных оледенений, являются верховья рек Еловка, Козыревка, Большая и Малая Николка (Карпачевский, Метельцева, 1966; Шамшин, 1967). По данным О.А. Брайцевой, во время позднеплейстоценовых оледенений рефугиумы ели находились в райо- не Генеральского поднятия, никогда не покрывавшегося ледниками (Брайцева, Евтеева, 1967; Брайцева и др., 1968).

**Высотная приуроченность.** Вертикальные пределы современного распрос- транения ельников в различных районах полуострова неодинаковы. Так, на юго-

восточном склоне вулкана Шивелуч до катастрофического извержения 1964 г. еловые леса встречались на высотах около 450–500 м над уровнем моря (Карпачевский, Турков, 1972; Манько, 1983). На западном макросклоне Ключевской группы вулканов верхняя граница леса поднимается до 1000 м над уровнем моря. В предгорьях и на высотах 250–400 м над уровнем моря произрастают еловые леса, однако они не образуют четко выраженного высотного пояса. По узким долинам притоков р. Камчатка ель поднимается вверх до 700–800 м над уровнем моря, образуя смешанные древостои с каменной березой. Ель также встречается под пологом долинных кустарниково-разнотравных лиственничных лесов. На западном склоне вулкана Ушковский небольшие участки ельников поднимаются до 750 м. Здесь ельники не образуют хорошо выраженного высотного пояса, встречаясь фрагментарно в поясе лиственничников и каменноберезовых лесов. На хребтах Никольском и Асхачный Увал прослеживается хорошо выраженный высотный пояс ельников, который поднимается до 600–650 м. От реки Малая Кититина до пос. Атласово ельники тянутся узкими полосами, приуроченными к дренированным террасам, избегают заболоченные местообитания.

Таким образом, еловые леса Центральной Камчатки являются таежными лесами охотского типа и образуют на высотах 300–600 м фрагментарно выраженный пояс темнохвойных лесов. Наиболее соответствуют коренным зональным сообществам низкогорные зеленомошные ельники. Их аналогами являются хвощовые и разнотравно-зеленомошные ельники речных долин и предгорий, имеющие послепожарное происхождение и возникшие в результате смены лиственницы елью. Кустарниково-разнотравные ельники, распространенные в верхней части темнохвойно-лесного пояса, являются результатом сукцессионных смен субальпийских каменноберезняков ельниками. Ельники Камчатки являются уникальными фитоценозами, поскольку находятся в островной изоляции на северной границе ареала *Picea ajanensis*, имеют реликтовый статус и испытывают постоянное влияние современного вулканизма. Еловые леса в бассейне р. Еловка являются примером коренных старовозрастных сообществ, не носящих следов антропогенного воздействия. Максимальный возраст ели на пробных площадях достигает 270 лет, средний возраст 200–220 лет. Сообщества коренных ельников Камчатки являются резерватами биологического разнообразия различных групп сосудистых растений, мохообразных и лишайников, включают редкие и охраняемые виды и нуждаются в особой охране как эталоны первобытной хвойной тайги. В настоящее время существует угроза исчезновения остатков коренных ельников Камчатки под влиянием рубок и лесных пожаров.

#### 4.1.2. Пихтарники из пихты грациозной

**Систематическое положение камчатской пихты.** Пихта грациозная (п. изящная, п. камчатская) является одним из наиболее редких древесных растений флоры России. Вид *Abies gracilis* Ком. был описан В.Л. Комаровым (1901), указав-

шим на ее близость к *A. sachalinensis* Fr. Schmidt. В более поздних работах В.Л. Комаров сближал этот вид с *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (Комаров, 1927). В литературе можно встретить различную трактовку этого таксона. Одни авторы относят пихту изящную к *A. sachalinensis* Fr. Schmidt (Бобров, 1978; Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002), другие — к *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (Ворошилов, 1982; Черепанов, 1995), третьи — признают самостоятельность вида *A. gracilis* Kom. (Васильев, Уханов, 1949; Маценко, 1958, 1964; Кабанов, 1977; Воробьев, 1968, 1981; Науменко, 1981; Науменко, Черныгина, 1982, 1984; Недолужко, 1995, и др.) и считают его камчатским эндемом, угасающим реликтовым видом. Некоторые авторы сближают пихту изящную с пихтой сахалинской, но рассматривают ее в ранге разновидности. Например, Э. Хультен (Hultsn, 1927) относит пихту изящную к *A. sachalinensis* var. *nemorensis* Mayr, а А. Фаржон (Farjon, 1990, 1998) — к *A. sachalinensis* var. *gracilis* (Kom.) Farjon.

Согласно исследованиям Л.В. Орловой и Г.А. Фирсова, *A. gracilis* Kom. по морфологическому строению вегетативных и репродуктивных органов можно рассматривать в ранге вида, близкого к *A. nephrolepis*, вместе с которым он входит в ряд *Nephrolepides*. *A. gracilis* отличается от *A. nephrolepis* мелкими шишками, морфологическими особенностями семенных и кроющих чешуй и семян, а также короткими и узкими хвоинками и голыми (или очень слабо опушенными) молодыми побегами (Орлова, Фирсов, 2003). Кроме того, пихта изящная отличается от близкородственных видов также особенностями микроструктуры коры, некоторыми биохимическими и физиологическими показателями, особенностями биологии и фенологии (Еремин, Раскатов, 1974; Раскатов, Науменко, 1978; Науменко, 1981).

### Современное состояние пихтовой роши

Большинство исследователей истории флоры и растительности Камчатки считает пихту изящную реликтом раннеплейстоценовых хвойно-широколиственных лесов, распространенных на полуострове до начала плейстоценовых оледенений (Комаров, 1940; Троицкий, 1941; Стариков, Дьяконов, 1954; Турков, Шамшин, 1963б; Брайцева, Евтеева, 1967; Шамшин, 1967б; Скиба, 1975; Манько, Ворошилов, 1978; Науменко, 1981; Науменко и др., 1986; Нешатаева и др., 2004, и др.). Единственное сохранившееся до наших дней природное местонахождение пихты изящной расположено в низовьях р. Новый Семьячик (Восточная Камчатка), на высотах 25–50 м над ур. моря, у подножия лавового плато, в окружении обширных массивов каменноберезовых лесов из *Betula ermanii* Cham. Изолированная от хвойных лесов Центральной Камчатки высокими горными цепями Восточного хребта (средние высоты 1200–1400 м над ур. моря), пихтовая роша существует на этом месте уже более 1000 лет (Карпачевский, Метельцева, 1966; Турков, 1967). О.А. Брайцева и И.С. Евтеева (1967), а также И.А. Егорова (1982б), проводившие спорово-пыльцевой анализ и радиоуглеродное датирование ископа-

емых органических остатков под пихтовой рощей, оценивают ее возраст в 1500–2000 лет. По данным А.Т. Науменко (1978), продолжительность существования здесь популяции *Abies gracilis* составляет около 15 поколений, или не более 2500 лет.

Происхождение единственной на Камчатке пихтовой рощи остается неясным. Большинство исследователей считает ее памятником третичной растительности Камчатки (Троицкий, 1941; Стариков, Дьяконов, 1954; Науменко, 1981, 1984; Науменко и др., 1986), другие — довольно молодым образованием, поскольку, по палеоботаническим данным, пихта вымерла на Камчатке еще в плейстоцене (Турков, Шамшин, 1963б; Брайцева, Евтеева, 1967; Скиба, 1975). Кроме того, существует мнение, что пихтовая роща была искусственно посажена ительменами в ритуальных целях (Турков, 1967; Карпачевский, 1968). Первые сведения о пихтовой роще мы находим еще у С.П. Крашенинникова (1755, с. 44), который писал: «...на южном берегу объявленной губы по низменным холмикам растет малое число пихтовнику, которого дерева нигде по Камчатке более не примечено. Оный лес у камчадалов как заповедный хранится, так что никто из них не токмо рубить его, но и прикоснуться не смеет...». В 1854 г. рощу посетил К. Дитмар (1901). В 1938 г. пихтарник был обследован В.Д. Троицким (1941), в 1952–1953 гг. — Г.Ф. Стариковым и П.Н. Дьяконовым (1954), в 1959 г. — В.Г. Турковым и В.А. Шамшиным (1963б).

Исключительную научную и природоохранную ценность камчатской пихтовой рощи подчеркивали многие исследователи флоры и растительности полуострова (Дитмар, 1901; Комаров, 1912, 1927; Крохин, 1936; Турков, Шамшин, 1963б; Турков, 1967; Карпачевский, Метельцева, 1966; Карпачевский, 1968; Науменко, 1981; Науменко, Чернягина, 1984; Науменко и др., 1986; Нешатаева, Фет, 1994а; Лобков, 1999, и др.). Пихтовая роща как уникальное сообщество Восточной Камчатки заповедана, в ней проводились многолетние стационарные исследования (Науменко, 1981; Науменко, Чернягина, 1982; Науменко и др., 1986). Необходимо отметить, что пихта изящная находится здесь на северном пределе распространения рода *Abies*, в крайне суровых для пихты климатических условиях. По данным метеостанции Семлячки, расположенной на высоте 25 м над ур. моря (Справочник..., 1966–1968), среднемноголетняя сумма активных температур выше 10 °С составляет 880°, годовая сумма осадков 1200–1400 мм (за теплый период года — 500–600 мм, за холодный — 600–700 мм), относительная влажность воздуха 69%, средняя высота снежного покрова 153 мм. Гидротермический коэффициент Селянинова составляет 2,6, что заметно ниже минимального значения, соответствующего возможности произрастания пихты (2,8), рассчитанного по модели Ю.Г. Пузаченко и В.С. Скулкина (1981).

В настоящее время урочище «Пихтовая роща» занимает площадь около 20 га и состоит из двух участков пихтарника, примыкающих друг к другу, и окружающего их каменноберезняка с единичными взрослыми пихтами (рис. 7). Центральный (северо-западный) участок пихтовой рощи характеризуется практически не-

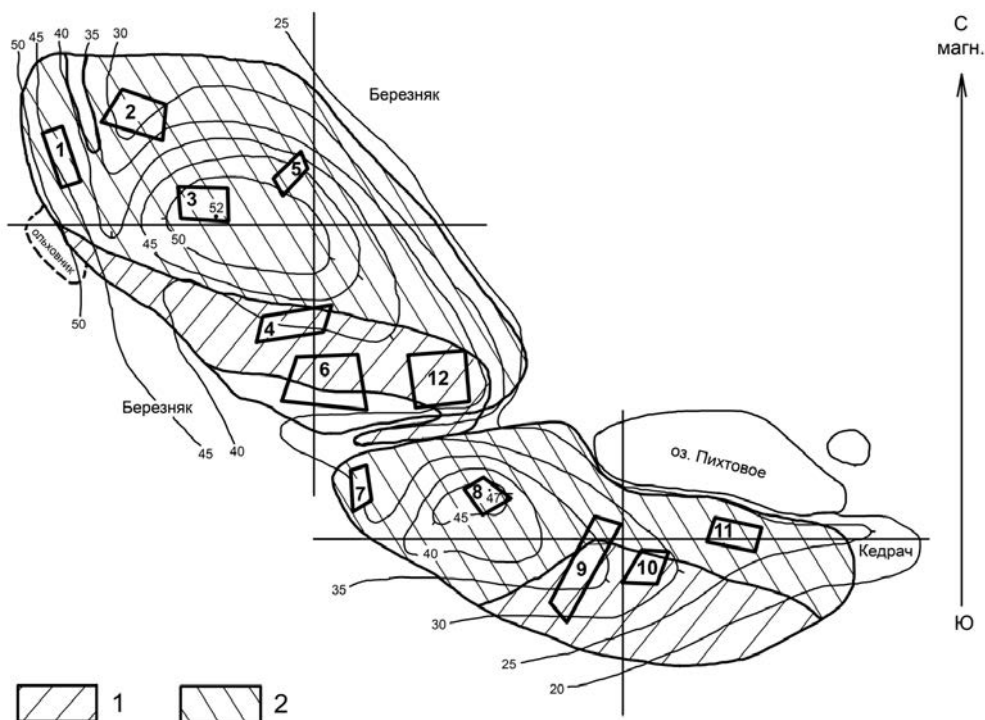


Рис. 7. План пихтовой роши. (М 1 : 6000).

1 — пихтарник высокоотравный, 2 — пихтарник папоротниково-майниковый. Цифры в четырехугольниках — номера пробных площадей.

нарушенным, наиболее сомкнутым и однородным по составу древостоем, в котором преобладает пихта и имеется лишь небольшая примесь каменной березы. Состав древостоя, выраженный в десятых долях, здесь 9П1Бк или 8П2Бк. Полнота древостоя на центральном участке составляет 0,9–1,0, сумма площадей сечения 43,8 м<sup>2</sup>/га, запас 180–200 м<sup>3</sup>/га, класс бонитета Va (Турков, Шамшин, 1963б). Древостой юго-восточного участка, подвергавшегося выборочным рубкам, более разреженный и отличается заметным участием каменной березы. Его состав 6П4Бк. Площадь, занимаемая пихтарником, продолжает постепенно сокращаться. При съемке 1973 г. площадь коренного пихтового леса составила 17,5 га, или 86,6% всей площади урочища (Науменко, 1978). После массового ветровала 1974 г. площадь пихтарников сократилась. По результатам инструментально-глазомерной съемки, выполненной 24 июля 1975 г. Ю.Н. Нешатаевым, площадь пихтового массива составила 15 га. По данным А.Т. Науменко и О.А. Чернягиной (1982), площадь коренного массива пихтарника 14 га, а площадь окружающего

каменноберезового леса с единичными пихтами 8 га. Территория пихтовой рощи находится на левом берегу руч. Пихтовый. Интересно отметить, что на правом берегу этого ручья, на расстоянии около 500 м к юго-востоку от границы рощи, в камменноберезняке имеется небольшой участок разновозрастного пихтово-березового древостоя площадью 1,6 га, в котором насчитывается 53 экземпляра пихты, максимальный возраст которой 170 лет (Науменко, Чернягина, 1982). В окружающем пихтарники камменноберезняке встречаются единичные старовозрастные пихты, что позволяет относить их к остаткам бывшего пихтового массива.

Всего на территории рощи насчитывается около 30 тыс. экземпляров пихты. Деревья низкорослые, толстоствольные, малосбежистые. Максимальная высота пихты 17 м, средняя 13 м. Средний диаметр ствола 25 см. Максимальный возраст пихты 225 лет, средний 130 лет. В генеративную фазу пихта вступает в возрасте 70 лет, в сенильную в 160 лет. Семеношение ежегодно наблюдается у 2–3% деревьев. Полнозернистость семян не превышает 7%, лабораторная всхожесть в редких случаях достигает 12%, грунтовая — 0.01% (Науменко, 1978, 1981). В пихтовой роще отмечено 69 видов сосудистых растений. Видовой состав ксиллобионтных грибов представлен 42 видами 17 родов (Мухин, Котиранта, 2000). В пихтарниках встречаются 31 вид млекопитающих и 27 видов птиц (Лобков, 1999).

### Геоботаническая характеристика пихтарника

В настоящее время изолированное насаждение пихты грациозной занимает площадь около 15 га. Наиболее однородной по составу является центральная часть рощи, имеющая небольшую примесь каменной березы (9П1Бк или 8П2Бк). Юго-восточный участок, в прошлом подвергавшийся выборочным рубкам, наиболее разрежен и отличается заметным участием в древостое каменной березы (6П4Бк). Максимальный возраст пихты составляет 225 лет, средний возраст 130 лет. Средняя высота 13 м, средний диаметр ствола 25 см. Полнота древостоя составляет 0,9–1,0, сумма площадей сечения 43,8 м<sup>2</sup>/га, класс бонитета V, общий запас 180–200 м<sup>3</sup>/га, максимальный запас 220–250 м<sup>3</sup>/га (Науменко и др., 1986; Нешатаева, Фет, 1994а). Классификация и типология сообществ пихты грациозной разработаны довольно слабо. Б.А. Быков (1960), по данным В.Д. Троицкого (1941) и Г.Ф. Старикова и П.Н. Дьяконова (1954), приводит в составе формации пихты грациозной *Abieta gracilis* две ассоциации: *Abietum hylocomiosum* и *A. betuloso-pteridosum*. В.Г. Турков и В.А. Шамшин (1963б) относят насаждения пихтовой рощи к типу папоротниковых пихтарников (*Abietetum dryopteridosum*).

Нами проведены геоботанические исследования на 12 постоянных пробных площадях, заложенных в пихтовой роще в 1975–1976 гг. (рис. 8). По данным А.Т. Науменко (1981; Науменко и др., 1986), средний возраст пихты на пробных площадях составляет 103 года, средняя высота 11 м, средний диаметр ствола 24,3 см. По результатам геоботанического обследования постоянных пробных

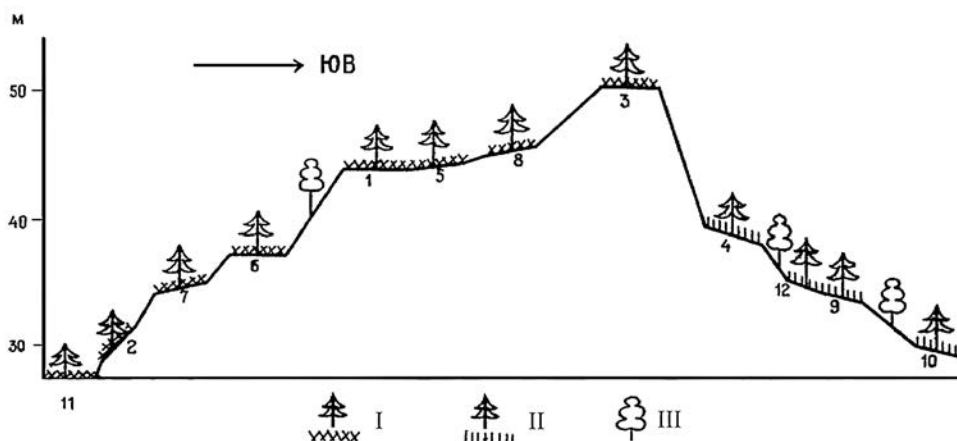


Рис. 8. Положение в рельефе пробных площадей пихтовой рощи. I — пихтарник папоротниково-майниковый, II — пихтарник высокотравный, III — камениоберезняк. Арабские цифры — номера пробных площадей.

площадей (Нешатаева, Фет, 1994а), сообщества пихты грациозной отнесены нами к двум ассоциациям: пихтарник папоротниково-майниковый и пихтарник высокотравный (табл. 6).

Формация *Abieteteta gracilis* — пихтарники из пихты грациозной

Асс. 1. *Abietetum gracili dryopteridoso-maianthemosum* — пихтарник папоротниково-майниковый.

Диагностические признаки. Сообщества папоротниково-майниковых пихтарников характеризуются высоким обилием в травяном ярусе папоротников (*Dryopteris expansa*, *Phegopteris connectilis*) и майника широколистного (*Maianthemum dilatatum*), высокой константностью таежных видов: *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum* и др. Единично отмечены: *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Pyrola minor*, *P. incarnata*. Моховой ярус образован зелеными мхами-мезофитами: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum commune* и др. По видовому составу травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов сообщества папоротниково-майниковых пихтарников сходны с низкотравно-зеленомошными ельниками Центральной долины Камчатки (Манько, Ворошилов, 1978; Нешатаева и др., 2004).

Синтаксономия. Асс. *Abietetum gracili dryopteridoso-maianthemosum* впервые описана В.Ю. Нешатаевой и Г.Ю. Фет (1994а) с приведением фитоценотической таблицы. Б.А. Быков (1960), по данным В.Д. Троицкого (1941) и Г.Ф. Старикова, П.Н. Дьяконова (1954), относил сообщества ассоциации к асс. *Abietetum hyloco-*



Таблица 6

Геоботаническая характеристика сообществ пихтарников  
урочища Пихтовая роща (Восточная Камчатка)

Ярус, виды	Асс. <i>Abietetum nanoherbosum</i>								Асс. <i>A. althiherbosum</i>			
	378	380	377	379	376	381	382	374	375	383	372	389
Номера описаний	378	380	377	379	376	381	382	374	375	383	372	389
Номер пробной площади	11	2	8	3	7	5	1	6	12	9	4	10
Высота над ур. моря, м	27	30	46	51	35	45	45	37	36	35	40	31
Экспозиция склона		СВ	3			СВ			ЮВ	ЮВ	Ю	ЮВ
Крутизна склона, градусы		25	5			10			7	5	12	7
<b>Древостой, сомкнутость</b>	<b>0,5</b>	<b>0,6</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	<b>0,4</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>0,4</b>
Состав древостоя (доли)												
<i>Abies gracilis</i>	9	9	9	9	9	9	8	9	8	8	8	8
<i>Betula ermanii</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2
<b>Подлесок, сомкнутость</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>
<i>Sorbus sambucifolia</i>	4	5	3	3	3	3	4	4	3	3	5	5
<i>Lonicera chamissoi</i>	1	+	1	+	+	+	+	1	1	+	+	+
<i>Spiraea beauverdiana</i>		1	1	2		3		1	1		1	1
<i>Rosa amblyotis</i>	3						+	4	3			1
<b>Травяной ярус, покрытие, %</b>	<b>50</b>	<b>45</b>	<b>55</b>	<b>75</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>75</b>	<b>55</b>	<b>75</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>55</b>
<i>Dryopteris austriaca</i>	1		2	3	+	3	3	3	2	1	2	1
<i>Phegopteris connectilis</i>	3	4	1	3	3	3	+	2	3	2	3	3
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1
<i>Maianthemum dilatatum</i>	+	3	4	4	4	4	4	3	3	1	3	3
<i>Lycopodium annotinum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>	1	–	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2
<i>Chamerion angustifolium</i>	2	1	1	2	1	2	1	1	2	2	2	2
<i>Cacalia camtschatica</i>	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1
<i>Streptopus amplexifolius</i>		1	1	1		1	1	+	1	+	1	1
<i>Filipendula camtschatica</i>				1	1	1	1	1	3	3	2	3
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	1			+		+	1	1	1	1	1	1
<i>Senecio cannabifolius</i>									1	3	1	1
<i>Trientalis europaea</i>	1	1	1	+		1		+	1	1		
<i>Lilium debile</i>	+					1	+	+		1		1
<i>Atragene ochotensis</i>			+	1				1				
<i>Trillium camtschaticum</i>	+							+				1
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	+	1										1
<b>Моховой ярус, покрытие, %</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>10</b>
<i>Dicranum majus</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Mnium nudum</i>	+	1	+	+	+	+	+	+	+		1	
<i>Pogonatum japonicum</i>	1	2	+		2	+	1	+	1		1	2
<i>Pleurozium schreberi</i>	+	2	+	+	+	+	+	+	1		2	1
<i>Hypnum cupressiforme</i>		+	+			+						
<i>Brachythecium reflexum</i>			+			+		+		+		
<i>Oncophorus virens</i>		+			+							
<i>Polytrichum alpinum</i>						+				+		
<b>Число видов на пробной площади</b>	<b>31</b>	<b>22</b>	<b>25</b>	<b>24</b>	<b>19</b>	<b>25</b>	<b>26</b>	<b>32</b>	<b>25</b>	<b>30</b>	<b>26</b>	<b>30</b>

*miosum*. В.Г. Турковым и В.А. Шамшиным (1963б) сообщества ассоциации приведены под названием «тип леса *Abietetum dryopteridosum*». А.Т. Науменко и О.А. Черныгина (1984) относят их к асс. «пихтарник папоротниково-майниковый».

Синморфология. Средняя сомкнутость древостоя в сообществах ассоциации составляет 0,5–0,6. Состав древостоя 9П1Бк, высота пихты 12–14 м, диаметр ствола 25–30 см. Высота березы каменной 12–13 м, диаметр ствола 30–35 см. Сомкнутость подлеска 0,2–0,3. В подлеске преобладает рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*) — проективное покрытие 20–30%, участвуют жимолость Шамиссо (*Lonicera chamissoi*), спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*), шиповник тупоушковый (*Rosa amblyotis*). В травяном ярусе (покрытие 50–60%) выделяются два подъяруса. 1-й подъярус высотой 50–60 см образован щитовником (*Dryopteris expansa*), характеризующимся покрытием до 15–20%, и видами разнотравья. Во 2-м подъярусе доминирует майник (*Maianthemum dilatatum*) — 25–30%, обильны папоротники (*Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*). С высокой константностью встречаются: *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *E. hyemale*, *Lycopodium annotinum*, *Chamerion angustifolium*, *Cacalia kamtschatica*, *Calamagrostis langsdorffii*. Моховой ярус разрежен (покрытие до 10–15%), константны: *Dicranum majus*, *Pleurozium schreberi*, *Rhizomnium nudum*. Лишайники представлены единично, отмечены: *Peltigera aphthosa*, *P. canina*.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены преимущественно к высотам 45–50 м над уровнем моря, встречаются на ровных участках, реже на слабопологих склонах северо-восточной и западной экспозиций.

Синдинамика. Сообщества ассоциации представляют собой ненарушенные или слабо нарушенные единичными приисковыми рубками или давними ветровалами (возраст нарушений более 150 лет) пихтовые фитоценозы, являющиеся дериватами древних коренных темнохвойных лесов Восточной Камчатки. При отсутствии нарушений сообщества ассоциации устойчивы и способны к самоподдержанию. При распаде верхнего яруса вследствие катастрофических воздействий (ураганы, пожары, рубки) сообщества ассоциации будут сменяться каменноберезняками кустарниково-разнотравными — асс. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* (Нешатаева, 2004).

Асс. 2. *Abietetum gracili althiherbosum* — пихтарник высокотравный.

Диагностические признаки. Высокотравные пихтарники отличаются значительным участием в древостое каменной березы и сомкнутым травяным ярусом

---

Примечание к табл. 6. Единично встречены: *Lonicera edulis*: 378(1); *Pinus pumila*: 378(2); *Athyrium filix-femina*: 378(+), 383(+); *Pteridium aquilinum*: 383(1); *Artemisia opulenta*: 383(1); *Heracleum dulce*: 383(1); *Thalictrum kemense*: 389(1); *Vaccinium vitis-idaea*: 379(+); *Pyrola minor*: 372(+); *Galium boreale*: 375(+), N 372(+); *Brachythecium salebrosum*: 374(+); *Drepanocladus uncinatus*: 378(+); *Peltigera aphthosa*: 381(+), N 379(+); *P. canina*: 377(+).

(60–75%), достигающим 150–170 см высоты, образованным видами камчатского крупнотравья и высокотравья: *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Cacalia kamtschatica*, *Cirsium kamtschaticum*, *Heracleum dulce* с участием *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium* и др. Моховой ярус сильно разрежен, его покрытие не превышает 5–10%. Мхи обычно приурочены к валежу.

Синморфология. Сомкнутость древостоя 0,3–0,4. Состав древостоя 6П4Бк. Высота пихты 10–15 м, диаметр ствола 25–35 см. Высота каменной березы 14–15 м, средний диаметр ствола 40 см. Подлесок сомкнутостью 0,2 образован рябиной бузинолистной с участием жимолости Шамиссо, спиреи Бовера и шиповника тупоушкового. Проективное покрытие травяного яруса 60–75%. В 1-м подъярусе высотой 150–170 см доминируют виды камчатского крупнотравья и высокотравья: *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Cacalia kamtschatica*, *Cirsium kamtschaticum*, *Chamerion angustifolium*, *Streptopus amplexifolius*, *Calamagrostis langsdorffii*. Во 2-м подъярусе (25–35 см) отмечены: *Allium ochotense*, *Solidago spiraeifolia*, *Equisetum arvense*, *Lilium debile*, *Dryopteris expansa* и др. В 3-м подъярусе (10–15 см) обилён *Maianthemum dilatatum* (10–20%), с высокой константностью встречаются: *Phegopteris connectilis*, *Lycopodium annotinum*. Моховой ярус разрежен (покрытие до 10%) и представлен единичными синузиями *Pleurozium schreberi* и *Pogonatum japonicum* с примесью *Dicranum majus*, *Rhizomnium nudum* и других видов.

Синэкология. Сообщества ассоциации отмечены на высотах 30–40 м над уровнем моря, приурочены к склонам южной и юго-восточной экспозиции.

Синдинамика. Сообщества ассоциации встречаются преимущественно в юго-восточной части рощи, неоднократно пройденной приисковыми и выборочными рубками. Возраст нарушений составляет 70–100 лет. Последние рубки на территории рощи проводились в 1934–1936 гг. при организации рыболовецкого колхоза «Красный Партизан» (Крохин, 1936; Троицкий, 1941). Вследствие рубок был значительно разрежен верхний ярус пихты, уменьшилась сомкнутость древостоя. На осветленные участки внедрились каменная береза и сопутствующие ей виды высокотравья, сформировалась плотная дернина, что привело к невозможности естественного возобновления пихты. Дальнейший процесс распада пихтового древостоя ведет к смене сообществ пихтарников высокотравными каменноберезняками (асс. *Betuletum ermanii althiherbosum*) (Нешатаева, 2004).

Таким образом, синтаксономическое разнообразие сообществ пихтовой рощи представлено двумя ассоциациями. Папоротниково-майниковые пихтарники преобладают на пробных площадях с довольно высокой сомкнутостью древостоя (0,5–0,6), характеризуются доминированием видов таежного низкотравья, по составу травяного и мохово-лишайникового ярусов близки к низкотравным и мелкопапоротниковым ельникам Центральной Камчатки (Нешатаева и др., 2004). Высокотравные пихтарники имеют невысокую сомкнутость древостоя (0,3–0,4). Их флористический состав близок к таковому каменноберезняков, от которых они отличаются участием в древостое пихты и присутствием ряда видов, характерных

для темнохвойных лесов: *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Equisetum sylvaticum*, *Pyrola minor*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Hypnum cupressiforme* и др.

### Факторы, угрожающие пихтовой роще

Для пихты изящной из основных лимитирующих факторов в «Красной книге СССР» (1978, 1984) указываются рубки и обламывание ветвей туристами. Первый фактор не вызывает сомнений и является основным. Известно, что заповедный режим в пихтовой роще был установлен только в 1936–1937 гг. До прихода на Камчатку русских казаков роща почиталась ительменами как священная, но русские переселенцы в конце XVIII – начале XIX в. неоднократно рубили пихтовый лес для строительства домов в деревне Семлячики (Дитмар, 1901). Наиболее значительные рубки были предприняты в юго-восточной части пихтовой рощи в начале XX века и в 1934–1936 гг., после чего полог пихтового древостоя в южной части рощи был сильно изрежен и в него проникла каменная береза (Троицкий, 1941). Из 20 га общей территории урочища лишь около 7–8 га пихтовой рощи сохранились в ненарушенном состоянии, остальная территория более или менее затронута приисковыми и выборочными рубками. На месте вырубок изменилось соотношение основных лесобразователей (пихты и березы каменной) в сторону березы, резко снизилась численность семенного возобновления пихты. На участках, где появилась береза, быстро развился густой травяной ярус, сформировалась дернина, поэтому естественное возобновление пихты становится невозможным.

Потенциально опасными факторами для рощи являются лесные пожары и ураганы. На Камчатке пожары случаются не только по вине людей, но и из-за активной вулканической деятельности. Учитывая крайне небольшие размеры рощи, ее расположение у подножия действующих вулканов и высокую пожароопасность древостоя, этот фактор имеет большое значение, его необходимо постоянно учитывать в природоохранной деятельности Кроноцкого заповедника.

Необходимо также иметь в виду, что в районе произрастания пихтовой рощи с большой частотой случаются ураганные ветры, превышающие 40 м/с (Кондратюк, 1974). По данным А. Т. Науменко (1978), ураганный ветер, пронесшийся со скоростью около 50 м/с в октябре 1974 г., повалил на северо-западной и юго-восточной опушках рощи от 7 до 9% взрослых деревьев пихты. Вследствие массового ветровала была нарушена целостность коренного массива пихты, образовались «окна», в которые уже в 1975 г. начали проникать виды высокотравья — *Filipendula camtschatica*, *Aruncus dioicus*, *Cacalia kamtschatica* и др., препятствующие естественному возобновлению пихты. Последствиями ветровала явились последующий отпад одиночных деревьев пихты, уцелевших после урагана, и массовая гибель пихтового подроста в «окнах», вызванная пересыханием корневых систем.

### Природоохранный статус пихты грациозной

*Abies gracilis* Kom. указана в региональных списках редких и исчезающих видов флоры СССР для Дальнего Востока (Тахтаджян, 1978). Она включена в первое издание «Красной книги СССР» (1978) как редчайший эндемичный вид с крайне ограниченными запасами. Пихта изящная также включена во второе издание «Красной книги СССР» (1984) как «редкая камчатская популяция, рядом авторов рассматриваемая как самостоятельный вид». К сожалению, пихта грациозная ошибочно не была включена в «Красную книгу РСФСР» (1988). В ходе подготовки к изданию выяснилось, что состояние ряда видов не вызывает необходимости принятия срочных мер государственной охраны. В число исключенных видов попала и *Abies gracilis* Kom., которая, по вине составителей, «растворилась» в синонимах пихты сахалинской (*Abies sachalinensis* Fr. Schmidt) — одного из основных лесообразователей Сахалина и Южных Курил. В.А. Недолужко (Nedoluzhko, 1999) рекомендовал пихту изящную для международной охраны. В его работе, посвященной редким и исчезающим древесным растениям Дальнего Востока, использована Международная шкала категорий редких видов (IUCN Red List Categories..., 1994). *A. gracilis* он включил в категорию DD — «Data Deficient» (недостаточно данных) как вид с неопределенным статусом, который требует дополнительного изучения.

Пихта изящная включена в Международную Красную книгу хвойных (Global Red List of Conifers) как *A. sachalinensis* (F.Schmidt) Mast. var. *gracilis* (Kom.) Farjon, со статусом Vu (Vulnerable) — уязвимый таксон (Farjon, Page, 1999). По Международной шкале (IUCN Red List Categories..., 1994) авторы отнесли ее к категории D2 (популяция очень маленькая или ограниченная). По последней версии IUCN Red List Categories and Criteria (2001) приняты 9 категорий редких видов. Для особо редких видов, находящихся под угрозой исчезновения, предложены три категории: *VU* — Vulnerable (уязвимый вид), *EN* — Endangered (вид в опасности) и *CR* — Critically Endangered (вид в крайней опасности). Для отнесения вида к одной из трех предложенных категорий «угрозы» достаточно его соответствия любому из перечисленных критериев: *A.* Уменьшение размеров популяции; *B.* Узкий географический ареал; *C.* Численность популяции составляет до 250 взрослых особей; *E.* Количественные данные показывают возможное вымирание вида в природе по крайней мере на 50% на протяжении либо последних 10 лет, либо в течение жизни трех поколений (до 100 лет). Для *A. gracilis* важнейшим критерием, позволяющим отнести этот вид к категории особо редких, является его чрезвычайно ограниченная площадь распространения (критерий *B-2*): занимаемая площадь менее 1 км<sup>2</sup>, вид известен только из одного местонахождения, продолжается сокращение занимаемой площади, наблюдается постепенное уменьшение численности популяции. Современное состояние популяции пихты грациозной соответствует двум градациям критерия *B-2*: *a* и *b* (ii) (Нешатаева, Фирсов, 2006). С учетом уточнений и изменений, внесенных в перечень

категорий редких видов и критериев их выделения в новом издании IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1 (2001), мы считаем, что необходимо повысить природоохранный статус пихты грациозной как вида, находящегося под угрозой исчезновения, и предлагаем отнести пихту грациозную к категории CR. Мы полагаем, что в следующем издании «Красной книги России» *A. gracilis* Kom. должна быть отнесена к статусу вида, находящегося под угрозой исчезновения.

Необходимы дальнейшее изучение естественной популяции пихты грациозной, мониторинг состояния пихтовой рощи и строгая охрана ее территории Кроноцким государственным заповедником.

#### 4.1.3. Лиственничники и лиственничные редколесья из лиственницы Каядера

Начало маршрутному изучению лиственничников полуострова было положено запасным лесничим Л.М. Геншелем, совершившим поездку по хвойным лесам долины р. Камчатки в 1907 г. (Геншель, 1908). В 1910 г. лиственничные леса долины р. Камчатки были выборочно обследованы запасным лесничим В. К. Малининым, опубликовавшим краткую таксационную характеристику нескольких пробных площадей лиственничников (Малинин, 1912). По результатам экспедиций АКО (1928–1932 гг.) была дана общая характеристика типологического разнообразия лиственничников Камчатки и отмечены некоторые особенности их динамики (Овсянников, 1928, 1929; Карев, 1930, 1931, 1933; Корниенко, 1932, и др.). Комплексной камчатской экспедицией АН СССР (1935–1936 гг.) были получены новые данные о лиственничных лесах Центральной долины Камчатки (Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938, 1940). Важным этапом в изучении лиственничников полуострова явились исследования Лесоводственного отряда Камчатской комплексной экспедиции СО АН СССР в 1959–1961 гг. (Стефин, 1960, 1962; Зонн и др., 1963; Кабанов, 1963, 1964, 1969; Турков, 1963, 1964а, б; Шамшин, 1963, 1967а, б, и др.). Н. Е. Кабанов (1963) свел все типологическое разнообразие лиственничников Центральной Камчатки к 7 группам типов леса (кустарниково-разнотравные, багульниковые, хвощовые, голубичные, кедровостланиковые, лишайниковые и сфагновые лиственничники). Д.Ф. Ефремов (1969, 1973а, б, в) выделил 10 групп типов лиственничных лесов, привел характеристику особенностей их экологии и динамики. Значительный вклад в изучение типологии и динамики лесной растительности Центральной и Восточной Камчатки внесли также работы Ю.И. Манько (Манько, 1974а, б; Манько, Ворошилов, 1978; Манько, Сидельников, 1989, и др.) и автора (Нешатаева, 1986, 1987; Нешатаев, Нешатаева, 1994; Нешатаева, Гимельбрант, 2005, и др.).

Видовой статус лиственницы, произрастающей на полуострове, неоднократно пересматривался. Одни исследователи (Комаров, 1927, 1940; Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938; Стариков, Дьяконов, 1954) относили ее к *Larix dahurica* Turcz.et Trautv. Другие (Дылис, 1961; Кабанов, 1963; Ефремов, 1969, 1973а, б, в, и др.) — к *L. kurilensis* Mayr. Е.Г. Бобров (1972, 1978) рассматривал

лиственницу Центральной Камчатки как *Larix cajanderi* Mayr. Д.П. Воробьев (1981) приводил для полуострова *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr., а В.Н. Ворошилов (1982) — *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. var. *kamtschatica*. Акад. И.Ю. Коропачинский в последних сводках по флоре Дальнего Востока и дендрофлоре Азиатской России (Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002) относит лиственницу п-ова Камчатка к виду *L. cajanderi*, что подтверждает выводы, сделанные Е.Г. Бобровым (1972, 1978). Мы разделяем взгляды этих авторов и также относим лиственницу, произрастающую на Камчатке, к *L. cajanderi* (рис. 9).

В последние десятилетия хвойные леса Центральной Камчатки подвержены сильному антропогенному влиянию (рубки, пожары) и, кроме того, время от времени испытывают негативное воздействие вулканогенных факторов. В последние годы, в связи с ликвидацией Камчатской лесной опытной станции ДальНИИЛХ, систематические научные наблюдения в лесах Камчатки не проводятся, поэтому новые фактические данные о состоянии лиственничных лесов полуострова представляют большой научный и практический интерес.

Лиственничники и лиственничные редколесья Восточной Камчатки изучены нами в окрестностях Кроноцкого озера, в бассейнах рек Лиственничная, Северная и Унана. Геоботанические исследования по изучению лиственничных лесов

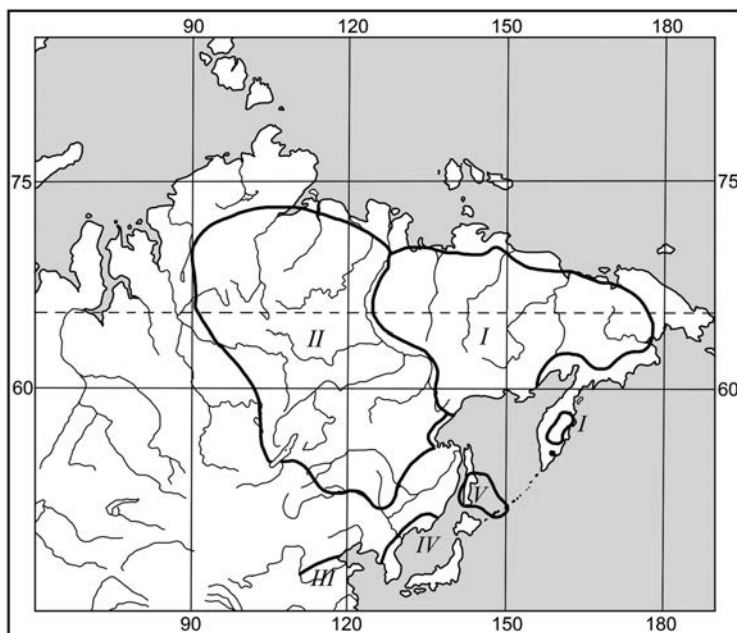


Рис. 9. Ареалы восточносибирских и дальневосточных лиственниц (по: Бобров, 1978).

I — *Larix cajanderi* Mayr; II — *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.; III — *L. principis-ruprechtii* Mayr; IV — *L. olgensis* A. Henry; V — *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr.

Центральной Камчатки проведены нами в 1984, 2001, 2003 и 2004 гг. Нами обследована территория площадью около 2500 км<sup>2</sup>, общая протяженность маршрутов составила более 300 км. Исследования проводили на территории двух крупных геоморфологических районов Центрально-Камчатской депрессии и Срединного хребта. В пределах восточного района, прилегающего к подножию Ключевской группы вулканов, пробные площади заложены на древних террасах р. Студеная (урочище Куль), в окрестностях пос. Козыревск и на юго-западном макросклоне вулкана Ушковский. В западном районе, охватывающем левобережье р. Камчатка до с. Атласово и предгорья Козыревского и Быстринского хр., пробные площади заложены в предгорьях Быстринского хр., в бассейне рек Шехман, Шехлун и Сехлун, а также на склонах водораздельных отрогов р. Быстрая, в ее среднем и нижнем течении. Здесь пробные площади заложены на моренных увалах правого борта долины р. Быстрая в окрестностях пос. Эссо, на высоких террасах правого борта долины р. Анавай в нижнем течении, в нижних частях склонов хребтов Козыревский и Быстринский. В южной части западного района пробные площади заложены на равнинной территории в междуречье рек Козыревка и Быстрая.

В Центральной долине Камчатки в районах распространения лиственничников преобладают слоисто-пепловые вулканические почвы. Спецификой слоисто-пепловых почв является большое количество погребенных гумусовых горизонтов со следами катастрофических погребений — углями. Выпадающие вулканические пеплы погребают лесную подстилку и замедляют ее разложение, снижая интенсивность биохимических процессов, что приводит к образованию сухоторфянистого горизонта, характерного для почв Центральной долины Камчатки и прилегающих горных склонов. При удалении от действующих вулканов (левобережье р. Камчатка, район пос. Атласово) влияние аэральных пеплопадов значительно уменьшается, но полностью не исчезает, чем объясняется значительное морфологическое сходство почвенных профилей всех типов почв долины р. Камчатка (Карпачевский, Взнуздаев, 1962; Соколов, 1973; Малинин, 1981). По гранулометрическому составу почвы лиственничников в районе исследований относятся к пылеватым супесям. В связи с постоянным омоложением верхних горизонтов почв в результате выпадения вулканических пеплов различия между почвами заключаются в основном в свойствах верхних органогенных горизонтов А<sub>0</sub>, Ат, А<sub>1</sub> (подстилки, оторфованного горизонта и гумусового горизонта) и обусловлены условиями поступления опада в почву и характером его накопления и разложения.

### **Эколого-фитоценотическая классификация лиственничников**

Нами разработана эколого-фитоценотическая классификация растительности лиственничных лесов Центральной и Восточной Камчатки. Сообщества лиственничников отнесены к 10 ассоциациям, объединенным в 7 групп и 2 формации.



- Формация *Lariceta cajanderi* — лиственничники из лиственницы Каяндера
- Группа асс. 1. *Lariceta cajanderi fruticoso-varioherbosa* — лиственничники кустарниково-разнотравные (Кабанов, 1963)
- Асс. 1. *Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum* — лиственничник кустарниково-разнотравный (Кабанов, 1963)
- Группа асс. 2. *Lariceta cajanderi ledosa* — лиственничники багульниковые (Сукачев, 1912)
- Асс. 2. *Laricetum cajanderi ledosum* — лиственничник багульниковый (Кабанов, 1963)
- Субасс. 1. *typicum* — типичная
- Субасс. 2. *vaccinietosum* — лиственничник багульниково-брусничный
- Группа асс. 3. *Lariceta cajanderi cladinoso* — лиственничники лишайниковые (Кабанов, 1963)
- Асс. 3. *Laricetum cajanderi cladinosum* — лиственничник лишайниковый (Воробьев, 1937)
- Асс. 4. *Laricetum cajanderi vaccinioso-cladinosum* — лиственничник бруснично-лишайниковый
- Группа асс. 4. *Lariceta cajanderi hylocomiosa* — лиственничники зеленомошные
- Асс. 5. *Laricetum cajanderi vaccinioso-hylocomiosum* — лиственничник бруснично-зеленомошный
- Асс. 6. *Laricetum cajanderi nanoherboso-hylocomiosum* — лиственничник низкотравно-зеленомошный
- Группа асс. 5. *Lariceta cajanderi equisetosa* — лиственничники хвощовые
- Асс. 7. *Piceeto-Laricetum equisetosum sylvatici* — елово-лиственничник хвощовый
- Асс. 8. *Laricetum spiraeoso-equisetosum arvensis* — лиственничник спиреево-хвощовый
- Группа асс. 6. *Lariceta cajanderi pumilae-pinosa* — лиственничники кедровостланиковые
- Асс. 9. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum* — лиственничник багульниково-кедровостланиковый
- Формация *Sublariceta cajanderi* — лиственничные редколесья из лиственницы Каяндера (Нешатаев, 1987)
- Группа асс. 7. *Sublariceta cajanderi fruticuloso-hylocomiosa* — лиственничные редколесья кустарничково-зеленомошные
- Асс. 10. *Sublaricetum cajanderi uliginosi vacciniosum* — лиственничное редколесье голубичное (Карев, 1933)

Далее мы приводим краткую характеристику выделенных синтаксонов. При описании групп ассоциаций, ассоциаций и субассоциаций виды перечислены в порядке убывания проективного покрытия. При анализе экологических особен-

ностей лиственничников учитывали их приуроченность к элементам мезорельефа с различным гидротермическим режимом.

Формация *Lariceta cajanderi* — лиственничники из лиственницы Кааяндера

Группа асс. 1. *Lariceta cajanderi fruticoso-varioherbosa* — лиственничники кустарниково-разнотравные.

Синтаксономия. Сообщества группы ассоциаций выделены Н.Е. Кабановым (1963) как группа типов леса *Kurilense-Lariceta fruticoso-herbosa*, в которую он включил два типа леса: лиственничники кустарниково-разнотравные (*K.-L. fruticoso-herbosum*) и лиственничники можжевельные (*K.-L. juniperosum*), а также производные от них белоберезняки. Подчеркивая своеобразие сообществ этой группы, он указывал, что их нельзя относить к группе типов леса лиственничников травяных (*Lariceta herbosa*), распространенных на Сахалине, севере Приморья, юге Хабаровского края, в Амурской обл. и южной Якутии. В покрове собственно лиственничников травяных преобладают вейник Лангсдорфа и осоки, а кустарники отсутствуют или встречаются крайне редко (Колесников, 1947; Кабанов, 1963).

Синэкология. Лиственничники кустарниково-разнотравные занимают наиболее богатые, хорошо увлажненные местообитания. Они встречаются преимущественно на первых надпойменных террасах в долинах р. Камчатка и ее крупных притоков, на участках, вышедших из-под влияния затопления, на конусах выносов сухих рек, на плоских делювиально-пролювиальных и флювиогляциальных равнинах, на периферии шлейфов вулканов. Участки, занятые лиственничниками кустарниково-разнотравными, обычно удалены от р. Камчатка не более чем на 10 км, а от ее крупных притоков — на 1–2 км, что связано с особенностями гидрологического режима почв. Иногда они встречаются небольшими участками в предгорьях, в долинах крупных ручьев. Сообщества группы имеют высокую полноту (0,8–1,0), могут достигать II–III классов бонитета (Кабанов, 1963; Ефремов, 1969, 1973а, в). Под кустарниково-разнотравными лиственничниками формируются торфянисто-грубогумусные задернованные почвы. Величина рН составляет 5,1–5,5. Мощность оторфованной подстилки 3–4 см. Образование сухоторфянистого горизонта здесь обусловлено периодическим выпадением вулканического пепла, замедляющего разложение органического вещества (Стефин, 1962).

Распространение. Сообщества группы ассоциаций распространены в равнинной части Центральной Камчатской депрессии. По данным Д.Ф. Ефремова (1973а), они занимают до 30% площади долинных лиственничников. На Восточной Камчатке сообщества кустарниково-разнотравных лиственничников встречаются небольшими участками на старых террасах долины р. Лиственничная (Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев, 1987; Нешатаев, Нешатаева, 1994).

Асс. 1. *Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum* — лиственничник кустарниково-разнотравный.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны в Центральной Камчатке С.Ю. Липшицем под названием *Laricetum (dahuricae) altiherbosum* (Липшиц, Ли-

веровский, 1937) и Н.Е. Кабановым (1963) под названием *Kurilense-Laricetum fruticoso-herbosum*. Для Восточной Камчатки В.Ю. Нешатаев (1987) описывает эту ассоциацию под названием *Laricetum cajanderi althiherbosum*.

Распространение. Сообщества ассоциации распространены на левом берегу р. Камчатка, в окрестностях пос. Козыревск и на правом берегу р. Камчатка, в районе ее притоков рек Шехлун и Сехлун, в предгорьях восточного склона Быстринского хребта. Встречаются на Восточной Камчатке, в долинах рек Лиственничная, Северная, Перевальная (Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев, 1987). Сходные сообщества описаны в долинах рек на юге Магаданской обл. (Котляров, 1972).

Синморфология. Нами изучены старовозрастные кустарниково-разнотравные лиственничники (возраст лиственницы около 250 лет). Для сообществ ассоциации характерна сложная вертикальная структура древостоя, с участием березы плосколистной, осины, ели, ивы козьей, изредка тополя душистого. В составе древостоев отмечено господство лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*), значительная примесь в 1-м, а чаще во 2-м ярусе березы плосколистной (*Betula platyphylla*). Для лиственничников Восточного района характерна небольшая примесь ели (*Picea ajanensis*) и осины (*Populus tremula*). Подлесок (его сомкнутость может достигать 0,6–0,7) состоит из жимолости (*Lonicera caerulea*), шиповника (*Rosa amblyotis*), спиреи (*Spiraea beauverdiana*), можжевельника (*Juniperus sibirica*) и др. В небольшом количестве в подлеске обычно присутствует кедровый стланик (*Pinus pumila*). Травяно-кустарничковый ярус отличается значительным видовым разнообразием (25–30 видов) и высоким проективным покрытием (50–70%). Наиболее часто и с высоким обилием встречаются: *Maianthemum bifolium*, *Cypripedium yatabeanum*, *Geranium erianthum*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. Мохово-лишайниковый ярус не развит, мохообразные встречаются единично, хотя их видовое разнообразие значительно (табл. 7).

Синэкология. Н.Е. Кабанов (1963) рассматривает асс. *Лиственничник кустарниково-разнотравный* как центральную ассоциацию в эколого-фитоценологических рядах камчатских лиственничников. На Восточной Камчатке сообщества ассоциации встречаются в долинах рек Лиственничная и Северная по надпойменным террасам, на высотах 400–500 м над ур. моря. В отличие от центральнокамчатских, восточнокамчатские сообщества ассоциации имеют более низкую производительность, соответствующую IV–V классам бонитета (Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев, 1987).

Синдинамика. Л.И. Рассохина и А.Т. Науменко (1986) полагают, что кустарниково-разнотравные лиственничники формируются путем заселения лиственницей участков пойменных и суходольных лугов — «аласов». По нашему мнению, сообщества ассоциации возникают на месте пионерных пойменных лесов из *Salix udensis* и *Alnus hirsuta*, которые, по мере выхода местообитаний из пойменного режима, сменяются белоберезняками с участием лиственницы или же сразу ли-

Таблица 7

Геоботаническая характеристика сообществ формации *Lariceta cajanderi*  
Центральной Камчатки

Ярусы, виды	Ассоциации						
	<i>Laricetum cajanderi</i> <i>fruticoso- varioherbosum</i>	<i>L.c. ledosum</i>		<i>L.c. cladinosum</i>	<i>L.c. nanoherboso- hylocomiosum</i>	<i>L.c. equisetosum sylvatici</i>	<i>L.c. equisetosum arvensis</i>
		Субасс. <i>typicum</i>	Субасс. <i>vaccini-etosum</i>				
	Количество описаний						
6	7	5	5	5	5	5	
<b>Древостой, сомкнутость</b>	<b>0,5</b>	<b>1</b>	<b>0,5</b>	<b>0,25</b>	<b>1</b>	<b>0,35</b>	<b>0,55</b>
Древостой, состав							
<i>Larix cajanderi</i>	8,5	8,7	9,5	9,8	5,9	6,7	9,6
<i>Picea ajanensis</i>	0,4	0,5			0,3	2,5	
<i>Betula platyphylla</i>	1,1	0,8	0,5	0,2	3,8	0,8	0,5
<i>Alnus hirsuta</i>		+					
<b>Подрост, кол-во экз./га</b>	<b>1333</b>	<b>370</b>	<b>1605</b>	<b>710</b>	<b>368</b>	<b>1113</b>	<b>213</b>
<i>Larix cajanderi</i>	25	4	215	250	8	63	
<i>Picea ajanensis</i>	550	143			217	300	
<i>Betula platyphylla</i>	633	214	1380	325	92	750	213
<i>Populus tremula</i>	58			37,5	8		
<i>Salix caprea</i>	17						
<i>S. bebbiana</i>	38			87,5	8		
<i>Sorbus sibirica</i>	8	7	10		25		
<i>Alnus hirsuta</i>		4					
<b>Подлесок, сомкнутость</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,4</b>	<b>0,8</b>
<i>Lonicera caerulea</i>	V/17	II/2	IV/8	V/<1	IV/<1	V/18	V/30
<i>Juniperus sibirica</i>	IV/5	III+	III/8	V/8	V/1	III/+	
<i>Pinus pumila</i>	IV/<1	V/23	IV/22	V/28	IV/22	III/10	
<i>Ribes triste</i>	II/+	I/+	II/+	III/+		III/+	V/<1
<i>Rubus sachalinensis</i>	I/+	I/+	I/1			III/+	
<i>Rosa amblyotis</i>	V/12	I/+				III/<1	III/+
<i>R. acicularis</i>		III/1	V/7	III/+	V/6	III/8	III/5
<i>Lonicera chamissoi</i>		II/+	I/+		II/3		
<i>Spiraea beauverdiana</i>	II/1	I/+					
<i>S. salicifolia</i>	I/+						V/45
<i>Salix pulchra</i>		I/+					
<i>S. bebbiana</i>	I/1						
<i>Sorbus sibirica</i>	III/1						
<i>Alnus fruticosa</i>				III/2			
<i>Crataegus chlorosarca</i>	I/1						
<i>Rhododendron aureum</i>					II/+		

## Продолжение таблицы 7

Ярус, виды	Ассоциации						
	<i>Laricetum cajanderi fruticoso- varioherbosum</i>	<i>L.c. ledosum</i>		<i>L.c. cladinosum</i>	<i>L.c. nanoherboso- hylocomiosum</i>	<i>L.c. equisetosum sylvatici</i>	<i>L.c. equisetosum arvensis</i>
		Субасс. <i>typicum</i>	Субасс. <i>vaccini-etosum</i>				
	Количество описаний						
6	7	5	5	5	5	5	
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>62</b>	<b>67</b>	<b>54</b>	<b>28</b>	<b>63</b>	<b>55</b>	<b>70</b>
<i>Geranium erianthum</i>	V/8						
<i>Thalictrum minus</i>	V/+						
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	V/<1						
<i>Solidago spiraeifolia</i>	IV/+	I/+	I/+		IV/+		
<i>Chamerion angustifolium</i>	V/6	V/+	III/+	III/+	IV/+	V/1	III/5
<i>Maianthemum bifolium</i>	V/14	I/+	I/+				V/2
<i>Trientalis europaea</i>	V/1		II/+		II/+	III/+	
<i>Rubus arcticus</i>	V/3	III/+	III/1		IV/4	V/7	V/6
<i>Linnaea borealis</i>	V/3	V/14	V/2	V/<1	V/11	III/+	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	IV/1	V/24	V/35	V/21	V/35		
<i>Pyrola incarnata</i>	IV/+	IV/1	IV/1	V/4	V/7	III/+	
<i>Ortilia secunda</i>	V/3	V/1	II/+	V/2	V/1	III/+	III/+
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsdoerffii</i>	V/3				II/+	V/13	V/15
<i>C. lapponica</i>		III/+	IV/1		IV/+		
<i>Atragene ochotensis</i>	V/4	V/+	V/1	III/+	V/+	III/+	
<i>Carex pallida</i>	V/3				II/+	III/+	V/2
<i>C. vanheurckii</i>		II/+	I/+		IV/+		
<i>Equisetum arvense</i>	IV/6	III/+	II/+			III/3	V/25
<i>Galium boreale</i>	V/1	I/+				III/+	III/<1
<i>Lathyrus pilosus</i>	V/<1	III/+	III/2		II/+		III/+
<i>Equisetum pratense</i>	III/+						
<i>E. variegatum</i>	III/+	V/<1	III/+		V/2	III/+	
<i>Lycopodium annotinum</i> ssp. <i>pungens</i>	III/+	I/+			V/1	III/+	
<i>Moehringia lateriflora</i>	IV/+					III/+	III/+
<i>Pyrola minor</i>	II/+				IV/+		
<i>Ledum decumbens</i>	I/+	V/31	V/14		V/2		
<i>Empetrum nigrum</i>		I/+					
<i>Vaccinium uliginosum</i>		III/1			IV/+		
<i>Equisetum sylvaticum</i>	II/+	I/<1				V/35	V/6



## Продолжение таблицы 7

Ярус, виды	Ассоциации						
	<i>Laricetum cajanderi</i> <i>fruticoso- varioherbosum</i>	<i>L.c. ledosum</i>		<i>L.c. cladinosum</i>	<i>L.c. nanoherboso- hylocomitosum</i>	<i>L.c. equisetosum</i> <i>sylvatici</i>	<i>L.c. equisetosum</i> <i>arvensis</i>
		Субасс. <i>typicum</i>	Субасс. <i>vaccini-etosum</i>				
	Количество описаний						
6	7	5	5	5	5	5	
<i>Veratrum oxysepalum</i>							III/<1
<i>Carex sordida</i>							III/<1
<i>C. globularis</i>							
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>7</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>68</b>	<b>40</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>Мхи, покрытие</b>	<b>6</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>38</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Sanionia uncinata</i>	V/+	V/+	III/+	V/+	IV/+	V/+	V/+
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	V/+	V/+	I/+		IV/+	III/+	V/+
<i>Pohlia nutans</i>	III/+	V/+	III/+	V/+	II/+		V/+
<i>Orthodicranum montanum</i>	IV/+	IV/+	II/+		V/+	III/+	V/+
<i>Dicranum fuscescens</i>	IV/1	III/+	III/+		V/+	III/+	V/+
<i>Lophozia longidens</i>	IV/+	III/+	II/+		V/+		III/+
<i>Ceratodon purpureus</i>	II/+	I/+	IV/+			V/+	III/+
<i>Polytrichum juniperinum</i>	V/<1	II/+	II/+	III/2		III/+	
<i>Dicranum fragilifolium</i>	II/+	III/+	I/+				V/+
<i>D. polysetum</i>	IV/2	III/1	I/+		V/<1		
<i>Herzogiella turfacea</i>	III/+	I/+	I/+				
<i>Pleurozium schreberi</i>	III/4	IV/6	III/1	V/1	V/24		
<i>Tetraphis pellucida</i>	II/+				II/+	III/+	III/+
<i>Brachythecium reflexum</i>	III/+						V/+
<i>Plagiothecium laetum</i>		II/+					III/+
<i>P. denticulatum</i>		I/+					V/+
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	II/+	I/+					
<i>Cephaloziella</i> sp.		III/+					
<i>Ptilidium ciliare</i>		I/+	I/+		II/+		
<i>Pohlia cruda</i>		II/+			II/+		
<i>Brachythecium campestre</i>	III/+						
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	I/+			III/+	II/+		
<i>Polytrichum commune</i>		IV/2	I/+		IV/10		
<i>Leptobryum pyriforme</i>		II/+	I/+				
<i>Plagiomnium ellipticum</i>							V/+
<i>Calliergon cordifolium</i>							V/<1
<i>Hylocomium splendens</i>		I/+		III/+	II/<1		
<i>Dicranum majus</i>							

Окончание таблицы 7

Ярусы, виды	Ассоциации						
	<i>Laricetum cajanderi fruticoso-variherbosum</i>	<i>L.c. ledosum</i>		<i>L.c. cladinosum</i>	<i>L.c. nanoherbosohylocomiosum</i>	<i>L.c. equisetosum sylvatici</i>	<i>L.c. equisetosum arvensis</i>
		Субасс. <i>typicum</i>	Субасс. <i>vaccini-etosum</i>				
	Количество описаний						
6	7	5	5	5	5	5	
<b>Лишайники, покрытие</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>66</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Cladonia cenotea</i>	II/+	III/+	III/+	III/+	V/+		
<i>C. coneocraea</i>	IV/+		III/+	III/+		III/+	V/+
<i>C. ochrochlora</i>	II/+	III/+	I/+		II/+	III/+	III/+
<i>C. chlorophaea</i>	IV/+		I/+	V/+		III/+	
<i>C. fimbriata</i>	II/+	I/+	III/+				III/+
<i>Peltigera didactyla</i>	I/+	I/+	I/+	III/+		III/+	
<i>Cladonia rangiferina</i>	I/+	I/+	I/+	V/18	II/+		
<i>C. cornuta</i>		I/+	I/+	III/+	II/+	III/+	
<i>C. botrytes</i>	I/+	I/+		III/+		III/+	
<i>C. arbuscula</i>	I/+	I+		V/38	II/+		
<i>C. gracilis</i>	I/+			V/2	II/+	III/+	
<i>C. amaurocraea</i>		I/+		V/+			
<i>C. pleurota</i>	I/+	I/+		III/+			
<i>C. scabriuscula</i>	II/+		I/+				
<i>C. pyxidata</i>		I/+	I/+	III/+			
<i>Peltigera aptosa</i>		III/2			II/+		
<i>P. polydactylon</i>						V/+	
<i>P. malacea</i>				V/<1			
<i>Flavocetraria nivalis</i>				V/<1			
<i>Stereocaulon paschale</i>				V/3			
<i>Cladonia uncialis</i>				V/2			
<i>C. stellaris</i>				III/1			
<i>Stereocaulon tomentosum</i>				III/2			

Примечание. Для каждого вида римскими цифрами обозначен класс константности, арабскими — среднее проективное покрытие.

ственничниками. К группе ассоциаций лиственничников кустарниково-разнотравных следует отнести также *Лиственничник беднопокровный линнеевский*, описанный в Кроноцком заповеднике (Рассохина, Науменко, 1986) и являющийся кратковременной возрастной стадией сообществ группы. После сплошных рубок на



месте кустарниково-разнотравных лиственничников формируются кипрейные, вейниково-кипрейные и кустарниковые сообщества вырубок (Ефремов, 1969). После пожаров или рубок восстановление кустарниково-разнотравных лиственничников идет через стадию производных белоберезняков кустарниково-разнотравных (асс. *Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum*) или осинников вейниковых (асс. *Tremuletum calamagrostidosum*). При отсутствии благоприятных условий для возобновления лиственницы послепожарные белоберезовые леса нередко образуют длительнопроизводные сообщества.

Широко распространенной производной ассоциацией является асс. *Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum* — белоберезняк кустарниково-разнотравный, описанный в нижней части склонов предгорий Быстринского хребта, в окрестностях оз. Шехман. Кустарниково-разнотравные белоберезняки образуются на месте старовозрастных кустарниково-разнотравных лиственничников в результате лесных пожаров. Сообщества ассоциации характеризуются одновидовым, одновозрастным древостоем сомкнутостью 0,8. Возраст древостоя около 100 лет. Давность пожара составляет 100–110 лет. Возобновление *Populus tremula* и *Betula platyphylla* единичное, отмечен подрост рябины (*Sorbus sibirica*) и черемухи (*Padus asiatica*). Подлесок густой, его сомкнутость до 0,8. Доминируют жимолость (*Lonicera caerulea*), малина (*Rubus sachalinensis*) и шиповник (*Rosa amblyotis*). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 50%) обильны: *Pyrola incarnata*, *Maianthemum bifolium*, *Carex pallida*, *Rubus arcticus*, *Atragene ochotensis*, *Equisetum pratense*. Встречаются: *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Lathyrus pilosus*, *Galium boreale*, *Moehringia lateriflora*, *Thalictrum minus*, *Filipendula palmata*, *Ortilia secunda* и др. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, мхи встречаются единично, преимущественно на валеже и в прикомлевых частях деревьев.

В бассейне р. Шехман на свежей гари нами описано сообщество лиственничника кустарниково-хвощово-вейникового, также являющегося послепожарной стадией кустарниково-разнотравного лиственничника. Древесный ярус разреженный, со следами недавнего низового пожара, много сухостоя и поваленных обгорелых лиственниц. Давность пожара около 3–5 лет. В подлеске встречается *Lonicera caerulea*, в травяном ярусе доминируют *Calamagrostis langsdorffii* и *Equisetum sylvaticum*.

Группа асс. 2. *Lariceta cajanderi ledosa* — лиственничники багульниковые.

Синтаксономия. Багульниковые лиственничники (с участием *Larix dahurica* s.l.) впервые были описаны В.Н. Сукачевым (1912) в басс. р. Тунгира под названием асс. *Laricetum ledosum*, где они приурочены к пологим частям склонов, ровным участкам, иногда к надпойменным террасам. В травяно-кустарничковом покрове этих сообществ преобладает *Ledum palustre*, обильна *Vaccinium vitis-idaea*. В.Н. Дробов (1927) в приленской полосе Якутии охарактеризовал сообщества асс. *Laricetum ledosum*, распространенные на подзолистых песчаных почвах с близким

залеганием вечной мерзлоты. Здесь в ряде случаев в древостое была отмечена примесь ели (*Picea obovata*). Эту же ассоциацию описал Р.И. Аболин (1929) на Лено-Вилуйской равнине, на бедных песчаных хорошо увлажненных почвах. Он отметил, что багульниковые лиственничники распространены до приполярных районов Якутии, где переходят в багульниковые лиственничные редколесья и редины. Сообщества багульниковых лиственничников с развитым моховым ярусом из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и других зеленых мхов встречаются также в долине Алдана (Поварницын, 1933).

На Камчатке группа ассоциаций багульниковых лиственничников выделена Н.Е. Кабановым как группа типов леса *Kurilense-Lariceta ledosa*, куда он включал *K.-L. ledosum* — лиственничник багульниковый. Д.Ф. Ефремов (1973а) рассматривал в составе этой группы типов леса также сообщества лиственничников багульниково-брусничных и лиственничников багульниково-можжевеловых. Н.Е. Кабанов (1963) включал в состав группы типов багульниковых лиственничников также и сообщества с участием других видов лиственницы (*Larix sibirica*, *L. dahurica*), указывая на широкое распространение лесов этой группы в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Однако необходимо отметить, что на Дальнем Востоке следует различать две группы ассоциаций багульниковых лиственничников. К группе асс. *Lariceta hypoleuci-ledosa* Б.П. Колесников (1947) относит асс. *Laricetum dilatati-ledosum* (Васильев, 1937) с участием *Ledum dilatatum* и близкого к нему *L. hypoleucum*, сообщества которой приурочены к дренированным местообитаниям высоких террас и возвышенных участков, и асс. *Piceeto-Laricetum terrarorum* Б.А. Ивашкевича (1933). К группе асс. *Lariceta palustri-ledosa* (Колесников, 1947) относится асс. *Laricetum palustris-ledosum* (Васильев, 1937; синоним — асс. *Laricetum palustri-ledosum* (Колесников, 1947), сообщества которой развиваются на заболоченных торфянисто-глеевых почвах и являются переходными к сообществам асс. *Laricetum sphagnosum*. Так, Б.П. Колесников (1947) приводит для Средне-Амурской равнины группу асс. *Lariceta palustri-ledosa*, характеризующуюся сплошным моховым покровом из *Sphagnum magellanicum*, *S. fuscum*, *S. centrale*, *S. angustifolium* и развитым травяно-кустарничковым ярусом из *Ledum palustre*, *L. hypoleucum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum* и осок. В.Н. Васильев (1937) описывает подобные лиственничники под названием *Laricetum palustris-ledosum*. В.М. Савич (1928) и Б.А. Ивашкевич (1933) относят сходные сообщества к асс. *Laricetum sphagnosum* (лиственничная марь). По нашему мнению, эти сообщества необходимо относить к группе асс. *Lariceta sphagnosa* — лиственничники сфагновые, являющейся переходной к сообществам сфагновых болот с лиственницей — к группе асс. *Sphagneta magnolaricosa* (Сукачев, 1912; Колесников, 1947; Нешатаев и др., 1994, и др.).

Таким образом, в Восточной Сибири, Приамурье и Якутии лиственничники багульниковые с преобладанием *Ledum palustre* приурочены к заболоченным местообитаниям с постоянным подтоком грунтовых вод и имеют совершенно иной флористический состав (с участием осок, болотных кустарничков и сфагновых

мхов), чем камчатские багульниковые лиственничники. На Камчатке багульничковые лиственничники (с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Ledum palustre* или *L. decumbens* (syn.: *L. palustre* ssp. *decumbens*)) встречаются на сухих, хорошо дренированных склонах и террасах и существенно отличаются от дальневосточной асс. *Laricetum palustris-ledosum* (Васильев, 1937), приближаясь к сообществам корреспондирующей восточносибирской асс. *Laricetum ledosum* (Сукачев, 1912).

**Синэкология.** Сообщества багульничковых лиственничников занимают более удаленные от долины р. Камчатка местообитания, приурочены к хорошо дренированным, сухим междуречьям боковых притоков р. Камчатка, древним речным террасам и пологим склонам водоразделов. Хорошо выражен кочковатый микро-рельеф. Почвы торфянисто-грубогумусные. Для них характерны низкое содержание гумуса и наиболее кислая реакция среды (рН 4,5–4,7). Периодическое выпадение вулканических пеплов способствует консервации органического вещества. Высокая полнота древостоев, значительное покрытие багульника и недостаточное почвенное увлажнение приводят к накоплению сухой оторфованной грубогумусной подстилки, запасы которой достигают 16 т/га (Стефин, 1962). Производительность древостоев этой группы невысокая, III–IV классов бонитета (Кабанов, 1963; Ефремов, 1969).

**Синморфология.** Происхождение производных лиственничников багульничковых чаще всего послепожарное, поэтому они имеют высокую полноту древостоя, иногда сильную загущенность, одновозрастный или четко поделенный на возрастные поколения древостой. В возрасте 150 лет в древостое этих сообществ насчитывается до 1200 экз./га. Древесный ярус обычно одновидовой или с единичной примесью березы плосколистной (*Betula platyphylla*).

**Синдинамика.** Сообщества коренных лиственничников багульничковых обычно формируются на месте лиственничников багульничково-брусничных, являющихся стадией развития лиственничников лишайниковых, приуроченных к скелетным наносам «сухих речек» и периферии лавовых потоков (Ефремов, 1969). При уничтожении лиственничников багульничковых в результате пожаров, сплошных рубок или катастрофических вулканических воздействий на их месте образуются производные белоберезняки багульничково-брусничные (Кабанов, 1963). В одних случаях восстановительные сукцессии идут через длительнопроизводные сообщества белоберезняков багульничково-брусничных. В других случаях, после сильного пожара и при наличии поблизости источников семян лиственницы, при благоприятных условиях возобновления, идет быстрое восстановление лиственничных лесов. После сплошных рубок на месте багульничковых лиственничников формируются вейничково-багульничковые, багульничково-можжевеловые и брусничные сообщества вырубок (Ефремов, 1969).

**Распространение.** Сообщества группы ассоциаций широко распространены в Центральной Камчатской депрессии. Занимают большую часть территории, покрытой лиственничными лесами. Изучены нами в равнинной части междуречья

рек Быстрая и Козыревка, а также на высоких флювиогляциальных террасах рек Быстрая и Анавгай.

Асс. 2. *Laricetum cajanderi ledosum* — лиственничник багульниковый.

Синморфология. Древостой старовозрастный, разреженный, во 2-м пологе имеется незначительная примесь березы (*Betula platyphylla*). Сомкнутость крон 0,4. Возобновление лиственницы слабое, в основном в «окнах», на выворотах выпавших лиственниц. Намного лучше идет семенное и вегетативное возобновление березы. В подлеске встречаются разреженные куртины кедрового стланика (*Pinus pumila*). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 60–70%. Для лиственничников багульниковых характерен бедный видовой состав сосудистых растений — не более 10–15 видов. При этом, как правило, хорошо выражены подъярусы. В 1-м подъярусе доминирует *Ledum decumbens*. Травы встречаются единично — *Chamerion angustifolium*, *Lathyrus pilosus*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. 2-й подъярус образован сопутствующими багульнику видами: *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Equisetum variegatum*. Мохово-лишайниковый ярус выражен фрагментарно, его проективное покрытие не превышает 3–5%, однако видовое богатство мохообразных и лишайников в 2 раза больше, чем сосудистых растений, и достигает 25–27 видов.

Синдинамика. В связи с отсутствием жизнеспособного возобновления лиственницы 1-й полог (подъярус) древостоя, образованный перестойными лиственницами, в возрасте 250–300 лет постепенно распадается. Береза плосколистная, встречающаяся во 2-м пологе, начинает господствовать в древостое, и лиственничник сменяется производным белоберезняком (асс. *Betuletum platyphyllae ledoso-vaccinosum*). В районе исследований нами описаны субассоциация и два варианта асс. *Laricetum cajanderi ledosum*: субасс. лиственничник брусничный, варианты — лиственничник багульниково-брусничный и лиственничник багульниково-линнеевый.

Субасс. 2.1. *vaccinietosum* — лиственничник брусничный.

Синтаксономия. Некоторые исследователи (Стефин, 1962; Ефремов, 1973а, в) выделяют камчатские лиственничники брусничные в качестве самостоятельного типа леса. Мы считаем возможным рассматривать их как субассоциацию асс. *Laricetum cajanderi ledosum*. Н.Е. Кабанов (1963) отмечает, что на севере Приморья, на юге Хабаровского края, в Амурской обл. и Якутии лиственничники брусничные (корреспондирующая асс. *Laricetum vaccinosum*) имеют исключительно послепожарное происхождение.

Синморфология. Состав древостоя 9Л1Бб, сомкнутость 0,6–0,7. В возрасте 180–200 лет высота лиственницы достигает 25 м. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium vitis-idaea*, встречаются: *Ledum decumbens*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Equisetum variegatum*.

Синэкология. Сообщества лиственничников брусничных занимают небольшие площади, встречаются на высоких надпойменных террасах р. Камчатка и ее

притоков, обычно приурочены к гарям, зачастую граничат с лиственничниками багульниковыми или лиственничниками багульниково-брусничными. Под ними формируются грубогумусные почвы. По данным В.В. Стефина (1962), почвы лиственничников брусничных характеризуются кислой реакцией среды (рН 4,9–5,1), подстилка накапливается в меньших количествах, а содержание гумуса заметно выше, чем в почвах багульниковых лиственничников. Производительность древостоев соответствует III–IV классам бонитета.

Группа асс. 3. *Lariceta cajanderi cladinoso* — лиственничники лишайниковые.

Синтаксономия. В пределах группы типов леса лиственничников лишайниковых (*Kurilense-Lariceta cladinoso*) Н.Е. Кабанов (1963) выделяет два типа леса: лиственничник лишайниковый (*K.-L. cladinosum*) и лиственничник редкотравный (*K.-L. arenosum*), указывая, что они составляют единый «генетический» (т.е. динамический) ряд. Д.Ф. Ефремов (1973а) выделяет еще один тип леса — *лиственничник шикшево-лишайниковый*. Л.И. Рассохина и А.Т. Науменко (1986) выделяют в Кроноцком заповеднике тип леса *лиственничник шикшевый*, отличающийся, по их мнению, от лиственничников шикшево-лишайниковых. Н.Е. Кабанов (1963) предлагает включать в группу типов леса *K.-L. cladinoso* также горные лишайниковые лиственничные редколесья, распространенные на верхней границе леса, и относить их к типу леса *K.-L. cladinosum rupestre*, а равнинные лишайниковые лиственничники — к типу леса *K.-L. cladinosum planum*. Однако, по нашему мнению, значительное флористическое своеобразие горных лишайниковых лиственничников (преобладание в травяно-кустарничковом ярусе арктоальпийских видов), особенности их экологической приуроченности (развиты на каменистых и щебнистых маломощных почвах горных склонов) и структуры (разреженность, фрагментарность напочвенного покрова), а также низкая сомкнутость древостоя позволяют рассматривать эти сообщества в составе формации лиственничных редколесий *Sublariceta cajanderi* в качестве самостоятельной группы ассоциаций *Sublariceta cajanderi cladinoso*. Горные лишайниковые лиственничные редколесья Восточной Камчатки ранее были отнесены нами к группе ассоциаций *Ledeto-Lariceta cladinoso* (Нешатаев, Нешатаева, 1994).

Синморфология. Сообщества лиственничников лишайниковых обычно редкостойные (сомкнутость от 0,2–0,3 до 0,5), с редким, несомкнутым подлеском из *Pinus pumila* и *Juniperus sibirica*. Для лиственничных древостоев характерна примесь из *Betula platyphylla*, *Populus suaveolens*, *P. tremula*, *Padus asiatica*. Травяной ярус значительно разрежен. В напочвенном покрове преобладают лишайники родов *Cladonia*, *Stereocaulon* (табл. 7).

Синэкология. Для лишайниковых лиственничников характерна приуроченность к сухим и бедным местообитаниям. Они встречаются небольшими участками на делювиальных вулканических конусах выноса сухих речек, характерных для районов активного вулканизма. Производительность древостоев очень низкая, V–Va классов бонитета. Под лишайниковыми лиственничниками формируются

первичные скелетно-грубогумусные почвы, характеризующиеся наибольшей сухостью в автоморфном ряду (Стефин, 1962).

Синдинамика. Д.Ф. Ефремов (1973а) рассматривает лишайничники лишайниковые как стадию зарастания отложений сухих рек. В процессе формирования почвенного покрова лишайничники лишайниковые будут сменяться лишайничниками брусничными, которые, в свою очередь, являются промежуточной стадией в развитии лишайничников багульниковых (Кабанов, 1964; Нешатаева, 1987).

Распространение. Лишайничники лишайниковые имеют на Камчатке ограниченное распространение. Они встречаются по правобережью р. Камчатка в районах действия сухих рек Пахча, Студеная, Козыревская и Рыбразводная, по левобережью р. Еловка, а также в нижнем течении рек Белая, Бычики, Киревна, Косыгинская и др. (Кабанов, 1963, 1964; Ефремов, 1973а, в; Манько, 1974а; Нешатаева, 1987; Манько, Сидельников, 1989; Нешатаева, Гимельбрант, 2005). Сообщества группы описаны нами на правобережных террасах р. Студеной, в урочищах Куль и Пахчинские пески. Для этого района характерно чередование небольших по площади участков лишайничников лишайниковых и обширных участков господствующих здесь лишайничников брусничных и багульничково-брусничных, что обусловлено различиями эдафических условий. В горных районах Центральной и Восточной Камчатки, на верхнем пределе распространения лишайничников (на высотах более 700 м над ур. моря в Центральной Камчатке и более 400 м — на Восточной Камчатке) встречаются лишайничные редколесья лишайниковые *Sublariceta cajanderi cladinosa* (Нешатаев, Нешатаева, 1994). За пределами полуострова корреспондирующие ассоциации лишайниковых лишайничников (с участием *Larix cajanderi* или *L. gmelinii* s.l.) отмечены на Сахалине (Кабанов, 1940), на юге побережья Охотского моря (Воробьев, 1937), в Охотском районе Хабаровского края (Розенберг, 1959) и в басс. р. Алдан (Тюлина, 1957).

Асс. 3. *Laricetum cajanderi cladinosum* — лишайничник лишайниковый.

Синтаксономия. Асс. *Laricetum cladinosum* (с участием *Larix dahurica* s.l. и сомкнутым покровом из *Cladina arbuscula*) впервые описал Д.П. Воробьев (1937) на юге Охотского побережья.

Синморфология. Лишайничник разреженный, разновозрастный. Преобладает лишайница среднего возраста (100–120 лет) с диаметром ствола около 15 см. В составе древостоя единично отмечены *Betula platyphylla*, *Populus suaveolens*. Сомкнутость древостоя 0,2. Подрост групповой, разновозрастный (около 30 лет), угнетенный. Сомкнутость подлеска 0,4. В 1-м подъярусе подлеска преобладает *Pinus pumila*, встречается *Alnus fruticosa*. Кедровый стланик представлен отдельно растущими высокими чашеобразными куртинами, под их пологом преобладает хвойный опад, отмечены сеянцы *Pinus pumila*. 2-й подъярус подлеска разрежен, образован *Juniperus sibirica*, *Lonicera caerulea*, *Ribes triste*. Можжевельник образует здесь отдельные куртины до 2 м в диаметре. Общее проективное покрытие

травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов 70%. Однако они не образуют сомкнутого равномерного покрова, распределяясь по элементам мезорельефа в виде пятен и синузий отдельных видов. Покрытие травяно-кустарничкового яруса 10%, преобладают: *Pyrola incarnata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Orthilia secunda*. Покрытие лишайникового яруса 60%, доминирует *Cladina arbuscula*, содоминируют *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*. Мхи (покрытия до 5%) встречаются в основном под пологом куртин *Alnus fruticosa*. Преобладают *Polytrichum juniperinum* и *Pleurozium schreberi*.

Синдинамика. Изученные нами сообщества по набору диагностических признаков соответствуют сообществам типа леса лиственничник редкотравный — *Kurilense-Laricetum arenosum* Н.Е. Кабанова (1963), который, по его мнению, является стадией формирования лиственничников лишайниковых на маломощных слабозрелых почвах песчано-пепловых отложений сухих рек. Сообщества асс. *Laricetum cajanderi cladinosum* представляют собой стадию формирования лиственничника лишайниково-брусничного.

Асс. 4. *Laricetum cajanderi vaccinoso-cladinosum* — лиственничник бруснично-лишайниковый. Сообщества ассоциации распространены на отложениях сухих рек. Описаны нами в нижнем течении рек Студеная и Пахча, берущих начало на склонах Ключевской группы вулканов, в урочищах Куль и Пахчинские пески. Встречаются также в нижнем течении р. Косыгинская, стекающей со склонов вулкана Шивелуч.

Синморфология. Лиственничники старовозрастные, возраст лиственницы 200 лет. Древоустой невысокий (9–10 м), изреженный (сомкнутость 0,3), с примесью *Betula platyphylla*, единичными *Populus suaveolens*, *P. tremula*. Отмечено порослевое возобновление *Betula platyphylla*, *Salix bebbiana*, *Populus tremula* и семенное возобновление *Pinus pumila*. Сомкнутость подлеска 0,3. Преобладает *Pinus pumila*, образующий крупные, высокие, чашеобразные куртины. Во 2-м подъярусе подлеска отмечены *Juniperus sibirica*, *Lonicera caerulea*, *Rosa amblyotis*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 45%. Он образован *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Pyrola incarnata*, *Antennaria dioica*, *Atragene ochotensis*, *Goodyera repens* и др. Аспектирует *Vaccinium vitis-idaea* (40%), заметную роль в сложении травяного яруса играют *Orthilia secunda*, *Pyrola incarnata* и *Empetrum nigrum*, последняя встречается отдельными пятнами. Прочие виды произрастают единично. Основная роль в напочвенном покрове принадлежит кустистым лишайникам рода *Cladina* (покрытие 60%). Доминируют: *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *Stereocaulon tomentosum*. Мхи отмечены единично, в основном образуют подушки на валеже. Для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов характерна мозаичная горизонтальная структура. Почвы маломощные сухие грубогумусные. На эоловых осветленных микроповышениях преобладают лишайниковые синузии, в то время как травы и кустарнички приурочены к ровным участкам, произрас-

тают под сниженными кронами лиственницы и под пологом кедрового стланика.

Группа асс. 4. *Lariceta cajanderi hylocomiosa* — лиственничники зеленомошные.

Синтаксономия. Сообщества группы на Камчатке впервые описаны Г.И. Каревым (1933) и охарактеризованы А.Л. Биркенгофом (1938), В.Г. Турковым (1963) и Д.Ф. Ефремовым (1973а, в). Эти авторы выделяют группу типов леса *лиственничники миштые*. В.Ю. Нешатаев (1987) выделяет для Восточной Камчатки группу асс. *Lariceta cajanderi hylocomiosa*, в которую он включает одну асс. *Laricetum cajanderi hylocomiosum*.

Синморфология. Сообщества группы характеризуются хорошо развитым напочвенным покровом из мхов-мезофитов (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum* и др.). Характерной особенностью сообществ группы является присутствие в древостое ели аянской (*Picea ajanensis*) и наличие жизнеспособного елового подроста.

Синэкология. Зеленомошные лиственничники распространены по узким террасам притоков р. Камчатка, в нижних частях пологих склонов предгорий, в условиях хорошего увлажнения. Почвы торфянистые супесчаные среднемошные сезонно-мерзлотные.

Синдинамика. Большинство авторов рассматривают сообщества лиственничников зеленомошных как стадию естественного восстановительного ряда ельников зеленомошных (Карев, 1933; Биркенгоф, 1938; Турков, 1964а; Ефремов, 1969, 1973а, б). Ю.И. Манько и В.П. Ворошилов (1978) указывают, что в районах распространения ели сообщества группы, при условии длительного (150–200 лет) отсутствия пожаров, будут сменяться ельниками зеленомошными. После вырубki лиственничников зеленомошных на их месте формируются хвощовые и осоково-вейниковые сообщества вырубok (Ефремов, 1969).

Распространение. Зеленомошные лиственничники довольно редко встречаются на полуострове, описаны нами на левобережье р. Камчатка, в ее среднем течении. Отмечены также в Кроноцком заповеднике, в среднем течении р. Лиственничная (Нешатаев, Нешатаева, 1994). Н.Е. Кабанов (1963), работавший на правобережье р. Камчатка, зеленомошных лиственничников не выделяет. Среди сообществ группы ассоциаций наиболее распространенными являются лиственничники зеленомошные и лиственничники зеленомошно-долгомошные (Ефремов, 1973а). В междуречье рек Крутенькая и Тополовая (правых притоков р. Козыревка), на плоской водораздельной гряде (около 200 м над ур. моря) нами встречен значительный по площади участок лиственничника бруснично-зеленомошного.

Асс. 5. *Laricetum cajanderi vaccinoso-hylocomiosum* — лиственничник бруснично-зеленомошный.

Синморфология. Сомкнутость древостоя 0,7. В составе древостоя преобладает *Larix cajanderi*, отмечены *Betula platyphylla*, *Populus tremula*, характерна примесь ели. Возраст лиственницы 80–100 лет. Отмечен многочисленный жизнеспособный



подрост *Picea ajanensis*, единичное возобновление осины, березы и лиственницы. Максимальный возраст елового подростка 60 лет. В подлеске господствуют высокие куртины *Pinus pumila* (сомкнутость 0,4), во 2-м подъярусе подлеска отмечены: *Rosa acicularis*, *Juniperus sibirica*, *Rhododendron aureum*. Возраст кедрового стланика 80 лет. Травяно-кустарничковый ярус довольно однородный, проективное покрытие 40%. На фоне ковра зеленых мхов преобладает *Vaccinium vitis-idaea*, на открытых микроповышениях обильна *Linnaea borealis*. Прочие виды травяно-кустарничкового яруса присутствуют в незначительном количестве. Покрытие мохово-лишайникового яруса 70%, доминирует *Pleurozium schreberi* — до 60%, обильны *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Peltigera aptosa*. Мощность мохового покрова до 10 см.

Распространение. Сообщества лиственничников бруснично-зеленомошных описаны нами в бассейне р. Козыревка, на плоском водоразделе рек Крутенюкья и Тополовая, на высотах около 200 м над ур. моря.

Асс. 6. *Laricetum cajanderi nanoherboso-hylocomiosum* — лиственничник низкотравно-зеленомошный. Описан в бассейне р. Козыревка. Фитоценоз приурочен к обширной ложбине на высокой водораздельной террасе. Имеется сезонный сток по склонам ложбины. В составе древостоя отмечена *Picea ajanensis*. В подлеске доминирует *Pinus pumila*, а во 2-м подъярусе обильна *Lonicera chamissoi*. Покрытие травяно-кустарничкового яруса 70%. В травяно-кустарничковом ярусе на микроповышениях преобладает *Pyrola incarnata* (20%), в микропонижениях и на ровных участках — *Rubus arcticus*, *Linnaea borealis* и *Vaccinium vitis-idaea*. Сложение мохового яруса неравномерное, его покрытие 40%. Выражены крупные однорядные синузиды *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*.

Синдинамика. В связи с отсутствием возобновления лиственницы, интенсивным вывалом старых берез (*Betula platyphylla*) и активным внедрением ели, при длительном отсутствии пожаров развитие фитоценоза будет идти в сторону ельника зеленомошного.

Группа асс. 5. *Lariceta cajanderi equisetosa* — лиственничники хвощовые.

Синтаксономия. Лиственничники хвощовые впервые выделены на Камчатке Н.Е. Кабановым (1963) как самостоятельная группа типов леса *Kurilense-Lariceta equisetosa*. В эту группу он включал коренной тип леса *K.-L. equisetosum* — лиственничник хвощовый и производный от него тип леса *белоберезняк разнотравно-хвощовый*. Корреспондирующая ассоциация под названием *Laricetum equisetosum* — хвощовые лиственничники с доминированием *Equisetum sylvaticum* — описана Д.П. Воробьевым (1937) на юге Охотского побережья.

Синморфология. Для древостоя лиственничников хвощовых, так же как и для лиственничников зеленомошных, характерно участие ели во 2-м подъярусе. Сообщества разных ассоциаций лиственничников хвощовых отличаются по участию в травяно-кустарничковом ярусе *Equisetum sylvaticum* или *E. arvense*. Более широко распространены лиственничники с преобладанием в травяно-кустарничко-

вом ярусе *E. sylvaticum*. Лиственничники с доминированием *E. arvense* встречаются реже. Эти два вида имеют различную экологию и содоминируют довольно редко. Н.Е. Кабанов (1963) описывает хвощовые лиственничники с преобладанием в травяном ярусе хвоща лесного и наличием в моховом ярусе пятен сфагновых мхов. Однако в таблице он приводит одно описание лиственничника (из окрестностей Средне-Камчатска) без участия хвоща лесного, с господством *E. arvense* (Кабанов, 1963, табл. 19, № 53).

Синэкология. Приурочены к узким долинам боковых притоков крупных рек, притеррасным понижениям, пологим склонам и шлейфам моренных холмов или пологим склонам предгорий. Увлажнение обильное, почвы сезонно-мерзлотные торфянистые супесчаные среднемощные. Лиственничники с покровом из *E. arvense* встречаются в местообитаниях с подтоком грунтовых вод. Под ними формируются торфянисто-перегонные почвы. Избыточное увлажнение ухудшает аэрацию почв, производительность лиственничных древостоев низкая — IV класс бонитета. Значения pH также низкие (до 4,4). Увлажнение в лиственничниках с покровом из *E. sylvaticum* нередко сезонно-застойное, почвы глееватые (Стефин, 1962; Кабанов, 1963).

Синдинамика. Вследствие постоянного увлажнения местообитаний сообщества группы мало подвержены лесным пожарам. По данным Н.Е. Кабанова (1963), коренные лиственничники хвощовые при нарушениях сменяются производными сообществами белоберезняков разнотравно-хвощовых. При длительном отсутствии пожаров в районах распространения ели возможна смена белоберезняков разнотравно-хвощовых ельниками низкотравно-хвощовыми. После вырубки хвощовых лиственничников на их месте формируются хвощовые и осоково-вейниковые вырубки (Ефремов, 1969).

Распространение. Сообщества группы встречаются довольно редко. Площади, занимаемые ими, невелики. Лиственничники хвощовые встречены нами на левобережье р. Камчатка, в долинах ее притоков рек Шехлун и Сехлун, а также южнее, в долине р. Крутенькая, притока р. Козыревка. За пределами Камчатки хвощовые лиственничники встречаются на юге Охотского побережья (Воробьев, 1937) и в Магаданской обл. (Кабанов, 1977).

Асс. 7. *Piceeto-Laricetum equisetosum sylvatici* — елово-лиственничник хвощовый. Сообщества ассоциации описаны на надпойменной террасе на правом берегу р. Крутенькая.

Синморфология. Состав древостоя: 1-й подъярус — *Larix cajanderi* и *Picea ajanensis*, 2-й подъярус — *Betula platyphylla* и *Alnus hirsuta*. Сомкнутость древостоя 0,5. Возраст ели около 200 лет, лиственницы более 200 лет, березы 150 лет. Отмечено возобновление *Picea ajanensis* и *Alnus hirsuta*. В подлеске преобладает *Pinus pumila* (сомкнутость 0,2), во 2-м подъярусе подлеска — *Rosa acicularis* (10%) и *Lonicera caerulea* (5%). Распределение кустарников неравномерное. На открытых участках жимолость и шиповник образуют сомкнутые заросли. Покры-

тие травяно-кустарничкового яруса 40%, обильны *Rubus arcticus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum arvense* и др. Горизонтальная структура травяно-кустарничкового яруса отличается мозаичностью, обусловленной режимом увлажнения. На пробной площади заметны следы временного застойного переувлажнения — местами верхний слой почвы перемыт. На ровной перемытой поверхности господствует *Equisetum sylvaticum*. На старом валеже обильна *Linnaea borealis*. Моховой ярус не выражен.

Синдинамика. Сообщества старовозрастные, длительно не горевшие, так как они обычно расположены рядом с руслами небольших речек и ручьев. Окружающие лесные насаждения — сообщества различных стадий пирогенных сукцессий. Рядом описан молодой белоберезняк разнотравно-хвощовый с участием в составе древостоя единичных старых лиственниц со следами пожара. Под пологом белоберезняка отмечен массовый жизнеспособный подрост ели. При продолжительном отсутствии пожаров возможна смена белоберезняка ельником низкотравно-хвощовым.

Асс. 8. *Laricetum spiraeoso-equisetosum arvensis* — лиственничник спиреево-хвощовый. Сообщества ассоциации встречаются в предгорьях Быстринского хребта, в бассейне рек Шехман и Сехлун. Среди них описано редкое сообщество старовозрастного спиреево-хвощового лиственничника. Сообщество приурочено к озерной террасе, встречается в ложбине с широким днищем, окруженной кустарниково-разнотравными лиственничниками. В условиях избыточного увлажнения в кустарниковом ярусе господствует *Spiraea salicifolia* (70%), в травяном ярусе — *Equisetum arvense* (40%). В почве на глубине 70 см отмечена остаточная сезонная мерзлота. По-видимому, в дальнейшем, при накоплении достаточного материала, эти сообщества могут быть отнесены к более крупной асс. *Laricetum fruticoso-equisetosum arvensis* — лиственничник кустарниково-хвощовый, выделяемой провизорно.

Группа асс. 6. *Lariceta cajanderi pumilae-pinosa* — лиственничники кедровостланиковые.

Синтаксономия. В состав этой группы ассоциаций включены сообщества асс. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum* — лиственничник багульниково-кедровостланиковый и асс. *Laricetum cajanderi uliginosi vaccinoso-pumilae-pinosum* — лиственничник голубично-кедровостланиковый. В Кроноцком заповеднике описан тип леса «горный лиственничник мшистый с кедровым стлаником» (Рассохина, Науменко, 1986).

Синморфология. Сообщества группы характеризуются разреженным древесным ярусом (сомкнутость 0,3–0,4) и сомкнутым подлеском из кедрового стланика высотой до 3 — 3,5 м.

Синэкология. Сообщества группы приурочены к горным склонам, повышениям водораздельных плато, террасам и увалам, моренным или вулканогенным холмам и грядам. Наиболее широко кедровостланиковые лиственничники распрост-

ранены на склонах гор, на высотах около 300–400 м над ур. моря. Производительность сообществ группы в среднем соответствует IV классу бонитета, варьируя от III до V класса (Ефремов, 1969). Под лиственничниками кедровостланиковыми формируются торфянисто-грубогумусные почвы. Образование кислой сухоторфянистой подстилки здесь связано с накоплением медленно разлагающегося опада кедрового стланика.

Синдинамика. В связи с высокой сомкнутостью подлеска возобновление лиственницы крайне затруднено. После распада старовозрастного древостоя на месте лиственничников кедровостланиковых формируются сомкнутые сообщества кедрового стланика (формация *Pineta pumilae*). После рубок на месте кедровостланиковых лиственничников формируются вейниковые, вейниково-багульниковые с кедровым стлаником и багульниковые сообщества вырубок (Ефремов, 1969).

Распространение. Сообщества группы распространены в пределах Центральной Камчатской депрессии. Встречаются на восточных склонах Срединного хр. Описаны на Восточной Камчатке в бассейне рек Лиственничная и Северная (Рассохина, Науменко, 1986). Восточнокамчатские лиственничные редколесья кедровостланиковые ранее были отнесены нами к асс. *Ledeto-Laricetum pinosum pumilae* (Нешатаев, Нешатаева, 1994).

Асс. 9. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum* — лиственничник багульниково-кедровостланиковый. Сообщества ассоциации описаны в бассейне р. Быстрая, на вершине пологой моренной гряды, на высоте 260 м над ур. моря.

Синморфология. Древостой разновозрастный (возраст лиственницы 100 и 60 лет), имеется примесь *Betula platyphylla*. Сомкнутость древостоя 0,5. Отмечено порослевое возобновление *B. platyphylla*. В подлеске преобладает *Pinus pumila*, его сомкнутость 0,7. Возраст кедрового стланика 60–80 лет. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 40%. В 1-м подъярусе доминирует *Ledum decumbens*. Во 2-м подъярусе преобладает *Vaccinium vitis-idaea*. Характерно участие в небольшом количестве *V. uliginosum*. Покрытие мохово-лишайникового яруса 40%. В моховом покрове преобладает *Pleurozium schreberi*, из лишайников характерна *Peltigera aptosa*.

Синэкология. Сообщества лиственничников багульниково-кедровостланиковых иногда встречаются среди давно не горевших лиственничников багульниковых, но обычно они приурочены к более высоким и дренированным водораздельным местообитаниям и горным склонам на высотах 250–300 м над ур. моря.

Формация *Sublariceta cajanderi* — лиственничные редколесья  
из лиственницы Каяндера

Горные лиственничные редколесья Центральной Камчатки до сих пор остаются недостаточно изученными. Для Восточной Камчатки (Кроноцкий заповедник) нами разработана эколого-фитоценотическая классификация лиственничных редколесий, отнесенных к формации *Sublariceta cajanderi* (Нешатаев, 1987; Нешатаев, Нешатаева, 1994). Корреспондирующую формацию лиственничных ред-

колесий *Sublariceta dahuricae* выделяют Б.А. Быков (1960) и В.Б. Сочава (1961). В пределах этой формации выделено несколько групп ассоциаций, в том числе группа лиственничных редколесий кустарничково-зеленомошных.

Группа асс. 7. *Sublariceta cajanderi fruticulosо-hylocomiosa* — лиственничные редколесья кустарничково-зеленомошные

Асс. 10. *Sublaricetum cajanderi uliginosi vaccinosum* — лиственничное редколесье голубичное (табл. 8).

Синтаксономия. Сообщества ассоциации соответствуют сообществам типа леса *лиственничника голубичного*, впервые описанного для Центральной Камчатки Г.И. Каревым (1933); впоследствии этот тип леса выделяли также В.В. Стефин (1962), Н.Е. Кабанов (1963) и Д.Ф. Ефремов (1973а).

Синморфология. Древорост редкий, из *Larix cajanderi*, без примеси других пород, разновозрастный. Сомкнутость древороста 0,1. В возрасте 200 лет высота лиственницы в среднем составляет 13 м. В возрасте 250 лет максимальная высота лиственниц не превышает 18 м, максимальный диаметр 22 см. Возобновление лиственницы отсутствует. Густой подлесок (сомкнутость 0,7) образован мощными куртинами *Pinus pumila*. Возраст кедрового стланика 100 лет. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 50%. Проективное покрытие видов неравномерное: по периферии куртин кедрового стланика под его кронами преобладают *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens* и зеленые мхи, среди них доминирует *Pleurozium schreberi*. В прогалинах между куртинами стланика преобладают *Vaccinium uliginosum* и кустистые лишайники рода *Cladonia*. Покрытие зеленых мхов 60%, лишайников — 30% (табл. 8).

Синэкология. Сообщества ассоциации описаны нами на высотах 550–600 м над ур. моря в верхней части древней ледниковой морены на правом борту долины р. Быстрая. Кустарничково-зеленомошные лиственничные редколесья приурочены к горным склонам, встречаются в субальпийском поясе на высотах 400–800 м над ур. моря. Сообщества голубичных лиственничных редколесий распространены в окрестностях пос. Эссо, в отрогах Козыревского и Срединного хребтов. Под голубичными лиственничными редколесьями формируются оторфованные грубогумусные почвы. Производительность древоростов очень низкая, соответствует Va классу бонитета.

Синдинамика. Возобновление лиственницы отсутствует. Постепенно происходит выпадение старых и перестойных лиственниц, и, таким образом, лиственничные редколесья сменяются сообществами кустарничково-зеленомошных кедрово-стлаников.

На восточном склоне Срединного хр. на высоких плато, руинах древних вулканов, горных склонах на высотах 500–600 м распространены лиственничные редколесья с подлеском из кедрового стланика — асс. *Sublaricetum cajanderi pumilae pinosum*. Сомкнутость кедрового стланика 0,8–0,9. Для лиственниц характерна узкая ветровая крона, нередко суховершинность.

Таблица 8

Геоботаническая характеристика сообществ лиственных редколесий (формация *Sublariceta sajanderi*)

Ярусы, виды	Ассоциации																				
	<i>Sublaricetum cladinosum</i>					<i>S. pumilae pinosum</i>					<i>S. empetrosom</i>					<i>Sublaricetum uliginosi vaccinosum</i>					
	1964	1960	1985	1984	1776	1963	1779	1981	1867	1952	1868	1873	1794	1886	1783	1967	1781	1871	1967	1781	1871
Номера описаний	0,2	0,3	0,2	0,2	0,2	0,3	0,2	0,3	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,3	0,3	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,3
<b>Древостой, сомкнутость</b>	2	2	2	2	1	2	1	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Полнота, десятые доли	V	V	V	IV	IV	Va	Va	IV	V	V	Va	Va	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV
Класс бонитета	2	3	2	2	3	2	2	4	2	2	3	2	2	3	3	2	3	3	2	3	3
<i>Larix sajanderi</i> , число экз.	+		1		+					+	2				1	1	1	2	1	1	+
<i>Betula platyphylla</i>	1	5	4	4	4	5	4	1	2	1	2	2	2	3	2	2	3	3	1	2	3
<b>Подлесок, покрытие, %</b>	1	+	+	+	1	+	+	1	1	1	1	+	+	1	1	+	+	+	1	+	+
<i>Salix parallelinervis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lonicera caerulea</i>	+	+	1	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Spiraea beauverdana</i>	+	5	4	4	4	5	4		1	+	5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Juniperus sibirica</i>	+	4	4	4	4	5	4				4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Pinus pumila</i>	4	5	4	5	4	5	4	4	5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<b>Кустарнички, покрытие, %</b>	4	4	3	3	4	4	1	4	3	3	4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3	3	3	1	+	3	+	1	2	2	1	+	+	3	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ledum decumbens</i>	3	4	3	4	4	2	4	3	4	3	+	+	+	3	1	1	1	1	1	1	1
<i>Empetrum nigrum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	1	1	1	3	2	1	3	2	2	3	3	3	3	3	4	3	3	4	3	3
<b>Травы, покрытие, %</b>	+	+	1	+	+	+	+	+	+	1	2	2	2	2	2	3	2	2	3	2	2
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	1	+	1	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex pallida</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Poa platyantha</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Festuca altaica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Equisetum sylvaticum</i>	+	+	+	1	3	2	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. pratense</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

S spars-1789



### Особенности динамики лиственничников

Динамика лиственничных лесов Центральной Камчатки обусловлена спецификой геоморфологических условий и предопределяет наличие, кроме длительно устойчивых сообществ, ряда кратковременных. Нами выявлены динамические ряды двух групп ассоциаций: лиственничников кустарниково-разнотравных и лиственничников багульниковых.

Сингенетические сукцессии лиственничников кустарниково-разнотравных на пологих террасах р. Камчатка впервые описаны Д.Ф. Ефремовым (1973а, в). В наших исследованиях зафиксированы различные стадии эндозоогенеза в сообществах лиственничников различного возраста и состава, а также различные стадии пирогенных сукцессий сообществ лиственничников и производных от них сообществ белоберезовых лесов. В старовозрастных ненарушенных лиственничниках происходит естественное выпадение лиственницы из состава древостоя и, в зависимости от экологических условий и наличия в районе ельников, происходит смена лиственничников либо длительнопроизводными белоберезняками из *Betulla platyphylla*, либо климаксовыми ельниками. Нами описано несколько смешанных фитоценозов, где во 2-м пологе (подъярусе) древостоя присутствует ель аянская. В ряде случаев она выходит в 1-й подъярус, при этом постепенно изменяется гидрологический режим и микроклимат фитоценоза, что приводит к смене всего сообщества.

В настоящее время в Центральной Камчатке наиболее широко распространена группа ассоциаций лиственничников багульниковых. Сообщества этой группы, как правило, имеют послепожарное происхождение. На территориях, где происходит частый оборот пожаров, установить возраст восстановительной стадии конкретного участка леса довольно сложно. С лиственничниками багульниковыми динамически связаны лиственничники лишайниковые и лиственничники брусничные. Лиственничники лишайниковые, как пионерные группировки на песчаных террасах сухих рек, в процессе сингенеза переходят в лиственничники брусничные и через ряд стадий трансформируются в лиственничники багульниковые. По особенностям эдафических условий они довольно близки. При увеличении почвенного богатства формируются багульниково-можжевеловые лиственничники. Некоторые стадии этого сукцессионного ряда описаны нами в урочище Куль (окрестности пос. Козыревск) на песчаных отложениях р. Студеная (Нешатаева, 1987). В настоящее время лиственничные леса Центральной Камчатки, помимо влияния вулканической деятельности и процессов рельефообразования, которые вызывают экзоэкогенетические вулканогенные и геоморфогенные смены, испы-

---

Примечание к табл. 8. Проективное покрытие дано в баллах: + — <1%, 1 — 1–5%, 2 — 5–10%, 3 — 10–25%, 4 — 25–50%, 5 — 50–75%, 6 — 75–100%. На пробной площади встречены также: *Betula exilis* — 1952 (3), 1789 (4); *Rubus chamaemorus* — 1789 (+); *Bistorta vivipara* — 1963 (+); *Thalictrum minus* — 1781 (+); *Polytrichum strictum* — 1789 (2).



тывают также сильнейшее антропогенное воздействие. В результате интенсивных рубок леса и частого оборота пожаров площади лесонасаждений наиболее производительных групп лиственничных лесов в настоящее время значительно сократились.

Таким образом, флористические, ценогические и экологические особенности лиственничников Камчатки обусловлены специфическими природными условиями горной вулканической страны. Важную роль играют региональные особенности почвообразования, характеризующиеся преобладанием вулканогенного гумусо-пеплово-аккумулятивного процесса, в результате которого формируются рыхлые слоисто-пепловые почвы легкого гранулометрического состава и высокой водопроницаемости. Горный рельеф и умеренно континентальный климат Центральной долины Камчатки обуславливают сходные закономерности высотного распределения лиственничников на восточном и западном склонах прилегающих хребтов. Синтаксономическое разнообразие лиственничных сообществ обусловлено разнообразием типов местообитаний, связанных с положением в рельефе, а также с интенсивностью вулканических пеплопадов, которая увеличивается по мере приближения к действующим вулканам. С удалением от действующих вулканов в южном и западном районах Центральной Камчатской депрессии производительность лиственничников увеличивается, что связано с повышением почвенного богатства и улучшением физических свойств почвы.

Распределение групп ассоциаций лиственничников по типам местообитаний зависит от эдафических условий, обусловленных положением в рельефе. Наиболее распространенными группами ассоциаций лиственничников в Центральной долине Камчатки являются *лиственничники кустарниково-разнотравные*, приуроченные к делювиально-пролювиальным равнинам, террасам и конусам выноса и встречающиеся в наиболее богатых условиях местообитания, *лиственничники багульниковые*, распространенные на холмистых равнинах, удаленных от русла р. Камчатка, и на песчаных террасах, вышедших из-под влияния сухих речек, а также *лиственничники кедровостланиковые*, встречающиеся в холмистых предгорьях, на увалах и склонах шлейфов гор. *Лиственничники лишайниковые* приурочены к песчано-галечниковым отложениям сухих речек, встречаются на маломощных примитивных почвах. *Лиственничники хвощовые* отмечены в долинах рек и ручьев, в приозерных котловинах, в ложбинах, *лиственничники зеленомошные* — на плоских водораздельных грядах. Сообщества субальпийских лиственничных редколесий подчинены высотно-поясным закономерностям растительного покрова и образуют высотный ряд.

Естественное возобновление *Larix cajanderi* под пологом материнских древостоев отсутствует либо единичное. Лишь в сообществах кустарниково-разнотравных лиственничников отмечен немногочисленный подрост лиственницы на старом валеже (до 200–500 экз./га). В сообществах *лиственничников кустарниково-разнотравных*, *лиственничников зеленомошных* и *лиственничников хвощовых* отмечено массовое возобновление ели аянской, свидетельствующее о потенциаль-

но возможных сменах этих сообществ ельниками. Хорошее возобновление лиственницы наблюдается на гарях при наличии поблизости семенных деревьев, а также на вырубках с удаленной до минерального горизонта лесной подстилкой. Для 2-го подъяруса древостоя равнинных лиственничников характерно участие березы плосколистной. При отсутствии пожаров, в возрасте около 300–350 лет происходит постепенный распад лиственничников. В районах, расположенных вне области распространения ели, происходит смена старовозрастных лиственничников длительнопроизводными белоберезняками. Длительнопроизводные порослевые белоберезняки, представляющие собой диаспорический субклимакс, также формируются в районах активного вулканизма, где лиственничники были уничтожены на обширных площадях под воздействием вулканогенных катастроф. Некогда обширные долинные лиственничники Центральной Камчатки в настоящее время в значительной мере вырублены, пройдены пожарами и замещены производными сообществами. Только в предгорьях Срединного хребта кое-где сохранились небольшие разрозненные участки старовозрастных лиственничников, которые представляют значительную научную ценность и нуждаются в особой охране.

## 4.2. Бореальные лиственные леса

### 4.2.1. Каменноберезовые леса

Каменноберезовые леса являются наиболее широко распространенной лесной формацией Камчатки. Они занимают 3657,7 тыс. га, что составляет 52% лесопокрытой площади полуострова, при этом на спелые и перестойные древостои приходится 3429,8 тыс. га (Кабанов, 1969). Каменноберезняки встречаются на террасах речных долин, холмах, предгорных шлейфах, моренных грядах, а также образуют хорошо выраженный высотный пояс в горах. Сообщества каменноберезовых лесов Камчатки имеют важное противозероизонное значение, так как они зачастую произрастают на крутых горных склонах, где частые дожди и обильные талые воды могут привести к смыву мелкозема легких вулканических почв. Лесохозяйственное значение каменноберезняков невелико из-за довольно низкого качества древесины, однако они являются важными охотничьими угодьями — местами обитания ценных промысловых животных.

**Эколого-биологические особенности каменной березы.** Каменная береза (*Betula ermanii* Cham. s.l.) занимает обширный ареал, который простирается от 39 до 61° с.ш. и от 108 до 164° в.д. и охватывает северо-восточную часть Иркутской обл., юго-восточную Якутию, северную Бурятию, северо-восточную Маньчжурию, северную и центральную Японию, Приморье, Приамурье, Сахалин, Курильские о-ва, Камчатку, о. Карагинский и западное побережье Охотского моря (рис. 10). Леса из каменной березы распространены в приморских областях Даль-



Рис. 10. Ареал *Betula ermanii* Cham. s.l. (по: Шемберг, 1986).

него Востока (Япония, Сахалин, южные и средние Курилы, Камчатка, Охотское побережье, Сихотэ-Алинь), отличающихся мягким и влажным климатом. В этих районах каменная береза образует самостоятельные насаждения, а также встречается в виде примеси в составе лиственных, еловых и елово-пихтовых лесов (Воробьев, 1937; Кабанов, 1940, 1972, 1973; Васильев, 1941; Турков, Шамшин, 1963а; Агеенко, Клинецов, 1969; Watanabe, 1979; Волотовский, Чевычелов, 1991; Шамшин, 1999; Yamamoto, 2000; Баркалов, 2002, и др.).

Существующие представления о внутривидовой систематике *Betula ermanii* Cham. s.l. неоднозначны. Еще в 1942 г. В.Н. Васильев выступил с пересмотром систематического положения каменной березы, предложив рассматривать ее как группу близкородственных таксонов видового ранга. В результате критической обработки гербарного материала он пришел к выводу о необходимости выделения пяти видов каменной березы (Васильев, 1942): *Betula ermanii* Cham. s. str. (Камчатка, о. Карагинский, Командорские о-ва), *B. paraermanii* V. Vassil. (Сахалин, о. Хоккайдо, басс. р. Аян), *B. ulmifolia* Siebold et Zucc. (о. Хоккайдо, север о. Хонсю, южные Курильские о-ва), *B. lanata* (Regel) V. Vassil. (материковая часть Дальнего Востока от Охотского моря до Байкала и от Колымы и Верхоянского хр. до Корейского п-ова) и *B. velutina* V. Vassil. (южная часть побережья Охотского моря и Шантарские о-ва). Взгляды В.Н. Васильева разделяли некоторые флористы и лесоводы (Воробьев, 1968; Кабанов, 1972, и др.). В то же время целый ряд специалистов-систематиков не приняли новые таксоны, предложенные В.Н. Васильевым. Уже в 1951 г. в сводке «Деревья и кустарники СССР» из числа видов

березы была исключена *B. paraermanii* и было поставлено под сомнение существование *B. velutina* (Замятнин, 1951). А.К. Скворцов (Скворцов, 1974; Скворцов и др., 1977) полностью отрицает существование всех описанных В.Н. Васильевым видов каменной березы, а также *B. ulmifolia*. Им было предложено рассматривать каменную березу западной (континентальной) части ареала в качестве *B. ermanii* ssp. *lanata* (V. Vassil.) A. Skworts. Такого же мнения придерживался и В.Н. Ворошилов (1982), который различал на Дальнем Востоке два подвида каменной березы: *B. ermanii* Cham. ssp. *ermanii* (Камчатка, Курилы, Сахалин) и ssp. *lanata* (Приморье, Амур, Охотия). М.А. Шемберг (1986), изучавший экологию, географию и изменчивость каменной березы, также пришел к выводу о необоснованности признания в качестве самостоятельных видов таксонов, выделенных В.Н. Васильевым. В последней сводке по флоре российского Дальнего Востока (Сосудистые..., 1996) приведено два вида каменной березы: *B. ermanii* Cham. и *B. lanata* (Regel) V. Vassil. Мы разделяем взгляды А.К. Скворцова (Скворцов, 1974; Скворцов и др., 1977), В.Н. Ворошилова (1982) и М.А. Шемберга (1986) и считаем, что каменная береза является единым видом, а не группой близкородственных видов.

Каменная береза — дерево второй величины, достигающее в благоприятных условиях 20–22 м высоты и 60–80 см в диаметре (Елагин, 1963а). По данным В.А. Шамшина (1972, 1999), на Камчатке максимальная высота каменной березы 19,5 м (обычно 14–16 м), максимальный диаметр 60 см. Предельный биологический возраст каменной березы 500 лет (Агеенко, Клинецов, 1969; Кабанов, 1972). На Камчатке ее максимальный возраст не превышает 350 лет (Шамшин, 1999). Старые березы имеют, как правило, густые раскидистые кроны. Высота прикрепления крон 3–3,5 м. Каменная береза относится к светолюбивым и ветроустойчивым древесным породам и является сильным эдификатором, обычно образующим одновидовые древостои. Это влаголюбивая и холодостойкая древесная порода, предпочитающая достаточно мощные, хорошо аэрируемые лесные почвы, но иногда она может произрастать и на скелетных почвах. Обычно каменная береза избегает заболоченных местообитаний и почв, подстилаемых вечной мерзлотой (Агеенко, Клинецов, 1969). Несмотря на невысокую сомкнутость древесного яруса каменноберезняков (около 0,5), он обладает сильным средообразующим воздействием. Корневая система каменной березы поверхностная, основная масса корней находится в верхних (до 50 см) горизонтах почвы, протяженность корней первого порядка около 23–25 м (Ефремов, 1969). В разновозрастных каменноберезняках хорошо выражена подземная сомкнутость разветвленных корневых систем (Кабанов, 1972).

**Степень изученности каменноберезовых лесов Камчатки.** Первые упоминания о каменноберезовых лесах Камчатки встречаются у С.П. Крашенинникова (1755), который отмечает, что «березнику хотя и довольно, однако... по мокрым местам и ближайшим к жилью крив и неугоден», и подчеркивает, что «между европейскими и камчатскими березами сие есть различие, что камчатские бере-

зы серее европейских и весьма шероховаты и киловаты» (Крашенинников, 1755, ч. 2, с. 191–192). Его современник и коллега Г.В. Стеллер указывает, что береза растет в изобилии по всей Камчатке и настолько отличается от березы европейской, что может считаться особым видом; стволы у камчатской березы кривые, покрыты множеством крупных наплывов или наростов, кора не столько белого, сколько серого и пепельного цвета, древесина же очень тверда, тяжела и крепка (Steller, 1774; Стеллер, 1999).

Характеристика каменноберезняков отдельных районов полуострова приведена в работах ряда авторов (Комаров, 1912, 1940; Павлов, 1936; Тюлина, 1936а, 2001; Липшиц, Ливеровский, 1937; Павлов, Чижилов, 1937; Чижилов, 1951; Турков, Шамшин, 1963а; Hultsn, 1974; Шамшин, 1976, 1999; Шамшин, Турков, 1990; Балмасова, 1994; Neshatayeva, 2001; Нешатаева, 2002а; Нешатаева и др., 2002, 2003а). В.Л. Комаров (1912, 1940) подразделял горные каменноберезняки Камчатки на леса со сплошным кустарниковым подлеском и леса с высокотравным нижним ярусом, среди которого кустарники встречаются одиночно. В березняках, расположенных высоко в горах, он отмечает отсутствие высоких трав. Для восточного побережья Камчатки В.Л. Комаров особо выделял каменноберезовые кривоветсы (*Betuleta ventosa*) — густые заросли ветровых форм каменной березы, а для каменноберезняков западного побережья отмечал обилие полян и «проредин», вследствие чего они имеют парковый характер. Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) подразделил каменноберезовые леса Южной Камчатки на 3 ассоциации: *Betula ermanii-Thalictrum-Carex*, *Betula ermanii-Filipendula-Dryopteris* и *Betula ermanii-Filipendula-Equisetum hiemale*. Н.В. Павлов, изучавший каменноберезняки в Усть-Большерецком районе (Западная Камчатка), считал, что здесь существует один общий тип березового леса с травянистым покровом, соответствующий одной крупной ассоциации *Betuleta herbosa*, в пределах которой он выделял группировки разнотравных (*Betula ermanii* + обильное двудольное разнотравье), высокотравных (*Betuleta altoherbosa*) и злаковых (*Betuleta graminosa*) каменноберезняков (Павлов, 1936; Павлов, Чижилов, 1937).

Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) различала на западном побережье Камчатки 3 экологических ряда каменноберезовых лесов: березняки высоких древних террас и пологих холмов, приморские березняки и березняки современных речных долин. В пределах экологических рядов она выделяла 4 группы ассоциаций и 11 ассоциаций каменноберезняков. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) различал в Центральной долине Камчатки 2 основные группы ассоциаций каменноберезовых лесов: горные, субальпийского характера, с кустарниковым подлеском (*Betuleta ermani fruticosa*) и леса с высоким травянистым ярусом, приуроченные к нижним частям горных склонов (*Betuleta ermani altoherbosa*). В числе последних он выделял березняки более увлажненные, в которых с высоким обилием встречаются шеломайник и хвощ. В.Г. Турков и В.А. Шамшин (1963а) выделяют на Камчатке 3 группы типов каменноберезовых лесов: каменноберезняки травяные (*Ermani-Betuleta herbosa*), каменноберезняки высокотравные (*Ermani-*

*Betuleta altoherbosa*) и каменноберезняки низкотравные (*Ermani-Betuleta humili-herbosa*). Н.Е. Кабанов (1969) различает 4 группы типов каменноберезовых лесов: каменноберезовые леса с разнотравьем (типы леса *Ermani betuletum herbosum* и *Ermani betuletum humili-herbosum*), каменноберезовые леса с кустарниками (*Ermani betuletum fruticosum*), каменноберезовые леса с зарослями кедрового и ольхового стлаников и каменноберезовые леса с высокотравьем (*Ermani betuletum altoherbosum*). М.А. Балмасова (1994), разработавшая подробную классификацию каменноберезняков Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка), выделяет 6 групп ассоциаций и 18 ассоциаций, довольно мелких по объему и зачастую нечетко отграниченных экологически. В.А. Шамшин (1999) различает на полуострове 4 группы типов леса: каменноберезняки высокотравные, кустарниково-разнотравные, низкотравные и низкотравные в комплексе со стланиками. Нами (Neshatayeva, 2000, 2001; Нешатаева, 2002а; Нешатаева и др., 2002, 2003а) разработана эколого-фитоценотическая классификация каменноберезовых лесов Южной и Юго-Западной Камчатки, включающая 3 группы ассоциаций и 6 ассоциаций.

Несмотря на то, что в работах многих авторов приводятся материалы по геоботанической и лесоводственной характеристике каменноберезняков отдельных районов полуострова, до настоящего времени не была разработана единая эколого-фитоценотическая классификация каменноберезовых лесов Камчатки. Кроме того, остаются недостаточно изученными особенности их флористического состава, ценоценотической структуры, экологической приуроченности и географического распространения. Проведенные нами исследования синтаксономического разнообразия каменноберезняков и их высотного размещения позволяют уточнить закономерности широтной дифференциации растительного покрова полуострова и вертикальной поясности растительности в различных районах Камчатки.

### Эколого-фитоценотическая классификация каменноберезняков

По результатам наших исследований (Нешатаева, 2004), синтаксономическое разнообразие каменноберезовых лесов в изученных районах Камчатки представлено 5 группами ассоциаций, 8 ассоциациями, 13 субассоциациями и 8 вариантами.

Формация *Betuleta ermanii* — каменноберезовые леса

Группа асс. 1. *Betuleta ermanii althiherbosa* — каменноберезняки высокотравные

Асс. 1. *Betuletum ermanii filipendulosum camtschaticae* — каменноберезняк шеломайниковый: subass. *typicum*; subass. *maianthemosum*; subass. *calamagrostidosum*; subass. *gymnocarpiosum*

Группа асс. 2. *Betuleta ermanii varioherbosa* — каменноберезняки разнотравные

Асс. 2. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* — каменноберезняк кустарниково-разнотравный: subass. *typicum*: var. *typicum*; var. *cyripediosum*; var. *angelicosum ursinii*; subass. *artemisiosum arcticae*

Асс. 3. *Betuletum ermanii calamagrostidosum* — каменноберезняк вейниковый: subass. *typicum*: var. *typicum*; var. *trisetosum sibirici*; var. *spiraeosum beauver-dianae*; subass. *dryopteridosum*; subass. *rhododendrosom*; subass. *saxatilis*; subass. *lysichitosum*

Группа асс. 3. *Betuleta ermanii nanoherbosa* — каменноберезняки низкотравные

Асс. 4. *Betuletum ermanii cornoso-maianthemosum* — каменноберезняк деревново-майниковый

Группа асс. 4. *Betuleta ermanii fruticosa* — каменноберезняки кустарниковые (стланиковые)

Асс. 5. *Betuletum ermanii nanoherboso-pumilae pinosum* — каменноберезняк низкотравно-кедровостланиковый

Асс. 6. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae* — каменноберезняк ольховниковый

Асс. 7. *Betuletum ermanii sorbosum sambucifoliae* — каменноберезняк рябиновый

Группа асс. 5. *Betuleta ermanii fruticulosa* — каменноберезняки кустарничковые

Асс. 8. *Betuletum ermanii empetroso-vaccinosum* — каменноберезняк шикшево-голубичный: subass. *typicum*; subass. *salicosum arcticae*: var. *typicum*; var. *rhododendrosom*.

Группа асс. 1. *Betuleta ermanii althiherbosa* — каменноберезняки высокотравные.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются сомкнутым травяным ярусом (покрытие 90–100%) высотой 1,5–2 м, образованным видами камчатского крупнотравья: *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Angelica ursina*, *Heraclium dulce*.

Синтаксономия. Группа ассоциаций по объему соответствует «группировке» *Betuleta altoherbosa* Н.В. Павлова (Павлов, 1936; Павлов, Чижиков, 1937), группе ассоциаций *Bermaneta alto-herbosa* С.Ю. Липшица (Липшиц, Ливеровский, 1937), «березовым лесам с высоким травяным ярусом» В.Л. Комарова (1940), группе ассоциаций *Betuleta ermanii althiherbosa* М.А. Балмасовой (1994). В пределах группы наиболее широко распространенной ассоциацией является каменноберезняк высокотравный. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) выделяет на Южной Камчатке две высокотравные ассоциации каменноберезовых лесов: «*Betula ermani* — *Filipendula (camtschatica)* — *Dryopteris (linnaeana)* ass.» с преобладанием в травяном ярусе *Filipendula camtschatica*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Cirsium kamtschaticum*, *Chamerion angustifolium* и «*Betula ermani* — *Filipendula (camtschatica)* — *Equisetum hiemale* ass.» с преобладанием *Filipendula camtschatica* и *Equisetum hyemale*, приуроченная к более влажным местообитаниям и имеющая ограниченное распространение. М.А. Балмасова (1994) для Кроноцкого заповедника в пределах группы выделяет три экологически близких ассоциации: *Betuletum ermanii filipendulosum*, *Betuletum ermanii senecionosum*, *Betuletum ermanii*

*filipenduloso-senecionosum*, отличающихся лишь по преобладанию в травяном ярусе того или иного вида камчатского крупнотравья.

Синэкология. Сообщества группы высокотравных каменноберезняков встречаются в центральных частях дренированных водоразделов, на пологих склонах холмов и речных долин, на плоских участках коренных берегов рек и высоких террас, занимают достаточно увлажненные и хорошо дренированные местообитания. В горных районах обычно приурочены к нижним частям пологих склонов и горным шлейфам, встречаются в местообитаниях с проточным увлажнением. Производительность древостоев высокотравных каменноберезняков низкая, не превышает V класса бонитета (Ефремов, 1969).

Асс. 1. *Betuletum ermanii filipendulosum camtschaticae* — каменноберезняк шеломайниковый (табл. 9). Древостой разновозрастный, средняя высота стволов 12–14 м, диаметр 30–40 см, максимальный до 70 см. Сомкнутость крон в высокотравных березняках непостоянная — от 0,5 до 0,7; много прогалин, на которых обычно группируется подрост. Покрытие кустарникового яруса невелико (до 10–20%), встречаются: *Sorbus sambucifolia*, *Alnus kamtschatica*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*. Травяной покров сомкнутый (покрытие 95–100%), высокий (1,5–2 м). 1-й подъярус образуют: *Filipendula camtschatica*, *Angelica ursina* и *Senecio cannabifolius* с примесью видов высокотравья (*Cimicifuga simplex*, *Thalictrum minus*, *Artemisia opulenta* и др.). Из злаков отмечены: *Calamagrostis langsdorffii*, *Milium effusum*, *Trisetum sibiricum*. Во 2-м подъярусе (высота 50 см) довольно обычен *Equisetum hyemale*, встречаются: *Allium ochotense*, *Trillium camtschaticense* и другие виды. В 3-м подъярусе (менее 20 см) отмечены: *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Galium kamtschaticum* и др. В составе сообществ присутствует от 20 до 36 видов сосудистых растений. Моховой ярус крайне разрежен, единично отмечены: *Rhodobryum roseum*, *Brachythecium salebrosum*, *B. reflexum*, *B. starkei*, *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium acutum*, *Dicranum scoparium* и др. Сообщества ассоциации широко распространены в восточных и южных районах Камчатки, встречаясь небольшими по площади контурами. Они нередко чередуются с шеломайниковыми полянами и кустарниково-разнотравными каменноберезняками. Сообщества ассоциации обычно приурочены к плоским вершинам коренных берегов рек и террасовидным участкам на склонах, занимают достаточно увлажненные, но хорошо дренированные местообитания. Обычно встречаются в центральных частях дренированных водоразделов, на пологих склонах холмов и речных долин.

В пределах ассоциации мы различаем следующие субассоциации: субасс. **typicum** — диагностические признаки совпадают с признаками ассоциации; субасс. **maianthemosum** — майниковая — сообщества субассоциации характеризуются развитым подлеском, хорошо выраженным 3-м подъярусом травяного яруса, образованным *Maianthemum dilatatum* с участием *Phegopteris connectilis* и *Trientalis europaea*, а также постоянным присутствием во 2-м подъярусе *Trisetum*



Таблица 9  
 Геоботаническая характеристика сообществ высокотравных камненоберезовых лесов: асс. *Betuletum ermanii*  
*filipendulosum camtschaticae*

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>													Субасс. <i>calamagrostidosum</i>	Субасс. <i>seneciosum</i>
	62	83	911	941	101	101	64	71	73	84	94	53	54		
Номера описаний	62	83	911	941	101	101	64	71	73	84	94	53	54	95	96
Высота над ур. моря, м	47	170	145	70	245	675	20	45	157	125	125	25	30	250	295
Экспозиция склона	СВ	ЮВ	В	СВ	ЮЗ	ЮВ		ЮВ	ЮЗ	ЮВ	ЮВ	ЮВ	ЮВ	ЮВ	В
Кругизна, градусы	10	10	5	5	5	15	0	15	15	10	10	10	10	5	5
<b>Древостой, сомкнутость</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,6</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,5</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,6</b>	<b>0,5</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>
<i>Betula ermanii</i> , число экз./га	450	375	700	1075	275	225	750	604	575	425	575	1150	575	225	225
Диаметр средний, см	18	30	25	20	15	30	25	15	15	15	15	20	24	35	30
Диаметр максимальный, см	60	50	35	25	35	48	80	55	23	60	60	50	36	50	50
Высота средняя, м	12	12	12	10	12	12	10	9	9	8	8	10	8	11	12
Высота средняя, м	14	14	15	12	15	14	15	16	12	15	15	11	11	12	14
<b>Подлесок, сомкнутость</b>	<b>0,2</b>	+	<b>0,1</b>		<b>0,3</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	+	+	+	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	+	+
<i>Sorbus sambucifolia</i>	3	+	1		4	3	2		+	+	+	3	3	+	+
<i>Lonicera caerulea</i>	+						1-2					2	2		
<i>Rosa amlyotis</i>	+						1-2	1-2				1-2	1-2		+
<i>Lonicera chamissoi</i>	+							+				2	1-2		
<b>Травяной ярус, покрытие, %</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>85</b>	<b>70</b>	<b>95</b>	<b>90</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>80</b>	<b>80</b>
Средняя высота, см	130	200	190	180	170	180	150	150	150	160	170	100	120	120	130
<i>Filipendula camtschatica</i>	3	4	5	6	5	4	3	3	3	3	3	4	4	3	2
<i>Senecio cannabifolius</i>	2	2	2	3	2	3	2	2	2	3	3	3	2	2	2
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	2	2	+	3	2	2	2	2	2	2	2	2	+	3	3
<i>Chamerion angustifolium</i>	1	2			1	3	2	2	2	2	2	2	2	1	1
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Artemisia opulenta</i>	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1



Окончание таблицы 9

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>										Субасс. <i>calamagrostidosum</i>	Субасс. <i>senectosium</i>
	1						1	2	1	2		
<i>Trisetum sibiricum</i>										2		1
<i>Milium effusum</i>								1		2		1
<i>Equisetum hiemale</i>								1		1		1
<i>Гупносарпиум dryopteris</i>	1							2		1		1
<i>Angelica genuflexa</i>								1				
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	+	+	+	+	+	+	+	5	+	5	+	<5
<i>Brachyhectium reflexum</i>	+	+	+	+	+	+	+	1	+	1	+	1
<i>Нуррум pallescens</i>	+	+	+	+	+	+	+	1	+	1	+	1
<i>Brachyhectium starkei</i>								1	+	1	+	1
<i>Dicranum flagellifolium</i>	+							+	+	+	+	+
<i>D. fuscescens</i>								+	+	+	+	+
<i>Brachyhectium salebrosum</i>	+							+	+	1	+	+
<i>Нуррум plicatillum</i>	+							+	+	+	+	+
<i>Plagiohectium denticulatum</i>												
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>												

Примечание. Единично встречаются: *Alnus kamtschatica* — 96(+); *Impatiens noli-tangere* — 58(+); *Agrostis clavata* — 64(1); *Poa platyantha* — 95(1); *Viola epipsiloides* — 58(1–2); *Chamaerichlymenum suecicum* — 53(+); *Cyripedium yatabeanum* — 58(+); *Cardaminopsis lyrata* — 95(1); 68(1); *Platanthera dimartiana* — 94(+), 95(+); *Lathyrus pilosus* — 53(1), 54(1); *Rubus arcticus* — 53(1), 58(+); *Luzula plumosa* — 58(1), 64(2); *Solidago spiraeifolia* — 73(1), 96(1).

*sibiricum*, *Dryopteris expansa*, видов мезофильного разнотравья (*Allium ochotense*, *Saussurea pseudo-tilisii*, *Pedicularis resupinata*, *Equisetum arvense* и др.) и осок (*Carex pallida*, *C. longirostrata*). По особенностям флористического состава и экологической приуроченности эта субассоциация является переходной к группе ассоциаций разнотравных каменноберезняков; субасс. ***calamagrostidosum*** — вейниковая — для сообществ субассоциации характерно значительное покрытие *Calamagrostis langsdorffii*, высокое постоянство и обилие *Athyrium filix-femina*, *Cacalia camtschatica*, *Viola biflora*. Сообщества субассоциации по флористическому составу и особенностям распространения являются переходными к сообществам вейниковых каменноберезняков. Встречаются на плоских вершинах водоразделов в северных районах полуострова, на высотах до 250–300 м над уровнем моря; субасс. ***gymnocarpiosum*** — голокучниковая — отличается высоким обилием в 3-м подъярусе *Gymnocarpium dryopteris* (25–30%) и высоким постоянством *Cimicifuga simplex*, *Angelica ursina*, *A. genuflexa*. Отмечены также *Urtica platyphylla* и *Equisetum hyemale*. Сообщества субассоциации встречаются в районах Западной и Юго-Западной Камчатки. Приурочены к местообитанию с обильным проточным увлажнением, встречаются в долинах ручьев.

Группа асс. 2. ***Betuleta ermanii varioherbosa*** — каменноберезняки разнотравные.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются хорошо развитым травяным ярусом (покрытие 70–80%), образованным лесными и луговыми мезофитами, и высоким флористическим разнообразием. В подлеске (сомкнутость 0,1–0,2) встречаются: *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Rosa amblyotis* и *Spiraea beauverdiana*. В травяном ярусе выражены 2–3 подъяруса. В 1-м подъярусе (90–100 см) обильны: *Calamagrostis langsdorffii*, *Artemisia opulenta*, *Cirsium kamtschaticum*, *Aruncus dioicus*, *Aconitum maximum*, *Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*. Встречаются: *Trollius riederanus*, *Veratrum oxysepalum*, *Saussurea riederi*, *Solidago spiraeifolia*, *Trisetum sibiricum*, *Chamerion angustifolium* и др. Во 2-м подъярусе (20–25 см) обилён *Maianthemum dilatatum*, встречаются: *Trientalis europaea*, *Moehringia lateriflora*, *Trillium camtschaticense*, *Galium kamtschaticum*, *Lilium debile*, *Viola selkirkii*, *Fritillaria camtschaticensis*, *Pedicularis resupinata* и др. Моховой ярус не выражен.

Синтаксономия. Э. Хульгеном (Hultsn, 1927, 1974) на Южной Камчатке описана ассоциация под названием «*Betula ermanii* — *Thalictrum minus* — *Carex* ass.» с доминированием *Thalictrum minus* и *Carex longirostrata* и высоким обилием *Carex pallida*, *Artemisia opulenta*, *Saussurea riederi*. Эта ассоциация также отнесена нами к группе ассоциаций каменноберезняков разнотравных.

Синэкология. Разнотравные каменноберезняки обычно занимают хорошо дренированные среднегорные местообитания. В районах активного современного вулканизма сообщества группы приурочены к модергумусным слоисто-пепловым песчаным почвам на вулканических отложениях (Neshatayeva, 2001; Нешатаева, 2002a). Располагаясь в оптимальных для произрастания каменной березы мес-

тообитаниях, разнотравные каменноберезняки характеризуются довольно высокой производительностью древостоев, которая составляет более 200 м<sup>3</sup>/га, в то время как их бонитет обычно не превышает IV класса (Ефремов, 1969).

Асс. 2. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* — каменноберезняк кустарниково-разнотравный. Сомкнутость древостоя 0,6–0,7. Средняя высота березы 14 м, господствующий диаметр 24 см, максимальный 38 см. Подрост березы (до 1 тыс. шт./га) высотой 2–3 м встречается на прогалинах. Подлесок сомкнутостью 0,1–0,2 образован преимущественно *Sorbus sambucifolia* и *Lonicera chamissoi*. Также встречаются: *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana* и *Daphne kamtschatica*.

Травяной ярус (85–90%) подразделяется на два подъяруса. С высокой константностью и значительным обилием встречаются виды разнотравья. Из них в 1-м подъярусе (высота 50–70 см) наиболее характерны и обильны: *Thalictrum minus*, *Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Solidago spiraeifolia*, *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, встречаются: *Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Lilium debile*, *Dactylorhiza aristata*, злаки (*Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, *Milium effusum*), папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*) и др. Во 2-м подъярусе (высота 20 см) обильны: *Maianthemum dilatatum*, *Carex pallida*, *C. longirostrata*; встречаются: *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Viola selkirkii*, *Phegopteris connectilis* и др. В составе сообществ ассоциации отмечено до 47 видов сосудистых растений на пробную площадь, в среднем 40–43 вида. Из числа редких и охраняемых видов в кустарниково-разнотравных каменноберезняках часто встречаются орхидные: *Platanthera ditmariana*, *P. convallariifolia*, *P. camtschatica*, *Dactylorhiza aristata*, *Cypripedium yatabeanum*. Моховой покров (покрытие до 1%) образован отдельными дернинками *Brachythecium reflexum*, *B. starkei*, *B. salebrosum*, *Plagiomnium ellipticum* и др. Сообщества ассоциации приурочены к хорошо дренированным местообитаниям — встречаются на склонах гор, на предгорных шлейфах, вершинах моренных гряд. В составе ассоциации мы выделяем две субассоциации и два варианта:

Субасс. *typicum* — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации; вар. *cypripediosum* — башмачковый (табл. 10). Сообщества варианта приурочены к ровным, хорошо дренированным местообитаниям водоразделов и высоких террас. Описаны на высотах 250–300 м. В травяном покрове (покрытие 90%) обилие *Cypripedium yatabeanum* (20–50%), в 1-м подъярусе характерны: *Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*, *Solidago spiraeifolia*, *Trollis riederianus*, *Iris setosa*; единично встречаются: *Platanthera ditmariana*, *Aconitum maximum*, *Cimicifuga simplex*, *Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Angelica ursina*. Во 2-м подъярусе встречаются: *Carex longirostrata*, *Allium ochotense*, *Pedicularis resupinata* и др. 3-й подъярус образуют *Maianthemum dilatatum* (15%), *Trientalis europaea*, *Pyrola minor*, *Lycopodium annotinum*, *Moehringia lateriflora*, *Gymnocarpium dryopteris*. Мхи произрастают разреженно (1%) на почве и у основания стволов. Отмечены: *Brachy-*

Таблица 10

Геоботаническая характеристика сообществ башмачково-разнотравных  
каменноберезняков

Ярусы, виды	Асс. <i>Betuletum ermanii varioherbosum</i>					С
	Субасс. <i>typicum</i>					
	Вар. <i>cyripediosum</i>					
Номера описаний	643	1658	1657	2161	2332	
Высота над уровнем моря, м	275	460	450	520	530	
Экспозиция склона		Ю	ЮЗ	ЮВ	В	
Крутизна склона, градусы	0	2	3	2	2	
<b>Древесный ярус, сомкнутость</b>	<b>0,5</b>	<b>0,6</b>	<b>0,5</b>	<b>0,3</b>	<b>0,5</b>	
<i>Betula ermanii</i> , число экз./га	350	475	400	675	350	V
<i>Salix caprea</i>	1					I
<b>Кустарниковый ярус, сомкнутость</b>	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>+</b>	<b>0,2</b>	
<i>Lonicera caerulea</i>	1	1	+	1	1	V
<i>Rosa amblyotis</i>	1	1	+			III
<i>Juniperus sibirica</i>		1	2		3	III
<i>Lonicera chamissoi</i>	2	+				II
<i>Sorbus sambucifolia</i>	1			+		II
<i>Spiraea beauverdiana</i>		+		1		II
<i>Pinus pumila</i>			+			I
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>90</b>	<b>85</b>	<b>60</b>	<b>95</b>	<b>80</b>	
<i>Cypripedium yatabeanum</i>	3	4	4	5	3	V
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	1	1	+	+	1	V
<i>Geranium erianthum</i>	1	1	+	3	2	V
<i>Saussurea pseudotilesii</i>	1	1	2	2	2	V
<i>Chamerion angustifolium</i>	1	2	+	2	2	V
<i>Maianthemum dilatatum</i>	3	1	1	1	1	V
<i>Trientalis europaea</i>	1	1	+	1	1	V
<i>Trisetum sibiricum</i>	1	+	+	1	2	V
<i>Carex longirostrata</i>	2	+	+	+	+	V
<i>C. pallida</i>	2	2	2	2	2	V
<i>Solidago spiraeifolia</i>	1	1	+	1	1	V
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	+			IV
<i>Moehringia lateriflora</i>	+	1		1	+	IV
<i>Equisetum hyemale</i>		+	+	+	+	IV
<i>Poa platyantha</i>		+	+	1	+	IV
<i>Galium boreale</i>	1	1	+			III
<i>Pedicularis resupinata</i>	1			1	+	III
<i>Diphasiastrum complanatum</i>		1	1	+		III
<i>Phegopteris connectilis</i>				+		I
<i>Aruncus dioicus</i>	1					I
<i>Allium ochotense</i>	2		+			I

## Продолжение таблицы 10

Ярусы, виды	Acc. <i>Betuletum ermanii varioherbosum</i>					С
	Субасс. <i>typicum</i>					
	Вар. <i>cypripediosum</i>					
Номера описаний	643	1658	1657	2161	2332	
<i>Cirsium kamschaticum</i>	1					I
<i>Artemisia opulenta</i>	3			2		II
<i>Hedysarum hedysaroides</i>				1	+	II
<i>Rubus arcticus</i>		+			+	II
<i>Iris setosa</i>	1				+	II
<i>Artemisia arctica</i>				2	1	II
<i>Bromopsis canadensis</i>			+		1	II
<i>Equisetum pratense</i>		1	+			II
<i>Lathyris pilosus</i>		+	+			II
<i>Aconitum fischeri</i>		+				I
<i>Clematis fusca</i>		1				I
<i>Pyrola incarnata</i>		+				I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1					I
<i>Angelica gmelinii</i>	+					I
<i>A. genuflexa</i>	+					I
<i>Lycopodium annotinum</i>	1					I
<i>Anemone debilis</i>	+					I
<i>Galium kamschaticum</i>	+					I
<i>Platanthera ditmariana</i>	+					I
<i>Acetosa lapponica</i>	1					I
<i>Milium effusum</i>	1					I
<i>Angelica ursina</i>	1					I
<i>Cimicifuga simplex</i>	+					I
<i>Viola biflora</i>		+				I
<i>Lilium debile</i>	1					I
<i>Linnaea borealis</i>					1	I
<i>Bistorta vivipara</i>				+		I
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>			+			I
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	1					I
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>+</b>	<b>2</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	
<i>Pleurozium schreberi</i>		+	1	1	+	IV
<i>Dicranum scoparium</i>		+	+	1	+	IV
<i>D. majus</i>	+	1	1	1		IV
<i>Sanionia uncinata</i>	+	+	+	+		IV
<i>Dicranum fuscescens</i>	+		+	+	+	IV
<i>D. bonjeanii</i>	+	+			+	III
<i>Brachythecium reflexum</i>	+		+			II
<i>B. starkei</i>	+					II

Окончание таблицы 10

Ярус, виды	Асс. <i>Betuletum ermanii varioherbosum</i>					С
	Субасс. <i>typicum</i>					
	Вар. <i>cyripediosum</i>					
Номера описаний	643	1658	1657	2161	2332	
<i>B. salebrosum</i>	+				+	II
<i>Hypnum pallescens</i>	+					I
<i>Orthotrichum sordidum</i>	+					I
<i>Campyllum hispidulum</i>	+					I
<i>Ptilidium ciliare</i>	+					I
<i>Peltigera aphthosa</i>				+		I

Примечание. С — коэффициент константности.

*thecium starkei*, *B. salebrosum*, *B. reflexum*, *Sanionia uncinata* и др. М.А. Балмасовой (1994) на территории Кроноцкого заповедника на высотах 500–600 м над ур. моря описана близкая асс. *Betuletum ermanii cyripediosum*, характеризующаяся участием *Cyripedium yatabeanum* (с покрытием 15–70%) и значительным обилием в подлеске *Juniperus sibirica*.

Вар. *angelicosum ursinii* — дудниковый. Сообщества варианта отличаются высоким покрытием *Angelica ursina*, *Cimicifuga simplex*, высокой константностью *Milium effusum*, *Rumex lapponicus*, *Platanthera ditmariana*, *Dactylorhiza aristata*, *Viola selkirkii*, *Galium kamtschaticum*, *Luzula plumosa*. Сообщества варианта распространены на Западной и Юго-Западной Камчатке, приурочены к достаточно увлажненным, хорошо дренированным местообитаниям. Сообщества варианта являются переходными к сообществам группы ассоциаций высокотравных каменноберезняков.

Субасс. *artemiosum arcticae* — каменноберезняк психрофитно-разнотравный. Сообщества субассоциации характеризуются высокой константностью и обилием *Linnaea borealis*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Chamaepericlymenum suecicum* и видов субальпийского мезопсихрофильного разнотравья: *Artemisia arctica*, *Bistorta vivipara*, *Hedysarum hedysaroides*, а также развитием мохово-лишайникового яруса (покрытие до 30%), образованного зелеными мхами-мезофитами (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Polytricum juniperinum*) и *Peltigera aphthosa*. Сообщества субассоциации встречаются на верхней границе лесного пояса, на высотах от 100 до 550 м над ур. моря, приурочены к ровным, хорошо дренированным участкам.

Асс. 3. *Betuletum ermanii calamagrostidosum* — каменноберезняк вейниковый.

Средняя сомкнутость древостоя 0,5–0,6. Высота березы 12–14 м, средний диаметр ствола 24 см. Древостой разновозрастный. Подрост встречается единично. В подлеске средней сомкнутостью 0,2 довольно обычна *Spiraea beauverdiana*, встречаются: *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera chamissoi*, *Lonicera caerulea* ssp. *edulis*.



Травяной ярус сомкнутый (60–80%), в 1-м подъярусе (высотой 100–120 см) обилён *Calamagrostis langsdorffii*, встречаются: *Cirsium camtschaticum*, *Veratrum oxysepalum*, *Trisetum sibiricum*, *Chamerion angustifolium* и др. Во 2-м подъярусе (40–50 см) отмечены: *Carex pallida*, *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др. 3-й подъярус образуют *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Viola biflora* и др. Видовое разнообразие значительно ниже, чем в кустарничково-разнотравных камменноберезняках, и в среднем составляет 23 вида на пробную площадь. Покрытие мохового яруса не превышает 5–10%. Мхи на почве практически отсутствуют, встречаются у оснований стволов и на валеже. Сообщества ассоциации распространены довольно широко. Встречаются на водоразделах в южных, юго-западных, северных и восточных районах полуострова, а также на верхней границе лесного пояса на высотах 300–700 м над уровнем моря. Приурочены к плоским вершинам увалов. В составе ассоциации нами выделено 5 субассоциаций и 2 варианта.

Субасс. ***typicum*** — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации; вар. ***trisetosum sibirici*** — трищетиניים. Сообщества варианта характеризуются высоким покрытием или содоминированием *Trisetum sibiricum*; вар. ***spiraeosum beauverdianae*** — спиреевый. Сообщества варианта характеризуются развитым подлеском из *Spiraea beauverdiana* (покрытие до 20–25%), разреженным травяным ярусом и обедненным видовым составом.

Субасс. ***dryopteridosum*** — камменноберезняк вейниково-папоротниковый. Сомкнутость древостоя 0,7. Высота березы 12–14 м, средний диаметр ствола 24 см (максимальный 40 см). Древостой разновозрастный. Подрост встречается единично. В подлеске сомкнутостью 0,2 преобладают *Lonicera chamissoi* — 10% и *Sorbus sambucifolia* — 10%, встречается *Lonicera caerulea* ssp. *edulis*. Травяной покров густой (80–90%) с выраженными тремя подъярусами: в 1-м подъярусе (высотой 120–150 см) обильны *Calamagrostis langsdorffii* и *Cirsium camtschaticum*, встречаются: *Aruncus dioicus*, *Cacalia camtschatica*, *Veratrum oxysepalum*, *Chamerion angustifolium*. Во 2-м подъярусе (высота 40–50 см) преобладает *Dryopteris expansa* (до 30%), встречаются: *Carex pallida*, *Geranium erianthum* и др. Густой 3-й подъярус образуют: *Maianthemum dilatatum* (до 40%), *Gymnocarpium dryopteris*, *Galium kamtschaticum*, *Viola selkirkii*, *Trientalis europaea*, *Phegopteris connectilis* и др. Видовое разнообразие значительно ниже, чем в сообществах кустарничково-разнотравных камменноберезняков, в среднем составляет 23 вида на пробную площадь. Мхи на почве встречаются редко, у оснований стволов и на валеже отмечены отдельные небольшие синузиды гипновых мхов. Сообщества субассоциации обычно приурочены к верхней границе пояса камменноберезовых лесов (350–700 м), встречаются в переходной полосе между камменноберезняками и сообществами ольхового стланика, с которыми они нередко образуют сочетания. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) на северо-западном побережье Камчатки (устье р. Ича) выделила близкую ассоциацию под названием «Березняк злаково-папоротниковый», с преобладанием в 1-м подъярусе *Trisetum sibiricum*, *Calamagrostis langsdorffii*, во 2-м

подъярусе — *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, в 3-м подъярусе — *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Phegopteris connectilis*. Кроме того, в экологическом ряду приморских березняков ею описана сходная ассоциация под названием «Злаково-папоротниковый приморский березняк», которая отличается от предыдущей присутствием *Lerchenfeldia flexuosa*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Linnaea borealis* и развитием моховых ковров из *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*. По особенностям флористического состава, структуры и экологической приуроченности эта ассоциация является переходной к группе ассоциаций низкотравных каменноберезняков.

Субасс. **rhododendrosom** — каменноберезняк рододендроново-вейниковый. Сообщества субассоциации характеризуются развитым подлеском с преобладанием психрофильного вечнозеленого кустарника *Rhododendron aureum* и участием *Alnus kamtschatica*, *Pinus pumila*, *Spiraea beauverdiana*. В травяном ярусе присутствуют виды-психромезофиты, характерные для субальпийских лугов: *Festuca altaica*, *Carex flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii*, *Solidago spiraeifolia*, *Rubus arcticus*, *Phyllodoce caerulea*. Сообщества субассоциации встречаются довольно редко, приурочены к верхнему пределу распространения каменноберезовых лесов, являются переходными к сообществам группы асс. *Betuleta ermanii fruticosa*. Отмечены на Восточной Камчатке (Кроноцкий заповедник).

Субасс. **saxatilis** — каменноберезняк вейниковый скальный. Сообщества субассоциации отличаются разреженным травяным ярусом (25%), присутствием *Pinus pumila* и группы скальных видов: *Potentilla fragiformis*, *Campanula lasiocarpa*, *Saxifraga merkii*, *Sedum telephium* var. *purpureum*. Сообщества субассоциации встречаются редко, на верхнем пределе распространения каменноберезняков (700 м над ур. моря), приурочены к крутым скалистым склонам. Отмечены в Кроноцком заповеднике.

Субасс. **lysichitosum** — каменноберезняк лизихитоново-вейниковый. Сообщества субассоциации характеризуются наличием в древостое *Alnus hirsuta* (состав древостоя 9Бк1Ол), значительным покрытием *Lysichiton camtschaticense* и *Dryopteris expansa*, развитием мохового яруса (20%), образованного *Pleuroziopsis ruthenica*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium ellipticum* и др. Сообщества субассоциации распространены на Западной Камчатке, встречаются в нижних частях склонов, в местообитаниях с обильным проточным увлажнением. Являются переходными к сообществам ольшаников лизихитоновых — асс. *Alnetum hirsutae lysichitosum* (Нешатаева, Кукуричкин, 2003).

Группа асс. 3. **Betuleta ermanii nanoherbosa** — каменноберезняки низкотравные.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются развитым травяным ярусом из невысоких (10–15 см) трав: *Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum*, *Phegopteris connectilis*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Gymnocarpium dryopteris* с участием *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Moehringia lateriflora*, иногда *Rubus arcticus*, *Galium kamtschaticum*, *Oxalis acetosella*. Виды

группы камчатского крупнотравья отсутствуют. Имеется моховой ярус (до 10–20%), образованный зелеными мхами-мезофитами.

Синтаксономия. Низкотравные каменноберезняки имеют сходный характер с горными каменноберезняками, впервые отмеченными В.Л. Комаровым (1940), в которых также преобладают *Maianthemum dilatatum* и *Chamaepericlymenum suecicum* и практически отсутствуют высокие травы. Аналогичные березняки Л.Н. Тюлина (1936а) наблюдала у верхнего предела леса на северо-западе Камчатки, на склоне сопки Бабушка.

Синэкология. Группа ассоциаций выделена рядом авторов как характерная для верхнего предела пояса каменноберезовых лесов. Низкотравные каменноберезняки встречаются преимущественно на склонах гор, в верхней части пояса каменноберезовых лесов. Высотные пределы распространения каменноберезняков различны в разных частях полуострова и составляют от 500 м над ур. моря на побережьях до 800 м в центральных районах. По данным Л.Н. Тюлиной (1936а), на севере западного побережья Камчатки они встречаются на плакорах и наиболее широко распространены от водораздела рек Сопочная-Саичик до р. Крутогорова. Южнее р. Крутогорова их распространение постепенно уменьшается. Уже близ р. Воровская эти сообщества наблюдаются не часто и не в типично выраженном виде, начиная же с р. Коль и южнее совершенно исчезают на водоразделах, но изредка встречаются на склонах гор, в верхней части лесного пояса. Сообщества низкотравных каменноберезняков характеризуются низкой производительностью древостоев, запас не превышает 100 м<sup>3</sup>/га (Ефремов, 1969).

Асс. 4. *Betuletum ermanii cornoso-maianthemosum* — каменноберезняк дерново-майниковый. Сомкнутость древостоя в среднем 0,5–0,6. Высота различная, в зависимости от высоты над уровнем моря и местоположения. В наиболее благоприятных условиях она достигает 10–12 м. Диаметр также сильно варьирует, в среднем же равен 20–32 см. В подлеске встречаются: *Pinus pumila*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera chamissoi*. Подрост единичный, высотой 1–1,5 м. В травяном покрове, в отличие от предыдущих ассоциаций, наибольшее развитие имеет нижний подъярус. С высоким покрытием встречаются: *Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum* и *Phegopteris connectilis*. Характерными для сообществ этой ассоциации являются также *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium annotinum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, встречаются: *Rubus arcticus*, *Galium boreale*, *Pyrola minor*. 2-й подъярус образован: *Carex microtricha*, *C. pallida*, *Geranium erianthum*, *Solidago spiraeifolia*, *Sanguisorba tenuifolia*. 1-й подъярус разрежен, образован злаками (*Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*) и *Chamerion angustifolium*. Виды группы камчатского крупнотравья отсутствуют. Моховой ярус с покрытием 5–7% (до 10%) образован лесными видами: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium reflexum* и др. Сообщества дерново-майниковых березняков обычно приурочены к хорошо дренированным

участкам, удаленным от крупных речных долин. Типичные их позиции — пологие или средней крутизны склоны к долинам ручьев и рек, часто в верхней части каменисто-березового пояса гор. Сообщества дубово-майниковых каменисто-березняков описаны нами в бассейне р. Левый Кихчик, в предгорьях Срединного хребта и в окрестностях пос. Оссора.

Л.Н. Тюлина (1936а) приводит эту ассоциацию под названием «*кизильниково-майниковый березняк*» как наиболее распространенную в северо-западных районах Камчатки от водораздела рек Сопочная и Саичик до р. Крутогорова. Ею также выделена близкая ассоциация под названием «*приморский кизильниково-майниковый березняк*», описанная на правом берегу Ичинского лимана, которую мы также относим к группе низкотравных каменисто-березняков. С.Ю.Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) указывает на наличие *Chamaepericlymenum suecicum* в покрове горных каменисто-березняков Центральной долины Камчатки лишь у верхнего их предела, где под пологом леса встречается целый ряд арктоальпийских видов. В то же время ни Э. Хультен (Hultsn, 1974), ни Н.В. Павлов (1936) не встречали описанной выше ассоциации в обследованных ими районах Южной и Западной Камчатки. Таким образом, сообщества низкотравных каменисто-березняков следует считать характерными для верхней границы лесного пояса, а также для северных районов Камчатки. Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001) на Западной Камчатке описаны также сообщества кизильниково-майниковых березняков с подлеском из можжевельника и участием *Empetrum nigrum* и вересковых кустарничков.

Группа асс. 4. *Betuleta ermanii fruticosa* — каменисто-березняки кустарниковые (стланиковые).

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются развитым подлеском из крупных субальпийских кустарников и стлаников с преобладанием *Pinus pumila*, *Alnus kamtschatica* или *Sorbus sambucifolia*. Видовой состав сообществ обеднен (по сравнению с группами ассоциаций разнотравных и высокотравных каменисто-березняков) и обусловлен высокой эдификаторной ролью подлеска. По нашему мнению, такие сообщества можно рассматривать как инкубацию (в смысле В.Б. Сочавы, 1930) кустарниковых и стланиковых сообществ под пологом каменистой березы, в которых сохраняются особенности их флористического состава и структуры.

Синтаксономия. Группу ассоциаций под названием «каменисто-березняки с подлеском из субальпийских кустарников (*Betuleta fruticosa*)» выделяют многие авторы, считая ее характерной для верхней части пояса каменисто-березовых лесов. Н.В. Павлов (Павлов, 1936; Павлов, Чижиков, 1937) рассматривает эту группу ассоциаций как комплекс березового леса и субальпийских кустарников и стлаников. Л.Н. Тюлина (1936а), наблюдавшая различные ассоциации, принадлежащие к этой группе, на северо-западе Камчатки в долине р. Сопочная на склоне сопки Бабушка, а также близко к верхнему пределу лесного пояса, отмечает, что березняки с подлеском из *Alnus fruticosa* s.l. располагаются преимущественно по

крутым склонам ложков, имеющих плоский или слегка вогнутый профиль, тогда как березняки с подлеском из *Pinus pumila* занимают более выпуклые сухие участки склонов. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) выделяет в Центральной долине Камчатки группу каменноберезняков кустарниковых под названием «*Betuleta betula ermanii fruticosa*», в подлеске которых в долинах преобладают мезофильные кустарники (*Lonicera chamissoi*, *L. caerulea*, *Rosa amblyotis*, *Sorbus sambucifolia*), а на каменистых склонах — *Juniperus sibirica* и *Pinus pumila*.

Асс. 5. *Betuletum ermanii nanoherboso-pumilae pinosum* — каменноберезняк низкотравно-кедровостланиковый (табл. 11). По флористическому составу и структуре кедровостланиковые каменноберезняки сходны с горными каменноберезовыми лесами Центральной Камчатки, в которых также выражен подлесок из кедрового стланика и отсутствуют высокие травы (Комаров, 1940). Сомкнутость древостоя в среднем 0,4. Высота березы не превышает 8–10 м. Диаметр стволов варьирует от 20 до 40 см. В подлеске (средняя сомкнутость 0,6) преобладает *Pinus pumila* (до 30%), отмечены: *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera chamissoi*, *L. caerulea*. Подрост березы отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 40–80%) хорошо развит 2-й подъярус из *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum* ssp. *pungens*, *Lerchenfeldia flexuosa*, иногда с участием *Rubus arcticus*. 1-й подъярус разрежен, образован *Calamagrostis langsdorffii*, *Cirsium kamtschaticum*, *Chamerion angustifolium*, *Solidago spiraeifolia*, *Saussurea pseudo-tilesii*. Общее флористическое разнообразие сосудистых растений составляет не более 20 видов на пробную площадь. Моховой ярус (покрытием до 5–10%) образован лесными мезофитами: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. majus*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium reflexum*. Каменноберезняки с подлеском из кедрового стланика отмечены в долине р. Начилова, на высотах около 150 м над ур. моря, и в окрестностях пос. Оссора. На западном побережье Камчатки, южнее р. Мухина, березняки с подлеском из кедрового стланика встречаются небольшими участками. Они тянутся узкими прерывистыми полосами по бровкам высоких коренных берегов рек, иногда спускаясь на надпойменные террасы. Приводораздельные березовые колки в районе между р. Мухина и пос. Большерецк обычно окружены густой каймой кедрового стланика, который частично заходит под полог леса (Тюлина, 1936а, 2001). Каменноберезняки с подлеском из кедрового стланика представляют значительный ботанико-географический интерес. Особенности их современного распространения лишь в северной и южной частях западного побережья Камчатки объясняются, по-видимому, не столько современными условиями, сколько историческими причинами (Тюлина, 1936а, 2001).

Асс. 6. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae* — каменноберезняк ольховниковый. Сообщества ассоциации распространены на горных склонах и террасах в зоне контакта каменноберезовых лесов с поясом ольхового стланика. Сомкнутость древесного яруса 0,5, отмечен малочисленный подрост каменной березы.

Таблица 11

Геоботаническая характеристика сообществ каменноберезняков  
кедровостланиковых

Ярусы, виды	Асс. <i>Betuletum ermanii pumilae-pinosum</i>								С
Номера описаний	12с	105	744	581	2340	749	218	654	
Высота над уровнем моря, м	660	250	250	350	322	350	700	150	
Экспозиция склона			В		Ю		ССВ		
Крутизна склона, градусы	0	0	25	0	25	0	15	0	
<b>Древесный ярус, сомкнутость</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,4</b>	<b>0,6</b>	
<i>Betula ermanii</i> , число экз./га	1375	250	225	425	175	650	525	900	V
<b>Кустарниковый ярус, сомкнутость</b>	<b>0,6</b>	<b>0,5</b>	<b>0,6</b>	<b>0,8</b>	<b>0,6</b>	<b>0,8</b>	<b>0,6</b>	<b>0,5</b>	
<i>Pinus pumila</i>	5	4	5	6	5	6	4	4	V
<i>Spiraea beauverdiana</i>	3	+	1	2			3	1	IV
<i>Lonicera caerulea</i>	1	1	2	1				1	IV
<i>Sorbus sambucifolia</i>	1	3					1	2	III
<i>Rosa amblyotis</i>	1		1		1	2			III
<i>Lonicera chamissoi</i>					1	2		2	II
<i>Alnus kamtschatica</i>						3	3		II
<i>Juniperus sibirica</i>			1	1	+				II
<i>Salix arctica</i>				1			1		II
<i>Rhododendron aureum</i>					+		1		I
<b>Травяно-кустарниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>40</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>45</b>	<b>45</b>	<b>20</b>	<b>80</b>	
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>	3	3	2	2	2	3	2		IV
<i>Trientalis europaea</i>	3		1		1	2	2	1	IV
<i>Maianthemum dilatatum</i>			1		2	3	1	4	III
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>			1	1	+	1			III
<i>Cirsium kamtschaticum</i>		3	2			+		1	III
<i>Chamerion angustifolium</i>		1			3	3		1	III
<i>Solidago spiraeifolia</i>		+	1			1		1	III
<i>Rubus arcticus</i>			2		1	2	1		III
<i>Lycopodium annotinum</i>					+	+	1	1	III
<i>Artemisia opulenta</i>		+				1			II
<i>Vaccinium uliginosum</i>			5	5			1		II
<i>Empetrum sibiricum</i>			3	3					II
<i>Festuca altaica</i>	2			1				1	II
<i>Geranium erianthum</i>		+	1			1			II
<i>Trisetum sibiricum</i>						1		2	II
<i>Thalictrum minus</i>				1		1			II
<i>Pedicularis resupinata</i>				1		+			II
<i>Galium boreale</i>			1	1		1			II
<i>Equisetum hyemale</i>				+	1				II
<i>Iris setosa</i>				1		1			II

## Окончание таблицы 11

Ярусы, виды	Асс. <i>Betuletum ermanii pumilae-pinosum</i>								С
	12с	105	744	581	2340	749	218	654	
<i>Poa platyantha</i>			+			1			II
<i>Carex pallida</i>			+		2	2			II
<i>Lycopodium clavatum</i>					1		2		II
<i>Bistorta vivipara</i>			1				1		II
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	3							2	II
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>				1				3	II
<i>Luzula rufescens</i> var. <i>macrocarpa</i>	1							1	II
<i>Moehringia lateriflora</i>					+				I
<i>Aruncus dioicus</i>						1			I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		4							I
<i>Aconitum maximum</i>		+							I
<i>Viola selkirkii</i>								+	I
<i>Pteridium aquilinum</i>	3								I
<i>Melica nutans</i>	2								I
<i>Senecio cannabifolius</i>		+							I
<i>Ledum decumbens</i>				2					I
<i>Antennaria dioica</i>			+						I
<i>Carex flavocuspis</i> ssp. <i>krascheninnikovii</i>							1		I
<i>Vaccinium praestans</i>								2	I
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	+	+	+	+	+	+	5	10	
<i>Pleurozium schreberi</i>			+	+		+	1	1	IV
<i>Brachythecium reflexum</i>	+	+		+	+		+	+	IV
<i>Dicranum scoparium</i>		+	+		+		1		III
<i>Sanionia uncinata</i>	+			+	+			+	III
<i>Dicranum majus</i>			+				+	1	II
<i>D. fuscescens</i>		+			+			1	II
<i>D. fragilifolium</i>	+					+		1	II
<i>Polytrichum commune</i>				+			+	+	II
<i>P. juniperinum</i>								+	I
<i>Hylocomium splendens</i>								+	I
<i>Climacium dendroides</i>				+					I
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>								1	I
<i>Plagiothecium denticulatum</i>								+	I
<i>P. laetum</i>								+	I
<i>Oncophorus crispifolius</i>								+	I

Подлесок сомкнутый (покрытие 40–80%), преобладает ольховник (40–60%), встречаются: *Sorbus sambucifolia*, иногда *Spiraea beauverdiana*. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 35–60%) образован видами, характерными для субальпий-

ских сообществ ольхового стланика. Встречаются: *Calamagrostis langsdorffii*, *Cirsium kamschaticum*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Viola selkirkii*, *Solidago spiraeifolia* и др. Флористическое разнообразие фитоценозов невелико и не превышает 15–16 видов сосудистых растений. Отсутствуют виды камчатского крупнотравья, луговые мезофиты представлены единично. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, у оснований стволов отмечены: *Brachythecium reflexum*, *Dicranum scoparium* (табл. 12). Сообщества ассоциации обычно приурочены к модергумусным слоисто-охристым почвам. Встречаются на северо-западе Камчатки (Тюлина, 1936а), а также в Кроноцком заповеднике на высотах 500–700 м над ур. моря, на верхней границе пояса каменноберезняков (Балмасова, 1994). Сообщества ассоциации отмечены также в Южно-Камчатском заказнике, где они встречаются на склонах дола вулкана Ильинский, в окрестностях Курильского озера, в верхнем течении р. Озерная (Нешатаева, 2002а).

Асс. 7. *Betuletum ermanii sorbosum sambucifoliae* — каменноберезняк рябиновый (табл. 13). Сообщества ассоциации характеризуются хорошо развитым подлеском из мезофильных кустарников (покрытие 50–70%) с преобладанием *Sorbus sambucifolia*, кедровый стланик отсутствует. Средняя сомкнутость древесного яруса 0,6–0,7. В подлеске единично встречаются: *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea* и *L. chamissoi*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (покрытие 60–70%), с высоким обилием встречаются: *Calamagrostis langsdorffii*, *Maianthemum dilatatum*, *Cirsium kamschaticum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, константны: *Geranium erianthum*, *Artemisia opulenta*, *Allium ochotense*, *Dryopteris expansa*, *Phegopteris connectilis*, *Viola biflora*, *Chamerion angustifolium* и др. Моховой ярус крайне разрежен. Сообщества ассоциации описаны в Кроноцком заповеднике (Балмасова, 1994) на высотах до 200 м над ур. моря, в долинах горных рек и ручьев, и на Южной Камчатке в бассейне р. Озерная и окрестностях Курильского озера (Нешатаева, 2002а).

Группа асс. 5. *Betuleta ermanii fruticulosa* — каменноберезняки кустарничковые.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются разреженным древесным ярусом, участием в подлеске *Salix arctica*, *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, присутствием в травяно-кустарничковом ярусе кустарничков (*Empetrum sibiricum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*) и мезопсихрофильных трав (*Artemisia arctica*, *Carex koraginensis*, *Festuca altaica*, *Bistorta vivipara*, *Hedysarum hedysaroides*). Разлит мохово-лишайниковый ярус (10–30%), образованный мезофильными мхами и кустистыми лишайниками.

Синтаксономия. Группа асс. *Betuleta ermanii fruticulosa* впервые выделена М.А. Балмасовой (1994) в Кроноцком заповеднике.

Асс. 8. *Betuletum ermanii empetroso-vaccinosum* — каменноберезняк шикшево-голубичный (табл. 14). Сомкнутость древостоя 0,1–0,3. Средняя высота березы 7 м, диаметр ствола 10–20 см. В подлеске отмечены: *Pinus pumila*, *Spiraea*



Таблица 12

Геоботаническая характеристика сообществ ольховниковых камменноберезняков:  
асс. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae*

Ярусы, виды	Номера описаний									С
	1590	222	1776	144	2162	140	241	808	807	
Высота над уровнем моря, м	495	700	676	650	501	715	700	330	350	
Экспозиция склона	Ю	ЮВ	ЮЗ	С	С	С	ЮВ	Ю	Ю	
Крутизна склона, градусы	10	20	25	40	15	5	15	5	10	
<b>Древесный ярус, сомкнутость</b>	<b>0,3</b>	<b>0,5</b>	<b>0,3</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,7</b>	
<i>Betula ermanii</i> , число экз./га	325	750	175	550	475	900	350	325	350	V
<b>Кустарниковый ярус, сомкнутость</b>	<b>0,4</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	<b>0,4</b>	<b>0,6</b>	<b>0,4</b>	<b>0,5</b>	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	
<i>Sorbus sambucifolia</i>	3	2				1	1	3	3	III
<i>Spiraea beauverdiana</i>	3	3	1		+	2	3		1	IV
<i>Lonicera caerulea</i>		2								I
<i>Alnus kamtschatica</i>	+	4	5	4	5	3	4	5	5	V
<i>Pinus pumila</i>	+	1			1		1			II
<i>Rhododendron aureum</i>						1			3	II
<i>Salix arctica</i>						2				I
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>60</b>	<b>40</b>	
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>	2	3	4	3	1	3	3	3	3	V
<i>Maianthemum dilatatum</i>	2	2	1	3	1	1	2	2	2	V
<i>Trientalis europaea</i>	2	1	1	2	+	1	1	1	1	V
<i>Geranium erianthum</i>		+		1				1		II
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>		3				2	2			II
<i>Phegopteris connectilis</i>	1			3		2			1	II
<i>Dryopteris expansa</i>	2			2		1		+		II
<i>Cirsium kamtschaticum</i>				1				3	1	II
<i>Artemisia opulenta</i>		+		1						II
<i>Viola biflora</i>						1		1		II
<i>Moehringia lateriflora</i>	+									I
<i>Chamerion angustifolium</i>		+			1					II
<i>Solidago spiraeifolia</i>		1		2				1	1	III
<i>Lycopodium annotinum</i>									1	I
<i>Trisetum sibiricum</i>				+						I
<i>Aruncus dioicus</i>				+	+					II
<i>Pedicularis resupinata</i>					1					I
<i>Athyrium filix-femina</i>								+	+	II
<i>Senecio cannabifolius</i>	+									I
<i>Equisetum hyemale</i>	1									I
<i>Veratrum oxysepalum</i>				1					+	II
<i>Poa platyantha</i>	+	2			+					I

Окончание таблицы 12

Ярусы, виды	Номера описаний									С
	1590	222	1776	144	2162	140	241	808	807	
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>					1					I
<i>Luzula rufescens</i> var. <i>macrocarpa</i>					+					I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+			1	+					II
<i>Cacalia kamschatica</i>								1		I
<i>Galium kamschaticum</i>								1		I
<i>Viola selkirkii</i>						1		+	+	II
<i>Antennaria dioica</i>					1					I
<i>Carex flavocuspis</i> ssp. <i>krascheninnikovii</i>						1	1			II
<i>Pyrola minor</i>				+						I
<i>Streptopus amplexifolius</i>					2				+	I
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	+	+	+	+	+	<b>5</b>	+	+	+	
<i>Pleurozium schreberi</i>	+	+	+		+	1				III
<i>Dicranum scoparium</i>	+		+		+	1	+		+	IV
<i>D. majus</i>						+				I
<i>Sanionia uncinata</i>	+	+		+		+	+	+	+	IV
<i>Brachythecium reflexum</i>								+	+	II
<i>Dicranum fuscescens</i>						+				I
<i>Polytrichum commune</i>						+				I
<i>P. juniperinum</i>						+				I

Примечание. Единично встречены: *Listera cordata* — 807 (+); *Linnaea borealis* — 2162 (+); *Rubus sachalinensis* — 1776 (+).

*beauverdiana*, *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*, *Salix arctica*. Травяно-кустарничковый ярус (60–80%) характеризуется неравномерным сложением: под кронами берез преобладают луговые мезофиты (*Geranium erianthum*, *Saussurea pseudotilesii*, *Solidago spiraeifolia*, *Chamerion angustifolium*, *Poa platyantha* и др.), а в межкрупных осветленных прогалинах — тундровые кустарнички и травы: *Empetrum sibiricum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Bistorta vivipara*, *Festuca altaica* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие до 30–50%) преобладают мезофильные зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*), встречаются кустистые лишайники: *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata* и др.

Сообщества ассоциации встречаются на побережьях и на верхнем пределе распространения каменноберезняков, в зоне контакта с сообществами приморских или горных тундр. Приурочены к хорошо дренированным, выровненным участкам. По особенностям фитоценотической структуры они представляют собой аналог притундровых березовых редколесий Восточной Сибири. Л.Н. Тюлина отме-

Таблица 13

Геоботаническая характеристика сообществ рябиновых камменноберезняков

Ярус, виды	Асс. <i>Betuletum ermanii sorbosum sambucifoliae</i>								С
	947	1106	1133	101	472	479	148	1590	
Номера описаний	947	1106	1133	101	472	479	148	1590	
Высота над уровнем моря, м	206	75	170	245	260	200	525	495	
Экспозиция склона	ровно	Ю	В	ЮЗ	ЮЗ	ровно	ЮВ	Ю	
Крутизна склона, градусы	0	3	5	5	10	0	30	10	
<b>Древесный ярус, сомкнутость</b>	<b>0,2</b>	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	<b>0,4</b>	<b>0,7</b>	<b>0,6</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	
<i>Betula ermanii</i> , число экз./га	375	225	925	275	250	350	150	325	V
<b>Кустарниковый ярус, сомкнутость</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	
<i>Sorbus sambucifolia</i>	5	4	5	4	3	4	5	3	V
<i>Spiraea beauverdiana</i>	1					1	2	3	III
<i>Lonicera caerulea</i>		2	1		1	2			III
<i>L. chamissoi</i>		2	1		3	2			III
<i>Rosa amblyotis</i>		1	1			1			III
<i>Alnus kamtschatica</i>	2							+	II
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>75</b>	<b>75</b>	<b>40</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>40</b>	
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>	3	3	2	2	2	2	3	2	V
<i>Maianthemum dilatatum</i>	2	2	1	3	3	3	2	2	V
<i>Trientalis europaea</i>	2	1	1	+	1	1	1	2	V
<i>Geranium erianthum</i>	2	2	1	+	2				IV
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	2	2	1	1			2		IV
<i>Phegopteris connectilis</i>	1	2		2	2	1	2	1	V
<i>Dryopteris expansa</i>				2	1	4	2	2	IV
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	2		2	1	1	+	1		IV
<i>Artemisia opulenta</i>		3	1	+	1		1		IV
<i>Viola biflora</i>	+	+	1	+	+		+		IV
<i>Allium ochotense</i>		2	1	2		+	2		IV
<i>Moehringia lateriflora</i>	1	+	+	+		+		+	IV
<i>Chamerion angustifolium</i>	2		2		+	1			III
<i>Solidago spiraeifolia</i>		2	1	1	2				III
<i>Rubus arcticus</i>			1			+			II
<i>Lycopodium annotinum</i>					1	1			II
<i>Trisetum sibiricum</i>			2	+	1	1			III
<i>Thalictrum minus</i>	2	2	2		+				III
<i>Aruncus dioicus</i>			1		2	1	2		III
<i>Pedicularis resupinata</i>	+	1		+	+				III
<i>Athyrium filix-femina</i>		1	1	1		+			III
<i>Senecio cannabifolius</i>	1				+		1	+	III
<i>Galium boreale</i>		1	+						II
<i>Carex koraginensis</i>			2		1				II

Окончание таблицы 13

Ярусы, виды	Асс. <i>Betuletum ermanii sorbosum sambucifoliae</i>								С
	947	1106	1133	101	472	479	148	1590	
<i>Equisetum hyemale</i>						+		1	II
<i>Veratrum oxysepalum</i>	1								I
<i>Iris setosa</i>			1						I
<i>Poa platyantha</i>			1	+				+	II
<i>Carex pallida</i>						2			I
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>			1			+			II
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>						+			I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>			1				1	+	II
<i>Aconitum maximum</i>					+				I
<i>Cacalia kamschatica</i>					+				I
<i>Galium kamschaticum</i>				3	+	+			II
<i>Viola selkirkii</i>				2	+				II
<i>Carex flavocuspis</i> ssp. <i>krascheninnikovii</i>				+					I
<i>Pyrola minor</i>			1						I
<i>Stellaria fenzlii</i>				2					I
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	+	+	+	+	<b>5</b>	<b>1</b>	+	+	
<i>Sanionia uncinata</i>	+	+	+		1	+		+	V
<i>Pleurozium schreberi</i>	+	+		+	+	1		+	IV
<i>Dicranum majus</i>	+	+	+	+	1	+			IV
<i>Brachythecium reflexum</i>				+	1	+			II
<i>Dicranum fragilifolium</i>					1	+			II
<i>D. scoparium</i>					+			+	II
<i>D. bonjeanii</i>					+				I
<i>Polytrichum commune</i>						+			I
<i>Brachythecium salebrosum</i>					+	+			II
<i>Hylocomium splendens</i>					1	+			II
<i>Climacium dendroides</i>						+			I
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>					1	+			II
<i>Plagiothecium denticulatum</i>					1				I
<i>P. laetum</i>					+				I
<i>Oncophorus crispifolius</i>					+				I

чала сообщества кустарничковых редкостойных каменноберезняков на Западной Камчатке, по краю приморских шикшовников — кустарничковых тундроидов (Тюлина, 1936а, 2001). По особенностям флористического состава и структуры сообществ в пределах ассоциации мы выделяем две субассоциации и два варианта.

Субасс. *typicum* — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Таблица 14  
 Геоботаническая характеристика сообществ кустарничковых каменноберезняков: группа асс. *Betuleta ermanii fruticososa*

Ярусы, виды	Асс. <i>Betuletum ermanii empetroso-vaccinosum</i>														С
	Субасс. <i>typicum</i>							Субасс. <i>salicosum</i>							
	2336	462	20	743	1559	14к	35	124	2312	572	573	2325	122		
Номера описаний	530	400	15	50	15	660	50	640	542	20	20	530	610		
Высота над уровнем моря, м	В							ЮВ		В	СВ				
Экспозиция склона	3	0	0	0	0	0	0	10	0	0	3	2	0		
Крутизна склона, градусы	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,6</b>	<b>0,5</b>		
Древесный ярус, сомкнутость	225	250	225	575	250	860	250	230	200	870	970	300	250		
<i>Betula ermanii</i> , число экз./га	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,3</b>	<b>0,1</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	<b>0,4</b>	<b>0,5</b>		
Кустарничковый ярус, сомкнутость	2	3	2					4	4	5	6	2	+		
<i>Salix arctica</i>								+		1		4	3		
<i>Rhododendron aureum</i>						3			1			+	1		
<i>Pinus pumila</i>			2	+	1	1							2		
<i>Spiraea beauverdana</i>			2	2		1		1		2	1	+	2		
<i>Rosa ambyotis</i>			1	1					+			+			
<i>Lonicera caerulea</i>		1	1	3	1		1		1	1		+			
<i>Juniperus sibirica</i>	2	2	1	1	1				3			+			
<i>Betula exilis</i>		3	1	1											
<i>Alnus kamischatica</i>			1	1									2		
<i>Salix glauca</i>	1		1						1	2	+	1			
<i>Sorbus sambucifolia</i>			2			2	1	+				+			
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %	80	90	80	75	70	60	60	50	40	40	40	60	50		
<i>Geranium erianthum</i>	2	1	2	1	+	+	2	2	1	2	2	1	2		
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	2		3	3	1	2	2	2	1	2	2	1	2		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	4	4	4	4	4	4	3			+	1				
<i>Empetrum nigrum</i>	4	4	3	1	4	+	3			+	3				
<i>Festuca altaica</i>	1	1	1	1	1	2	1		+	+		+			
<i>Maianthemum dilatatum</i>		2	3	3		4	3		+	+		1	1		



Окончание таблицы 14

Ярусы, виды	Асс. <i>Vetuletum ермані епретросо-кассипосум</i>												С	
	Субасс. <i>tyricum</i>						Субасс. <i>salicosum arcticae</i>							
	2336	462	20	743	1559	14к	35	124	2312	572	573	2325		122
Номера описаний														
<i>Galium boreale</i>		1		1										
<i>Linnaea borealis</i>	+								+	1		1		
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>														
<i>Rhododendron camtschaticum</i>						3								
<i>Anaphalis margaritacea</i>						+								
<i>Pedicularis resupinata</i>		1												
<i>Thalictrum minus</i>		2		2										
<i>Lathyrus pilosus</i>				1	+									
<i>Fritillaria camtschaticensis</i>				1										1
<i>Viola biflora</i>							+							1
<i>V. selkirkii</i>							+							1
<i>Carex flavocuspis</i> ssp. <i>krascheninnikovii</i>														3
<b>Мохово-пшицайниковый ярус, %</b>	<b>15</b>	<b>30</b>	<b>&lt;5</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>&lt;5</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>20</b>	<b>5</b>	<b>&lt;5</b>	
<i>Pleurozium schreberi</i>	+	3	1	3	2	1	1	+	1	1	3	+		V
<i>Dicranum scorarium</i>	1	1		4	1	1		+	1	1	2	2		V
<i>Polytrichum commune</i>	1		1	2	1	1	1	+	2	2	2	1	1	V
<i>P. juniperinum</i>			+			+							1	II
<i>Sanionia uncinata</i>	+		+			+	+						+	II
<i>Cladina arbuscula</i>	3	1	1	4	1	1					1			IV
<i>C. rangiferina</i>	1	1	1	3	3	1					2			IV
<i>Cetraria laevigata</i>	1		+	+					+		+			III
<i>Cladonia</i> sp.	+	1			1	+				+	1	+		IV
<i>Peltigera aphthosa</i>					1				+			+		I

Примечание. Единично встречены: *Cirsium kamtschaticum* — 124 (1), *Antennaria dioica* — 2336 (+), *Leymus villosissimus* — 462 (+), *Lycopodium annotinum* — 14к (2), *Oxytropis revoluta* — 1559 (1), *Sanguisorba officinalis* — 1559 (+), *Clematis fusca* — 743 (+), *Hieracium umbellatum* — 743 (+), *Stereocaulon paschale* — 573 (2), *Artemisia opulenta* — 31 (2), *Phyllodoce caerulea* — 122 (2), *Brachythecium reflexum* — 2312 (1).

Субасс. *salicosum arcticae* — каменноберезняк ивковый. Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в кустарниковом ярусе невысокого (не более 1 м), часто расprostертого кустарника *Salix arctica*, более бедным видовым составом сосудистых (15–16 видов), выпадением из группы тундровых видов (*Arctous alpina*, *Bistorta vivipara*, *Vaccinium minus*, *Ledum decumbens*). Сообщества ивковых каменноберезняков встречаются на Восточной Камчатке на высотах 400–650 м на границе с горными тундрами или на высотах около 20 м на границе с приморскими тундрами. М.А. Балмасова (1994) относит ивковые каменноберезняки к особой асс. *Betuletum ermanii salicosum* (с участием *Salix arctica*, *S. glauca*, *S. pulchra*) и включает их в группу асс. *Betuleta ermanii fruticosa*.

Вар. *typicum* — диагностические признаки варианта соответствуют признакам субассоциации.

Вар. *rhododendrosom* — сообщества отличаются сомкнутым подлеском (0,5–0,6) с преобладанием *Rhododendron aureum* и участием *Pinus pumila* и *Salix arctica*. Лишайники встречаются единично.

### Особенности ценотической структуры старовозрастных каменноберезняков

Для коренных старовозрастных каменноберезовых лесов Камчатки характерен абсолютно разновозрастный древостой. Средний возраст каменной березы достигает 200–250 лет, отмечены отдельные старые деревья 300–350 лет. Сомкнутость крон значительно варьирует — от 0,3 до 0,9 (средняя сомкнутость 0,5), в образовавшихся после выпадения старых берез «окнах» произрастают деревья около 100–150 лет. Средняя высота берез 12 м, максимальная 14 м. Средний диаметр стволов составляет 28 см, максимальный 67 см. Количество деревьев на пробной площади в среднем 14 экз., что составляет около 350 экз./га. Наши данные подтверждают выводы В.Г. Туркова и В.А. Шамшина (1963а) о том, что нарушенные каменноберезовые древостои обычно образованы довольно небольшим количеством деревьев: около 250–350 стволов на 1 га, максимальное количество стволов до 500 экз./га. Из других древесных пород в каменноберезовых сообществах иногда единично встречается ива (*Salix caprea* ssp. *hultenii*), высота которой не превышает 7 м, диаметр 11–12 см.

Возобновление древостоя в старовозрастных каменноберезняках, как правило, довольно незначительное. Подрост представлен немногочисленными одиночными экземплярами, реже небольшими группами в «окнах». Обычно подрост и возобновление приурочены к валежу. Препятствием для успешного возобновления березы является густой травостой. Однако для постепенного обновления древостоя в ходе его естественного распада достаточно небольшого количества благонадежного подроста (около 250–500 экз./га), поэтому большинство старовозрастных каменноберезняков все же обеспечены достаточным возобновлением. По данным В.Г. Туркова и В.А. Шамшина (1963а), исключения составляют сообще-



ства высокотравных каменноберезняков, где доля подроста составляет всего 20–37% от общего количества взрослых берез, что является недостаточным для постепенного пополнения древостоя. Подрост может существовать под пологом материнского древостоя до возраста 50–60 лет, при этом его рост идет крайне медленно. При распаде верхнего полога древостоя прирост подроста значительно улучшается.

Подлесок со средней сомкнутостью 0,1–0,2 обычно образован рябиной (*Sorbus sambucifolia*), жимолостью (*Lonicera caerulea* ssp. *edulis*, *L. chamissoi*) и шиповником (*Rosa amblyotis*), реже спиреей (*Spiraea beauverdiana*) и волчьим лыком (*Daphne kamtschatica*). Всего в составе подлеска кустарниково-разнотравных каменноберезняков отмечено 7 видов кустарников. В низкотравных каменноберезняках в подлеске часто встречается кедровый стланик. В сообществах высокотравных каменноберезняков подлесок зачастую отсутствует либо очень разрежен, его сомкнутость не превышает 0,1. В низкотравно-кедровостланиковых каменноберезняках, наоборот, подлесок довольно густой, его сомкнутость достигает 0,5.

Травяно-кустарниковый ярус сомкнут, его общее проективное покрытие обычно составляет 80–90%. Как правило, выражены два или три подъяруса. В кустарниково-разнотравных каменноберезняках хорошо различаются три подъяруса. В 1-м подъярусе (высотой 100–130 см) преобладают: *Angelica ursina*, *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Aconitum maximum*, *Cirsium camtschaticum* и другие представители группы камчатского высокотравья. Во 2-м подъярусе (50–70 см) встречаются: *Cimicifuga simplex*, *Aruncus dioicus*, *Thalictrum minus*, *Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Dryopteris expansa*, *Pedicularis resupinata* и другие виды лугового мезофильного разнотравья. В 3-м подъярусе (20 см) обычны: *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Moehringia lateriflora*, *Galium kamtschaticum*, *Viola selkirkii*, *V. biflora* и др.

Всего в составе травяно-кустарникового яруса старовозрастных каменноберезняков отмечено 69 видов трав и 1 кустарничек. На пробной площади насчитывается до 47 видов сосудистых растений. Необходимо отметить, что значительное участие в сложении подлеска и травяного яруса кустарниково-разнотравных каменноберезняков принимают неморальные виды (около 40%). На это обращали внимание еще Н.В. Павлов (1936), В.Л. Комаров (1940) и Н.Е. Кабанов (1972), которые связывали эту особенность с древностью формации *Betuleta ermanii*, ведущей свое происхождение от доплейстоценовых горных каменноберезовых лесов.

В результате проведенных исследований в старовозрастных каменноберезовых лесах Юго-Западной Камчатки на 10 пробных площадях нами отмечено 69 видов и 1 разновидность листостебельных и печеночных мхов (табл. 15). С наибольшим постоянством (константность V) встречаются: *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*, *Hypnum pallescens*, обнаруженные практически на всех пробных площадях. Константны (класс IV): *Brachythecium starkei*, *Dicranum fragili-*

*folium*, *D. fuscescens*, *Orthodicranum montanum*. Часто встречаются также (класс III): *Brachythecium salebrosum*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum majus*, *Hypnum plicatulum*, *Orthotrichum sordidum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisia subcircinata*, *Ulota drummondii* (Нешатаева и др., 2002, 2003а). В высокотравных, кустарниковых и кустарниково-разнотравных каменноберезовых лесах сомкнутый травяной ярус препятствует развитию мохообразных, поэтому моховой ярус крайне разрежен (покрытие до 1%). На почве и опаде единично отмечены: *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*, *B. starkei*, *Dicranum majus*, *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium medium*. Лишь в сообществах низкотравных и кедровостланиковых каменноберезняков, где проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса не превышает 80%, моховой ярус становится ценотически значимым и достигает покрытия 10%. В таких сообществах на почве наиболее обильны: *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Pleuroziopsis ruthenica*. В основном мхи в каменноберезняках произрастают на валеже, пнях, при основании стволов и в их прикорлевой части. На приствольных повышениях и в прикорлевой части стволов формируется характерный комплекс мохообразных, наиболее обильны: *Sanionia uncinata*, *Dicranum fragilifolium*, *D. fuscescens*, *Brachythecium reflexum*. Константны, но менее обильны: *Ptilidium pulcherrimum*, *Hypnum pallescens*, *H. plicatulum*, *Dicranum majus*, *Orthodicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Brachythecium starkei*. Старовозрастные каменноберезняки характеризуются богатой эпифитной бриофлорой. Отслаивающаяся кора старых берез с обилием трещин и микрониш, где скапливаются влага и органический субстрат, способствует поселению и развитию мохообразных. В нижней части стволов берез (на высоте до 1–1,5 м) встречаются: *Orthodicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Hypnum pallescens*, *Brachythecium reflexum*, суммарное покрытие которых достигает 50–70%, выше по стволу покрытие резко уменьшается и на высоте 2–3 м не превышает 5–15%. На стволах старых берез в расщелинах коры отмечены: *Orthotrichum sordidum*, *Pylaisia subcircinata*, *Ulota drummondii*, *U. crispa*, *Platygium repens*, *Frullania bolanderi*. На валеже наиболее обильны: *Sanionia uncinata*, *Brachythecium reflexum*, *B. starkei*, *B. salebrosum*, *Dicranum fragilifolium*. Характерным, но не обильным видом на гнилой древесине является *Ceratodon purpureus* (Нешатаева и др., 2002, 2003а).

Всего в старовозрастных каменноберезняках Юго-Западной Камчатки на 10 пробных площадях нами обнаружен 151 вид лишайников и калициоидных грибов. На одной пробной площади отмечено от 31 до 78 видов лишайников. Среди них к числу видов, характерных для старовозрастных лесов, относятся: *Chaenotheca phaeocephala*, *Chaenothecopsis nana*, *Sclerophora coniophaea* и *Sphinctrina turbinata*. На стволах, ветвях и валеже берез, в условиях повышенного затенения и влажности, на основаниях стволов, на чешуях коры и в углублениях ее поверхности отмечены калициоидные лишайники и грибы: *Chaenotheca furfuracea*, *C. phaeocephala*, *Chaenothecopsis nana*, *Sclerophora coniophaea*, а также паразитирующий на слоевищах лишайников из рода *Pertusaria* калициоидный гриб

Таблица 15

Характеристика мохового яруса коренных старовозрастных каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки

Виды	Номера пробных площадей										
	646	644	638	653	476	650	648	651	643	654	С
<b>Моховой ярус, покрытие, %</b>	+	+	+	<b>1</b>	<b>1</b>	+	< <b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	
<i>Brachythecium reflexum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V
<i>Hypnum pallescens</i>	+	+		+	+	+	+	+	+	+	V
<i>Dicranum fuscescens</i>	+	+			+		+	+		1	IV
<i>Brachythecium starkei</i>	+	+	+	+	+	+			+	+	IV
<i>Sanionia uncinata</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>Dicranum fragilifolium</i>	+	+	+	+		+	+				III
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	+	+	+	+		+	+				III
<i>Orthodicranum montanum</i>	+	+	+	+			+	+			III
<i>Pylaisiella</i> sp.	+	+	+	+	+		+				III
<i>Hypnum plicatum</i>	+	+		+	+		+			+	III
<i>Ulota drummondii</i>	+	+		+	+		+				III
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+	+	+						III
<i>Orthotrichum sordidum</i>			+	+	+		+		+		III
<i>Dicranum majus</i>				+	+	+		+	+	1	III
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	+	+							+		II
<i>Rigodiadelphus robustus</i>	+	+								+	II
<i>Pohlia nutans</i>	+	+			+						II
<i>Platygyrium repens</i>	+	+		+	+						II
<i>Callicladium haldanianum</i>	+	+		+							II
<i>Ulota crispa</i>	+	+		+	+						II
<i>Brachythecium salebrosum</i>			+	+	+				+		II
<i>Lophozia longidens</i>			+	+		+	+				II
<i>Rhodobryum roseum</i>				+	+			+			II
<i>Plagiothecium laetum</i>				+	+	+					II
<i>Lophozia ascendens</i>			+				+			+	II
<i>Dicranum scoparium</i>										+	I
<i>Hylocomium splendens</i>										+	I
<i>Polytrichastrum alpinum</i>										+	I
<i>Plagiomnium acutum</i>				+							I
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>				+	+						I
<i>Pleurozium schreberi</i>				+						3	I
<i>Ptilidium ciliare</i>						+			+		I
<i>P. californicum</i>										+	I
<i>Climacium dendroides</i>				+	+						I
<i>Orthodicranum hamulosum</i>				+							I
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>			+				+				I
<i>Polytrichum juniperinum</i>				+						+	I

Окончание таблицы 15

Виды	Номера пробных площадей										
	646	644	638	653	476	650	648	651	643	654	С
<i>Plagiomnium ellipticum</i>				+	+						I
<i>P. cuspidatum</i>							+				I
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>								+		3	I
<i>Rhizomnium nudum</i>	+	+									I
<i>R. magnifolium</i>										+	I
<i>Dicranum bonjeanii</i>							+		+		I
<i>Brachythecium rotheanum</i>					+	+					I
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>							+				I
<i>Plagiothecium nemorale</i>						+					I
<i>P. euryphyllum</i>											I
<i>Pleuroziopsis ruthenica</i>										1	I
<i>Pogonatum japonicum</i>										+	I
<i>Plagiomnium medium</i>								+			I
<i>Campyllum sommerfeltii</i>				+							I
<i>C. hispidulum</i>						+			+		I
<i>Chiloscyphus profundus</i>	+	+									I
<i>C. minor</i>				+							I
<i>Frullania bolanderi</i>			+				+				I
<i>Lophozia ventricola</i> s.l.							+				I
<i>L. longiflora</i>										+	I
<i>Leptobryum pyriforme</i>					+						I
<i>Bryum laevifolium</i>				+							I
<i>Tetraphis pellucida</i>					+						I
<i>Barbilophozia attenuata</i>						+	+				I
<i>B. barbata</i>							+				I
<i>B. lycopodioides</i>										+	I
<i>Cephalozia bicuspidata</i>										+	I

*Sphinctrina turbinata*. На коре берез наиболее обычными являются: *Lecanora symmicta*, *Parmelia squarrosa*, *P. sulcata*, *Bryoria simplicior*, *Cladonia ochrochlora*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *Vulpicida pinastri*, обнаруженные на всех пробных площадях. Также отмечены: *Lobaria scrobiculata*, *Mycoblastus alpinus* и др. Молодые стволы и ветви берез являются местообитанием для таких пионерных нелихенизированных грибов, как *Arthopyrenia punctiformis* и *Phaeocalicium betulinum*. На замшелом березовом валеже встречаются виды родов *Cladina*, *Cladonia*, *Leptogium*, *Nephroma*, *Peltigera* и *Lobaria scrobiculata* (Нешатаева и др., 2002, 2003а).

Сообществам старовозрастных каменноберезняков свойственна хорошо выраженная парцеллярная структура, связанная с различным световым режимом под

кронами берез и в межкروновых пространствах. Обычно выражены три парцеллы, заметно отличающиеся по видовому составу и эколого-ценотическим характеристикам: приствольная, подкروновая и межкروновая. В приствольных, наиболее затененных участках травостой разрежен, преобладают теневыносливые виды таежного низкотравья (*Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Galium kamtschaticum*, *Moehringia lateriflora*), осоки (*Carex pallida*, *C. falcata*), отмечен вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*). Близ стволов берез и на приствольных повышениях встречается жимолость съедобная (*Lonicera caerulea* ssp. *edulis*). Под кронами берез обычны кустарники (*Lonicera chamissoi*, *Rosa amblyotis*), папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*), злаки (*Milium effusum*, *Trisetum sibiricum*, *Calamagrostis langsdorffii*), теневыносливые травы (*Allium ochotense*, *Trillium camschatcense*, *Platanthera ditmariana*, *Dactylorhiza aristata*, *Viola selkirkii*, *V. biflora* и др.). На осветленных межкроновых прогалинах преобладают виды высокотравья: дудник медвежий (*Angelica ursina*), шеломайник (*Filipendula camtschatica*), крестовник (*Senecio cannabinifolius*), бодяк камчатский (*Cirsium kamtschaticum*), клопогон (*Cimicifuga simplex*), акониты (*Aconitum fisheri*, *A. maximum*), а также луговые мезофиты (*Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*, *Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium* и др.). Из кустарников на освещенных прогалинах в южных районах полуострова иногда встречается волчье лыко (*Daphne kamtschatica*).

### **Особенности географического распространения и высотной приуроченности каменноберезовых лесов**

По нашим наблюдениям, южная граница распространения каменноберезовых лесов на Камчатке проходит по долине р. Три Сестры, где каменноберезняки встречаются в виде отдельных небольших рощиц, что подтверждает сведения, приведенные в работах В.Л. Комарова (1927–1930; цит по: Комаров, 1951, с. 419) и М.А. Сергеева (1940, с. 236). Крупные массивы каменноберезняков занимают обширные площади Южной Камчатки. На широте 53° с.ш. (по линии с. Апача — с. Начики) единый массив каменноберезняков разделяется, продолжаясь по Срединному хребту до пос. Хайрюзово и по Восточному хребту до пос. Оссора (58° с.ш.). Севернее Оссоры каменноберезняки встречаются лишь в виде отдельных рощиц по долинам рек. Северная граница распространения каменной березы проходит по юго-восточным отрогам Коряжского нагорья (61°40' с.ш.) (Стариков, Дьяконов, 1954; Шамшин, 1970, 1971, 1999).

На восточном побережье Камчатки каменноберезовые леса встречаются на высотах от уровня моря до 200–300 м. В умеренно континентальных районах Восточной Камчатки (в окрестностях Кроноцкого оз. и на восточных склонах Валагинского хр.) они распространены на высотах до 400–500 м, соседствуя с поясом лиственничных и белоберезовых редколесий. На Западно-Камчатской равнине, в предгорьях Срединного хребта и на горных склонах, обращенных к Охот-

скому морю, каменноберезняки встречаются на высотах до 500 м. В центральной части полуострова, на склонах Центральной Камчатской депрессии, верхняя граница распространения сомкнутых каменноберезовых лесов проходит на высотах 700–800 м над ур. моря. В Центральной долине Камчатки пояс каменноберезняков всегда расположен выше пояса хвойных лесов и приурочен к высотам от 300–400 до 700–800 м. В Южно-Камчатском заказнике высотная приуроченность каменноберезовых лесов — от 5–10 м над ур. моря в устьях рек Ильинская, Три Сестры до 300–350 м в окрестностях Курильского озера (Нешатаева, 2002а). Севернее 56° с.ш. верхняя граница пояса каменноберезовых лесов снижается в среднем на 100–150 м на каждый градус широты (Шамшин, 1971; Шамшин, Турков, 1990).

По данным ряда авторов (Пузаченко, Скулкин, 1981; Шамшин, Турков, 1990; Шамшин, 1999), северный предел распространения каменноберезняков на Камчатке связан с изотермой 600° (по сумме активных температур выше 10°). Эти же авторы считают, что количественные показатели гидротермических факторов, характерные для равнинных каменноберезовых лесов, соответствуют экологическим требованиям хвойных пород, распространенных на Камчатке. По сведениям В.А. Шамшина и В.Г. Туркова (1990), существующие культуры лиственницы (*Larix cajanderi*) и ели (*Picea ajanensis*) в Петропавловском и Елизовском лесхозах (Юго-Восточная Камчатка), заложенные в каменноберезняках на месте выборочных рубок, растут довольно успешно, что подтверждает возможность произрастания хвойных пород в этих районах (Шамшин, Турков, 1990; Шамшин, 1999). К сходным выводам приходит и С.Ю. Гришин (Grishin, 1995; Гришин, 2000). Проанализировав термические индексы Кира — Kira's Warmth Index (Kira, 1977) для Камчатки и Северных Курил, он показал, что распространение каменноберезовых лесов здесь ограничено изотермами (по индексу Кира) 15° и 35°, а лесов из ели аянской — изотермами 15° и 45° (Grishin, 1995, p. 14). На Камчатке изотерма (по Кира) 15° отделяет подзону северной тайги от подзоны лесотундры, а изотерма 25° ограничивает современный «хвойный остров» Центральной долины Камчатки (Grishin, 1995). Кроме того, необходимо принять во внимание, что на восточном побережье Камчатки (в устье р. Семячик) находится уникальная пихтовая роща (из *Abies gracilis*), окруженная массивами каменноберезовых лесов (Турков, Шамшин, 1963б; Карпачевский, 1968; Нешатаева, Фет, 1994а, и др.). По данным Л.О. Карпачевского и Е.П. Метельцевой (1966), пихтовая роща произрастает на этом месте уже более 1000 лет. В течение последних десятилетий был отмечен ряд новых местонахождений ели и лиственницы на Восточной Камчатке (Остроумов, 1966; Науменко, 1977; Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев, Нешатаева, 1994, и др.).

Все эти факты свидетельствуют о принципиальной возможности произрастания хвойных пород (ели, пихты и лиственницы) на Восточной Камчатке. По мнению ряда авторов (Биркенгоф, 1938; Кабанов, 1963; Шамшин, 1967б, 1999; Брайцева и др., 1968; Брайцева, Мелекесцев, 1974; Науменко, 1977; Манько, Ворошилов, 1978; Егорова, 1982б; Рассохина, Науменко, 1986; Шамшин, Турков, 1990, и

др.), в настоящее время идет процесс постепенного расселения ели и лиственницы из Центральной долины Камчатки на побережья. Этому препятствуют ограниченные возможности распространения семян хвойных пород через горные хребты, а также сомкнутый травяно-кустарниковый покров камменноберезовых лесов побережий, подавляющий возобновление хвойных пород. Если придерживаться этой гипотезы, то можно предположить, что границы распространения камменноберезовых лесов на Камчатке обусловлены не только современными климатическими условиями, но и историческими причинами, связанными как с динамикой растительного покрова полуострова во время последнего верхнеплейстоценового оледенения, так и с рядом голоценовых вулканогенных катастроф. Поэтому в тех районах Камчатки, где климатические условия соответствуют возможностям произрастания хвойных пород, камменноберезовые леса теоретически можно рассматривать как диаспорический субклимакс.

В то же время другие авторы (Hmet-Ahti & Ahti, 1969; Хамет-Ахти, 1976; Watanabe, 1979; Okitsu, 1987, 1999, 2003; Uemura, 1993) считают, что камменноберезовые леса в приокеанических районах Японии и Камчатки являются климаксовыми сообществами, отвечающими современным климатическим условиям.

На распространении ассоциаций камменноберезовых лесов с юга на север хорошо прослеживается широтная дифференциация растительного покрова. В южных и восточных районах Камчатки наиболее широко распространены сообщества высокотравных и кустарниково-разнотравных камменноберезняков. На крайнем юге полуострова сообщества этих ассоциаций распространены в бассейне р. Озерная и в окрестностях Курильского озера. На юге восточного побережья они встречаются на приморских террасах в бухте Вестник и в нижнем течении рек Ильинская, Гавриловская, Три Сестры, Варварина. На юге охотского побережья Камчатки камменноберезняки не встречаются, что связано, по-видимому, с охлаждающим воздействием воздушных масс Охотского моря. В северо-восточных районах полуострова (поселки Оссора, Карага и о. Карагинский) распространены вейниковые и низкотравные (папоротниково-дереновые) камменноберезняки, а также камменноберезняки с подлеском из кедрового стланика. Низкотравные и вейниково-папоротниковые камменноберезняки также преобладают в северо-западных районах полуострова, кроме того, они встречаются на верхнем пределе распространения камменноберезовых лесов в горах. На Южной и Восточной Камчатке низкотравные камменноберезняки нами не отмечены. На Юго-Западной Камчатке сообщества низкотравных (дереново-майниковых) камменноберезняков встречаются очень редко, они отмечены лишь в горах, единично по окрайкам осоково-сфагновых болот. На верхней границе пояса камменноберезовых лесов наряду с сообществами низкотравных камменноберезняков часто встречаются и камменноберезняки с подлеском из ольхового или кедрового стлаников, имеющие в ряде случаев комплексную структуру.

На Сахалине сообщества камменноберезовых лесов распространены в субальпийском поясе до высот 850–950 м (Исаченко, Лукичева, 1956) и представлены

четырьмя группами ассоциаций — кустарниковыми, травяными, кедровостланиковыми и бамбуковыми каменноберезняками (Кабанов, 1940, 1972). На Южном и Среднем Сахалине встречаются каменноберезняки с курильским бамбуком (*Sasa kurilensis*), занимающие значительные площади на высотах 500–800 м над ур. моря. Здесь также распространены низкорослые каменноберезовые леса с кедровым стлаником на высотах 600–700 м. На тех же высотах встречаются кустарниковые каменноберезняки с подлеском из рябины (*Sorbus sambucifolia*), жимолости (*Lonicera sachalinensis*), бересклета (*Euonymus sachalinensis*), клена желтого (*Acer ukurunduense*) и ольхи Максимовича (*Alnus maximowiczii*). На западе Сахалина в горах отмечены сообщества разнотравных каменноберезняков с единичным участием в древостое пихты сахалинской и ели аянской (Кабанов, 1940, 1972; Агеенко, Клинецов, 1969, и др.).

На Шантарских островах каменноберезовые леса встречаются редко, небольшими участками, в основном приурочены к верхней границе леса (около 300 м над ур. моря), реже к скалистым обрывам вдоль морского побережья. В древостое к каменной березе изредка примешивается ель аянская. В подлеске травяно-кустарниковых каменноберезняков обычны: *Sorbus sambucifolia* и *Lonicera chamissoi*, в травяном ярусе отмечены: *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum oxysepalum*, *Senecio cannabifolius*, *Heracleum dissectum*, *Aconitum barbatum* и др. (Нечаев, 1953).

На средних и южных Курильских островах каменноберезовые леса встречаются от береговых морских террас до высот 800–900 м, причем с юга на север происходит снижение высотных пределов их распространения (Васильев, 1944б, 1946; Воробьев, 1947, 1963; Баркалов, 2002, и др.). Здесь отмечены каменноберезняки с участием курильского бамбука и неморальных кустарников (*Sorbus commixta*, *Acer mayri*, *A. ukurunduense*, *A. tschonokii*, *Weigela middendorffiana*, *Viburnum sargentii*, *Ligustrum yezoense*, *Spiraea betulifolia*, *Vaccinium smallii* и др.) На Северных Курилах каменноберезняки отсутствуют (Гришин, 2000). С о. Парамушир (северные Курильские острова) под названием *Betula paramushirensis* Barkalov описан гибрид *B. ermanii* и *B. exilis* (Баркалов, 1984). Учитывая промежуточный (между *B. ermanii* и *B. exilis*) характер признаков *B. w paramushirensis* и наличие гибридов между ним и *B. exilis*, В.А. Недолужко и А.К. Скворцов (1996, с. 17) рассматривают *B. w paramushirensis* как гибридогенный таксон, не заслуживающий видového ранга.

Вопрос о наличии *B. ermanii* на Командорских о-вах долгое время оставался открытым. Г. В. Стеллер (Steller, 1793) приводил каменную березу в списке видов растений, встреченных им на о. Беринга. Вероятно, она действительно ранее здесь росла. Однако указания В.Н. Васильева (1941, 1942, 1957) на произрастание на о. Беринга небольших рощиц из *B. ermanii*, основанные на гербарных материалах и литературных данных, в дальнейшем не нашли подтверждения у других исследователей (Hultsn, 1960, 1968; Трасс, Лелеп, 1963; Степанова, Белая, 1969; Пономарева, Яницкая, 1991, и др.). К.Д. Степанова и Г.А. Белая сообщают:



«В 1965 г. на о. Беринга, в 20 км северо-восточнее пос. Никольского, нами отмечено одно деревце березы каменной высотой 1,5 м, напоминающее кустарник. Оно ютилось на южном склоне большого оврага, хорошо защищенного от холодных ветров» (Степанова, Белая, 1969, с. 143). Е.О. Пономарева и Т.О. Яницкая (1991) относят кустарниковую березу, встречающуюся на о. Беринга, к *B. divaricata*. По данным О.А. Мочаловой (Мочалова, 2001; Мочалова, Якубов, 2004), кустарниковые экземпляры березы, которые ранее принимали за *B. ermanii*, относятся к *B. w paramushirensis*. Кустарниковые березняки из *B. w paramushirensis* (высотой до 1,5 м) встречаются на севере о. Беринга. Они отмечены в окрестностях оз. Саранного и Шангинских озер. Южная граница их распространения на о. Беринга проходит по бассейнам рек Старогаванская и Кислая (Мочалова, Якубов, 2004). На о. Медный кустарниковые березняки отсутствуют.

Таким образом, сообщества каменноберезовых лесов наиболее широко распространены в северных притихоокеанских районах Дальнего Востока, характеризующихся влажным и прохладным умеренно океаническим климатом. Обширную территорию массивы каменноберезняков занимают на Камчатке, где они придают значительное своеобразие растительному покрову полуострова. На Камчатке каменноберезняки широко распространены на приморских равнинах и водоразделах охотского и тихоокеанского побережий, а также образуют характерный высотный пояс в горах. Границы высотного пояса каменноберезовых лесов на Камчатке заметно отличаются в разных районах полуострова. Общей закономерностью является снижение верхней границы пояса каменноберезняков, начиная с центральных районов Камчатки (55–56° с.ш.), как к югу, так и к северу, что обусловлено широтными изменениями климатических характеристик. Кроме того, распространение сообществ каменной березы связано с особенностями снежного покрова. Каменноберезняки обычно приурочены к местообитаниям, где накапливается мощный снежный покров, и практически не встречаются на заболоченных местообитаниях и на почвах, подстилаемых вечной мерзлотой.

Всего в сообществах коренных старовозрастных ненарушенных каменноберезняков Юго-Западной Камчатки отмечено 79 видов сосудистых растений (в том числе 2 вида деревьев, 7 кустарников, 69 трав и 1 кустарничек), 69 видов мохообразных и 151 вид лишайников (табл. 16). Средний возраст древостоев достигает 200–250 лет, отдельных деревьев до 350 лет. Благодаря разновозрастности древостоев и наличию разлагающегося валежа формируется сложная пространственная структура сообществ и создается значительное разнообразие микроместообитаний. Это является важнейшим фактором поддержания высокого видового разнообразия.

Коренные старовозрастные каменноберезняки отличаются выработанной ценотической структурой. Для них характерен сомкнутый травяной ярус, покрытие которого достигает 90–100%. Значительное участие в формировании травяного покрова принимают неморальные виды. Наибольшее флористическое разнообразие наблюдается в кустарниково-разнотравных каменноберезняках, где на проб-

Таблица 16

## Сравнительная характеристика флористического состава старовозрастных еловых и камменноберезовых лесов Камчатки

Показатели	Ельники	Камменноберезняки
Общее количество видов	285	299
Из них: сосудистых	59	79
мохообразных	54	69
в том числе:		
листочечных мхов	46	53
печеночных мхов	8	16
доля печеночных мхов в бриофлоре, %	15	23
лишайников и калициевидных грибов	172	151
в том числе:		
лишайников	146	136
калициевидных лишайников и грибов	26	15
доля калициевидных лишайников и грибов в лишайнобиоте, %	15	10
Количество константных видов и их доля от общего количества видов (%)	130 (46)	85 (28)
в том числе:		
сосудистых	28 (47)	34 (43)
мохообразных	19 (35)	15 (22)
лишайников и калициевидных грибов	83 (48)	36 (24)

ной площади отмечено до 47 видов сосудистых растений. Хорошо выражены парцеллы — приствольная, подкрановая и межкрановая, связанные с особенностями светового режима сообществ.

Таким образом, старовозрастные камменноберезняки характеризуются высоким флористическим разнообразием и являются примером ненарушенных сообществ, не носящих следов пирогенного или антропогенного воздействия. Сообщества коренных старовозрастных лесов Камчатки являются резерватами биологического разнообразия различных групп организмов и нуждаются в особой охране. В будущем такие леса могут служить источником генофонда для естественного восстановления флоры и фауны территорий, нарушенных в силу естественных или антропогенных причин. В связи с этим необходимо разработать систему охраны лесных территорий Камчатки, направленную на сохранение коренных лесов полуострова как эталонов первобытной природы.

#### 4.2.2. Белоберезовые леса и редколесья

Белоберезовые леса и редколесья, образованные березой плосколистной, или «преснецом» (*Betula platyphylla* Sukacz. (syn.: *B. japonica* Winkler, *B. kamtschatica* (Regel) Jansson ex Vassil.), встречаются на Камчатке в районах с наиболее конти-

ментальным климатом. Они распространены преимущественно в Центральной Камчатской депрессии, изредка встречаются во внутренних районах Южной и Восточной Камчатки — в долине р. Авачи вдоль подножия Авачинского и Корякского вулканов, в бассейне Кроноцкого оз. (Биркенгоф, 1938; Комаров, 1940; Стариков, Дьяконов, 1954; Любимова, 1961; Кабанов, 1963; Ефремов, 1973а–в; Шамшин, 1974а, б, и др.). В Центральной долине Камчатки белоберезняки встречаются на аллювиальных почвах речных долин, на первых надпойменных террасах, формируются на горячих на месте сгоревших еловых и лиственничных лесов. В.А. Шамшин (1974а, б) отмечает, что в ЦКД белоберезняки приурочены к длинным участкам и к старым горячим, в то время как каменноберезняки преимущественно встречаются на горных склонах.

Происхождение белоберезовых лесов Камчатки многие авторы (Липшиц, Ливеровский, 1937; Кабанов, 1963; Турков, 1964а; Манько, Ворошилов, 1978, и др.) связывают с относительно теплыми климатическими условиями плейстоценовых межледниковий, во время которых белая береза проникла в континентальные районы, ранее занятые хвойными лесами, которые вымерли здесь во время плейстоценовых оледенений. В настоящее время широкое распространение белой березы (на вырубках, горячих, заброшенных сенокосах и залежах) обусловлено сильным антропогенным нарушением коренного растительного покрова Центральной Камчатки. Большинство исследователей считает белоберезняки «остаточной формацией» лиственничных лесов, спутником которых они являются.

На Восточной Камчатке белоберезняки и белоберезовые редколесья встречаются редко. На территории Кроноцкого заповедника они распространены в районах, наиболее удаленных от океана: в окрестностях Кроноцкого оз., в бассейнах рек Унана, Северная, Лиственничная. Здесь белоберезняки встречаются в предгорьях Восточного хребта и приурочены к территориям с холмисто-увалистым рельефом (Балмасова, 1994). В районах Западной Камчатки белоберезняки встречаются только в наиболее удаленной от моря холмистой полосе предгорий Среднего хр. Они занимают здесь вторые-третьи надпойменные террасы и «осередыши» между реками, вблизи их слияния. Леса из березы-преснеца на Западной Камчатке носят выраженный парковый характер: небольшие белоберезовые колки разбросаны среди лугов. Сообщества разнотравных белоберезняков имеют заметное флористическое сходство с каменноберезняками. Южная граница распространения западнокамчатских парковых белоберезняков проходит по правобережью р. Кихчик (Тюлина, 1936а, 2002).

В.Л. Комаров (1927, 1940) относил белоберезняки к формации *Balbeta* и выделял 2 типа белоберезовых лесов: «более сырой и тенистый, несколько таежного вида и более сухой, несколько приближающийся к бору и верещатнику». Л.Н. Тюлина (1936а, б, 2001) указывает, что область преобладания белой березы обычно расположена по периферии ареала лиственничных лесов. Такая же закономерность была отмечена Л.Н. Тюлиной (1936б) и В.Б. Сочавой (Soczawa, 1930) и для парковых белоберезняков и лиственничников бассейна р. Анадырь. Л.Н. Тюли-

на считает, что белоберезовые леса развились на месте бывших когда-то более распространенными хвойных лесов и подчеркивает, что белоберезняки требуют более континентального климата и большей защиты от ветра, чем каменноберезовые леса (Тюлина, 1936а, 2001). С.Ю. Липшиц и Ю.А. Ливеровский (1937) относят белоберезовые леса Центральной долины Камчатки к формации *Betuleta Betulae japonicae* и приводят 5 конкретных описаний белоберезняков без выделения ассоциаций. Они отмечают, что белоберезняки широко распространены в южной части долины Камчатки, от с. Пушино до с. Кирганик, и приурочены к речным долинам с континентальным климатом. Они образуют редкостойные насаждения по незаливаемым средним и высоким террасам и по флористическому составу и структуре сходны с каменноберезняками, отличаясь от последних более бедным видовым составом. А.Л. Биркенгоф (1938, 1940) отмечает, что в бассейне р. Камчатка ареал березы-преснеца почти совпадает с ареалом лиственницы (распространение которой в настоящее время ограничено р. Кирганик, а ранее доходило до с. Мильково, а по некоторым сведениям — почти до с. Верхнекамчатск). Здесь, в районе между с. Кирганик и с. Пушино, обширные территории террас р. Камчатка и ее притоков заняты березовыми колками среди лугов. Чистые белоберезовые сообщества также формируются в процессе смены пород, так как береза-преснец является постоянным спутником лиственницы и обычно встречается в виде примеси в лиственничных, лиственнично-еловых и осиновых лесах. Е.Л. Любимова (1961), не приводя подробной характеристики белоберезовых лесов, упоминает сообщества высокотравных и разнотравных белоберезняков. Н.Е. Кабанов (1963) подчеркивает их производный характер. На территории Кроноцкого заповедника белоберезовые сообщества характеризуются невысокой сомкнутостью древостоя (до 0,4) и представлены кустарниковыми, разнотравными и кустарничковыми белоберезняками, отнесенными к четырем ассоциациям.

Нами изучены белоберезовые леса Кроноцкого заповедника, окрестностей пос. Пушино, пос. Козыревск, бассейн оз. Шехман, долин рек Быстрая-Козыревская, Крутиньякая и Большая Хапица. По результатам наших исследований и литературным данным, сообщества белоберезняков Центральной, Восточной и Западной Камчатки представлены пятью ассоциациями, отнесенными к трем группам ассоциаций.

### Эколого-фитоценотическая классификация белоберезовых лесов

Формация *Betuleta platyphyllae* — белоберезовые леса (синонимы: *Balbeta* (Комаров, 1927), *Betuleta Betulae japonicae* (Липшиц, Ливеровский, 1937), *Betuleta kamtschatica* (Балмасова, 1994))

Группа асс. 1. *Betuleta platyphyllae fruticoso-herbosa* — белоберезняки кустарниково-разнотравные

Асс. 1. *Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum* — белоберезняк кустарниково-разнотравный

Субасс. 1.1. *typicum* — типичная: var. *typicum*; var. *pteridosum aquilinii*; var. *cladinosum*

Субасс. 1.2. *Betuletum platyphyllae maianthemoso-varioherbosum* — белоберезняк майниково-разнотравный (Тюлина, 2001)

Субасс. 1.3. *Betuletum platyphyllae lerchenfeldioso-varioherbosum* — белоберезняк луговиково-разнотравный (Тюлина, 2001)

Субасс. 1.4. *Betuletum platyphyllae hypnoso-varioherbosum* — белоберезняк гипново-разнотравный (Тюлина, 2001)

Группа асс. 2. *Betuleta platyphyllae fruticulosa* — белоберезняки кустарничковые

Асс. 2. *Betuletum platyphyllae vaccinoso-empetrosum* — белоберезняк голубично-шикшевый

Асс. 3. *Betuletum platyphyllae ledoso-vaccinosum* — белоберезняк багульниково-брусничный

Асс. 4. *Betuletum platyphyllae juniperosum* — белоберезняк можжевельниковый (Балмасова, 1994)

Группа асс. 3. *Betuleta platyphyllae fruticosa* — белоберезняки кустарниковые (стланиковые)

Асс. 5. *Betuletum platyphyllae pumilae-pinosum* — белоберезняк кедровниковый (Балмасова, 1994)

Группа асс. 1. *Betuleta platyphyllae fruticoso-herbosa* — белоберезняки кустарниково-разнотравные (Кабанов, 1963). Сообщества группы характеризуются значительным богатством флористического состава, развитым травяным ярусом, образованным видами мезофильного разнотравья, характерного также для сообществ каменноберезовых лесов. Однако белоберезовые и каменноберезовые леса практически не образуют смешанных древостоев.

Асс. 1. *Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum* — белоберезняк кустарниково-разнотравный (табл. 17).

Синтаксономия. Ассоциация описана Н.Е. Кабановым (1963) в Центральной Камчатке под названием «тип леса *Betuletum fruticoso-herbosum*», на Восточной Камчатке (в Кроноцком заповеднике) М.А. Балмасовой (1994) под названием *Betuletum kamtschaticae varioherbosum*. Разнотравные белоберезняки флористически сходны с сообществами кустарниково-разнотравных и башмачковых каменноберезняков. М.А. Балмасова (1994) отмечает, что по структуре и видовому составу ярусов сообщества ассоциации наиболее близки к каменноберезнякам башмачковым, выделяемым нами как асс. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* var. *supripediosum* (Нешатаева, 2004).

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются одновидовым, разновозрастным древостоем сомкнутостью 0,4–0,8. Возраст древостоя около 100 лет. Возобновление *Populus tremula* и *Betula platyphylla* единичное, отмечен подрост рябины (*Sorbus sibirica*) и черемухи (*Padus asiatica*). Средняя высота березы плосколистной 12 м, максимальная 20 м, средний диаметр ствола 16–25 см. В древо-

Таблица 17

## Геоботанические описания белоберезовых лесов Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка)

Ярусы, виды	Группа ассоциаций															
	Белоберезняки кустарниково-разнотравные				Белоберезняки кустарничковые								Белоберезняки кустарниковые			
	Б. кустарниково-разнотравный				Б. голубично-шикшевый				Б. можжевелевый				Б. кедровниковый			
	1579	2160	2063	1562	2330	2177	2174	2180	2328	2285	2327	2962	2333	2186	2341	2173
Номера описаний	260	439	395		512	418	418	409	511	512	524	422	518	376	497	409
Высота над ур. моря, м	СЗ				СЗ	ЮВ	СВ	ЮВ	3		В	ЮВ	Ю	ЮЗ	3	
Экспозиция склона	1				3	1	5	1	5		3	3	5	10	5	
Крутизна склона, градусы	<b>0,3</b>	<b>0,4</b>	<b>0,7</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>
<b>Древесный ярус, сомкнутость</b>	20	22	26	16	10	12	11	9	13	10	14	10	11	17	12	12
<i>Betula platyphylla</i> , число экз.	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>	<b>0,5</b>	<b>0,3</b>	<b>0,5</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>0,4</b>
<b>Кустарники, сомкнутость</b>																
<i>Pinus pumila</i>																
<i>Juniperus sibirica</i>	1	1			1	+			2				1	4	5	4
<i>Lonicera caerulea</i>	2	1	1	2	2	1	2	1	3	4	4	3	2	+	+	4
<i>Spiraea beauverdana</i>	+	1			1	1	1	1	+			1	1	+	1	1
<i>S. salicifolia</i>	+	+	1													+
<i>Rosa amblyotis</i>	+	1	2													
<i>Lonicera chamissoi</i>																
<i>Salix glauca</i>											1	1				
<i>S. arctica</i>											1	1				
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>60</b>	<b>80</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>80</b>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1															
<i>Empetrum nigrum</i>	1															
<i>Ledum decumbens</i>																
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>																



Окончание таблицы 17

Ярусы, виды	Группа ассоциаций																			
	Белоберезняки кустарниково-разнотравные					Белоберезняки кустарничковые					Белоберезняки кустарниковые									
	Б. кустарниково-разнотравный					Б. голубично-шикшевый					Б. можжевельный					Б. кедровниковый				
	1579	2160	2063	1562	2330	2177	2174	2180	2328	2285	2327	2962	2333	2186	2341	2173				
<i>Carex koraginensis</i>			+	+	1		+	1	1	+					+					
<i>Antennaria dioica</i>				+	+		+													
<i>Pyrola minor</i>				1					1						+					
<i>Oxytropis revoluta</i>				+	+		+	1		+	+				+					
<i>Artemisia arctica</i>								1			+			1	+					
<i>Hedysarum hedysaroides</i>				+	+		+		1	+		1		+	+					
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>				1	1		1	1	1	1	1	1								
<i>Linnaea borealis</i>				2				1	1	1	1	1		+						
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>15</b>	<b>30</b>	<b>15</b>	<b>30</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>25</b>	<b>90</b>	<b>10</b>	<b>40</b>				
<i>Dicranum majus</i>	1	1		1	1		1	1	1	+	2	1	1	+		+				
<i>Dicranum scoparium</i>		1								1				1						
<i>Polytrichum juniperinum</i>				+				+		+				+		1				
<i>Pleurozium schreberi</i>	1		1	1	2	2	1	2	1	+	1	1	1	6	1	4				
<i>Polytrichum commune</i>				1	1	1	1	1			1	1	2			1				
<i>Cladonia stellaris</i>					2	1	1													
<i>Cladonia uncialis</i>				1	1	1	2	1	+	+			+			1				
<i>Cladonia arbuscula</i>				1	1											2				
<i>Ceraria islandica</i>				+	1					+						+				
<i>C. laevigata</i>							1													
<i>Cladonia rangiferina</i>				1	1															
<i>Cladonia gracilis</i>				1	1		1	1	+						+					
<i>Stereocaulon paschale</i>				+	+	+	+	+	+	+						+				



стое иногда в примеси встречается осина (только в Центральной Камчатке). Белая береза обычно размножается порослевым путем, реже семенным. В кустарниковом ярусе (сомкнутость 0,4–0,7) доминируют жимолость съедобная (*Lonicera caerulea*), малина (*Rubus sachalinensis*), шиповник (*Rosa amblyotis*), характерны можжевельник (*Juniperus sibirica*) и спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 50%) обильны: *Pyrola incarnata*, *Maianthemum bifolium*, *Carex pallida*, *Rubus arcticus*, *Atragene ochotensis*, *Equisetum pratense*. С высокой константностью встречаются виды, обычные для каменноберезняков: *Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula palmata*, *Chamerion angustifolium*, *Thalictrum minus*, *Trisetum sibiricum*, *Clematis fusca*, *Trientalis europaea*, *Moehringia lateriflora*. Довольно часто встречаются хвощи: *Equisetum arvense*, *E. hyemale*. Отмечены также: *Aconitum fisheri*, *Allium ochotense*, *Artemisia opulenta*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Pedicularis resupinata*, *Veratrum oxysesalum*, *Solidago spiraeifolia*, *Lathyrus pilosus*, *Galium boreale*, *Ortilia secunda* и др.

Моховой ярус крайне разрежен, мхи встречаются единично, преимущественно на валеже и в прикомлевых частях деревьев. Отмечены: *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Hypnum* sp.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 250–450 м над ур. моря. Распространены в долинах рек, на приподнятых террасах, не подвергающихся затоплению полыми водами. Отмечены также в нижней части склонов предгорий Быстринского хребта, в окрестностях оз. Шехман. Почвы грубогумусные супесчаные глееватые сезонно-мерзлотные.

Синдинамика. Сообщества ассоциации являются производными, формируются на месте старовозрастных кустарниково-разнотравных листовенничников после вырубок или в результате лесных пожаров. Давность пожара составляет 100–110 лет. Ранее, до периода антропогенного воздействия, подобные белоберезняки возникали на месте сгоревших хвойных лесов под влиянием вулканической деятельности.

Группа асс. 2. *Betuleta platyphyllae fruticulosa* — белоберезняки кустарничковые.

Асс. 2. *Betuletum platyphyllae vaccinoso-empetrosum* — белоберезняк голубично-шикшевый.

Синморфология. Древостой разрежен (сомкнутость 0,2). В сообществах ассоциации отмечено доминирование в травяно-кустарничковом ярусе голубики (*Vaccinium uliginosum*) и шикши (*Empetrum nigrum*). Характерно присутствие группы тундровых видов: *Artemisia arctica*, *Hedysarum hedysaroides*, *Carex koraginensis* и др. Кустарничковые белоберезняки флористически довольно близки к сообществам психрофильноразнотравных и кустарничковых каменноберезняков (Нешатаева, 2004), однако белоберезняки флористически беднее.

Асс. 3. *Betuletum platyphyllae ledoso-vaccinosum* — белоберезняк багульниково-брусничный.

Синтаксономия. Ассоциация описана Н.Е. Кабановым (1963) под названием «тип леса *Betuletum ledoso-vaccinosum*».

Синморфология. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают багульник и брусника, обычны: *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum pratense*, *Solidago spiraeifolia*, *Rubus arcticus* и др. Мхи и лишайники, как правило, практически отсутствуют.

Синэкология. Сообщества ассоциации распространены на сухих и бедных местообитаниях и подвержены частым повторным пожарам (Кабанов, 1963).

Синдинамика. Сообщества ассоциации являются производными от листовничников багульниковых, уничтоженных в результате пожаров и рубок. Давность нарушений 40–60 лет и более. Сообщества способны к длительному самоподдержанию благодаря хорошему порослевому и семенному возобновлению белой березы. Возобновление листовницы довольно затруднено. Оно возникает в случае, когда пожар предшествует семенному году листовницы.

Асс. 4. *Betuletum platyphyllae juniperosum* — белоберезняк можжевельный.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны Н.Е. Кабановым (1963) в Центральной Камчатке (окрестности с. Шапино) под названием «тип леса *Betuletum juniperoso-ledosum*» и М.А. Балмасовой (1994) в Кроноцком заповеднике как асс. *Betuletum kamtschaticae juniperosum*.

Синморфология. Древостой (сомкнутость 0,6–0,7) образован березой плосколистной, в примеси встречаются листовница, изредка осина и ель. Высота березы 15–20 м, средний диаметр ствола 16–22 см. Подлесок довольно разреженный (не более 0,2–0,4), образован можжевельником и жимолостью. В 1-м подъярусе травяно-кустарничкового яруса преобладают *Chamerion angustifolium* и *Calamagrostis langsdorffii*, с высоким обилием встречаются *Ledum palustre* и *Equisetum sylvaticum*. 2-й подъярус образован *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex pallida*, *Orthilia secunda*, *Pyrola incarnata*, *Rubus arcticus*, *Lathyrus pilosus* и др. Мохово-лишайниковый ярус крайне разрежен, отмечены единичные латки *Polytrichum commune* и *Peltigera aphthosa*.

Синдинамика. Сообщества ассоциации являются производными и возникают на месте нарушенных в результате рубок или пожаров листовничников можжевельных — асс. *Laricetum juniperosum* (Кабанов, 1963). Могут формироваться на вырубках, пройденных пожаром. Процесс естественного восстановления хвойных пород идет очень медленно.

Распространение. Сообщества ассоциации распространены в пределах ареала асс. *Laricetum juniperosum* и за его границами, как правило, не встречаются (Кабанов, 1963).

Асс. 5. *Betuletum platyphyllae pumilae pinosum* — белоберезняк кедровниковый.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации впервые описаны в Кроноцком заповеднике под названием асс. *Betuletum kamtschaticae pumilae-pinosum* (Балмасова, 1994). Ассоциация объединяет редкостойные парковые белоберезняки и белоберезовые редколесья с сомкнутым кустарничковым ярусом, образованным кедровым стлаником.

Синморфология. Характерной особенностью сообществ ассоциации является хорошо развитый подлесок из кедрового стланика (сомкнутость до 0,7). Древостой разрежен, сомкнутость 0,2–0,3. Возобновление березы порослевое. В подлеске преобладает *Pinus pumila* (покрытие до 70%), участвует можжевельник. Кусты кедрового стланика высотой до 1,5–2 м, часто чашеобразной формы роста, образуют сомкнутые куртины. Можжевельник приурочен к прогалинам, обычно распластан, формирует синузии. Травяно-кустарничковый ярус разреженный (покрытие не превышает 40–50%), преобладают кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*). Травы встречаются единично. Под кронами кедрового стланика травяно-кустарничковый ярус разрежен, обильны зеленые мхи-мезофиты: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*.

Синдинамика. Сообщества ассоциации формируются на месте нарушенных в результате пожаров или вулканических извержений горных лиственничников и лиственничных редколесий с подлеском из кедрового стланика. Имеют длительнопроизводный характер. При отсутствии лесных пожаров и извержений будут постепенно сменяться зеленомошными сообществами кедрового стланика.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на повышенных плато, холмах и увалах, на сухих бедных местообитаниях. Почвы рыхлые торфянисто-грубогумусные, подстилка маломощная. Обычно кедровостланиковые белоберезняки приурочены к верхней границе пояса лиственничников и лиственничных редколесий, встречаются на склонах гор на высотах 500–600 м над ур. моря. На Восточной Камчатке сообщества ассоциации отмечены в окрестностях Кроноцкого озера на высотах 400–500 м над уровнем моря. Иногда встречаются смешанные лиственнично-белоберезовые редколесья с подлеском из кедрового стланика, имеющие пирогенное или вулканогенное происхождение.

Промышленная эксплуатация хвойных лесов Камчатки, начавшаяся в середине 30-х годов XX века, привела к увеличению площадей вырубок и гарей и, как следствие, значительно возросли площади, занимаемые производными белоберезняками. Белоберезовые леса образуют довольно устойчивые длительнопроизводные сообщества в связи с тем, что возобновление хвойных пород под их пологом затруднено. Развитие подлеска и сомкнутого травяно-кустарничкового яруса и обусловленная этим плотная дернина практически исключают прорастание и укоренение семян лиственницы и ели. Это надолго тормозит процессы восстановительных смен. В связи с этим возобновлению лиственницы (при возможности заноса семян) благоприятствуют лесные пожары, уничтожающие белую березу и обнажающие почву. В случае отсутствия заноса семян хвойных пород длительнопроизводные старовозрастные порослевые белоберезовые леса следует рассматривать как диаспорический субклимакс.

### 4.2.3. Осинники

Осина (*Populus tremula* L.) локально распространена в Центральной Камчатке, встречаясь в виде примеси в белоберезовых лесах, ельниках и лиственничниках. Осинники формируются на горях, вырубках, надпойменных террасах, имеют производный характер. В Центральной долине Камчатки они встречаются изредка, небольшими участками среди белоберезняков, ельников и лиственничников. По данным В.Г. Туркова (1964а), в середине 1960-х гг. площадь осиновых лесов составляла 14,4 тыс. га. Осинники отмечены в окрестностях сел Щапино, Мильково, Машура. Нами встречены участки осиновых лесов в среднем течении р. Быстрая-Козыревская. Осинники приурочены к достаточно увлажненным, но незаболоченным местообитаниям. Почвы дерновые остаточного-грубогумусные или грубогумусно-глееватые.

Формация *Populeta tremulae* (syn.: *Tremuleta*) — осиновые леса

С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) выделяет формацию осинников под названием «*Populeta Populi tremulae*», Н.Е. Кабанов — под названием *Tremuleta*. В составе формации выделены две ассоциации.

Асс. *Populetum tremulae calamagrostidosum* — осинник вейниковый (syn.: осинник кустарниково-разнотравный (Красюк, 1928), о. разнотравный (Турков, 1964а), *Populetum tremulae fruticoso-varioherbosum* (Нешатаева, 2006)). Ассоциация описана Н.Е. Кабановым под названием *Tremuletum calamagrostidosum* (Кабанов, 1963, с. 77–78, описание № 38), как тип леса, возникший на месте лиственничника кустарниково-разнотравного. Состав древостоя 10Ос+Бб. Средняя высота осины 24 м, средний диаметр 25 см, возраст 140 лет. Во втором пологе древостоя отмечена белая береза (*Betula platyphylla*). Класс бонитета IV. Отмечено вегетативное возобновление осины корневыми отпрысками. В подлеске (сомкнутость 0,4) обычны: *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*, реже — *Lonicera caerulea*, *Juniperus sibirica*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (покрытие 80–90%). В 1-м подъярусе (высота 0,8–1,2 м) преобладают: *Calamagrostis langsдорфii* и *Chamerion angustifolium*, встречаются *Thalictrum minus*, *Schizachne komarovii* и др. Во 2-м подъярусе отмечены: *Geranium erianthum*, *Lathyrus pilosus*, *Melica nutans*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Galium boreale*, *Equisetum arvense*, *E. sylvaticum*, *Carex pallida* и др. В 3-м подъярусе встречены: *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Ortilia secunda*. Мохово-лишайниковый ярус крайне разрежен, у оснований стволов осины единично отмечены *Hypnum* sp., *Plagiomnium* sp. В.Г. Турков (1964) отмечает, что производный тип леса осинник разнотравный возник на месте коренного типа леса лиственничник кустарниково-травяной.

Асс. *Populetum tremulae nanoherboso-vaccinosum* — осинник мелкотравно-брусничный (syn.: *Populetum tremulae herboso-vaccinosum* (Нешатаева, 2006)). Ассоциация описана С.Ю. Липшицем (Липшиц, Ливеровский, 1937, с. 136, без

названия). Сообщества ассоциации встречены в окрестностях с. Щапино. Состав древостоя: 9Ос1Бб. Высота осины 22–25 м, возраст 115–120 лет, сомкнутость древостоя 0,8. Во втором пологе древостоя единично отмечена белая береза. Класс бонитета II–III. В подлеске (сомкнутость 0,1) встречаются: *Lonicera caerulea*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis*, *Juniperus sibirica*. Травяно-кустарничковый ярус разрежен (покрытие 20–25%), в нем преобладают *Vaccinium vitis-idea* и виды таежного мелкотравья: *Pyrola incarnata*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Equisetum sylvaticum*; отмечены виды группы луговых мезофитов: *Galium boreale*, *Lathyrus pilosus*, *Rubus arcticus*, *Geranium erianthum*, *Thalictrum minus*, *Solidago spiraeifolia*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Atragene ochotensis*, *Chamerion angustifolium*, *Cacalia hastata* и др. По флористическому составу подчиненных ярусов сообщества ассоциации близки к сообществам ельников и лиственничников. Сообщества ассоциации занимают небольшие участки надпойменных террас в долине р. Камчатка.

Все указанные авторы подчеркивают производный характер осиновых лесов. По мнению В.Л. Комарова (1940), осиновые леса возникли в недавнем прошлом под влиянием вулканической деятельности и связаны с легкими слоисто-пепловыми вулканическими почвами. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937, с. 137) отмечает, что растительный покров и почвы осинников очень сходны с таковыми хвойных лесов. Он подчеркивает, что «осиновые леса — явление вторичное. Они завоевали пространства, занятые еще недавно хвойными породами, и в дальнейшем несомненно расширят площадь. Способствовать их расширению будут деятельность человека и пожары». А.Л. Биркенгоф (1938) указывает, что осинники как временные сообщества соответствуют местоположениям и условиям местообитаний лиственничных лесов.

### 4.3. Пойменные леса

Долинные леса российского Дальнего Востока хорошо изучены в Приморье (Васильев, 1963, 1965; Розенберг, Васильев, 1969), Приамурье (Шага, 1967, 1968; Зархина, 1969, 1986; Ахтямов, 2000, 2001) и в Магаданской обл. (Тихомиров, 1935; Мажитова, Синельникова, 1992; Синельникова, 1995). В то же время пойменные леса Камчатки до сих пор остаются слабо изученными. В отдельных работах по лесам Камчатки приведены лишь общие сведения о пойменных лесных сообществах полуострова и лесохозяйственная характеристика некоторых древесных пород (Комаров, 1927–1930, 1940; Hultsn, 1927–1930, 1974; Овсянников, 1929; Карев, 1931; Тюлина, 1936, 2001; Павлов, Чижиков, 1937; Липшиц, Ливеровский, 1937; Стариков, Дьяконов, 1954; Балмасова, Нешатаева, 1994; Шамшин, Казаков, 2004, и др.).

Основными лесообразователями пойменных лесов полуострова Камчатка являются древовидные ивы (*Salix udensis*, *S. schwerinii*), чозения (*Chosenia arbuti-*

*folia*), тополь (*Populus suaveolens*) и ольха пушистая (*Alnus hirsuta*). Эти виды отличаются высокой репродуктивной способностью и быстро заселяют молодые аллювиальные отложения. Важными чертами биологии пойменных древесных пород являются также приспособленность к периодическому затоплению полыми водами, быстрый рост и ускоренное формирование и развитие сообществ. Стадия спелости пойменных древостоев обычно наступает уже в возрасте 50–70 лет (Крылов, 1984).

Пойменные леса в большинстве районов Камчатки представлены чозенниками, тополевыми, ивняками из ивы удской и ивы Шверина и ольшаниками из ольхи пушистой. Однако на юге полуострова тополь, чозения и ива Шверина не встречаются, так как южная граница их распространения на Камчатке проходит на широте 52°30' с.ш. (Hultsn, 1974; Нешатаева, 2002а). В южных районах Камчатки (к югу от долины р. Плотникова и р. Паратунка) пойменные леса образованы ивой удской и ольхой пушистой. Ширина полосы пойменных лесов составляет от нескольких десятков и сотен метров до 1 км (в долинах крупных рек). Сообщества пойменных лесов наиболее развиты в удаленных от моря районах, до побережья они не доходят. По мере приближения к морю пойменные леса становятся низкорослыми и разреженными (Тюлина, 1936а, 2001). В поймах рек Западной и Юго-Западной Камчатки наиболее широко распространены древовидные ивняки и ольшаники. Сообщества чозениевых и тополевых лесов обычно встречаются на удаленной от моря холмисто-увалистой равнине, переходящей в предгорья Срединного хребта. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) подразделяет пойменные леса Западной Камчатки на две формации: 1) леса из тополя и корянки (чозении) и 2) тальники (из *Salix udensis* и *S. schwerinii*). В то же время она не выделяет в самостоятельную формацию пойменные леса из ольхи пушистой.

### Эколого-фитоценотическая классификация пойменных лесов Камчатки

Класс формаций *Salicetosa viminalis* — бореальные и неморальные узколистные (в смысле А. Г. Крылова, 1984) пойменные леса (Нешатаев и др., 2002)

Группа формаций *Salicetosum udensis* — восточносибирско-дальневосточные узколистные пойменные леса

Формация *Chosenieta arbutifoliae* — чозенники

Асс. 1. *Chosenietum oligoherbosum* — чозенник редкотравный

Асс. 2. *Chosenietum urticosum platyphyllae* — чозенник крапивный

Асс. 3. *Chosenietum filipendulosum* — чозенник шеломайниковый

Формация *Saliceta udensis* — ивняки из ивы удской

Асс. 4. *Salicetum udensis calamagrostidosum* — ивняк вейниковый (Балмасова, Нешатаева, 1994)

Асс. 5. *Salicetum udensis urticosum platyphyllae* — ивняк крапивный

Асс. 6. *Salicetum udensis filipendulosum camtschaticae* — ивняк шеломайниковый (Hultsn, 1974)

Класс формаций *Populeta suaveolentis* — бореальные и неморальные широколиственные (в смысле А. Г. Крылова, 1984) пойменные леса (Нешатаев и др., 1994)

Группа формаций *Populetosum suaveolentis* — восточносибирско-дальневосточные широколиственные (тополевые и ольховые) пойменные леса

Формация *Populeta suaveolentis* — тополевики из тополя душистого

Асс. 7. *Populetum filipendulosum* — тополевик шеломайниковый (Липшиц, Ливеровский, 1937)

Формация *Alneta hirsutae* — ольшаники из ольхи пушистой

Асс. 8. *Alnetum hirsutae calamagrostidosum* — ольшаник вейниковый (Балмасова, Нешатаева, 1994)

Асс. 9. *Alnetum hirsutae filipendulosum* — ольшаник шеломайниковый (Балмасова, Нешатаева, 1994)

Формация *Chosenieta arbutifoliae* — чозенники

Чозения толокнянколистная, или корейка (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts.), — эндем Восточной и Северо-Восточной Азии, дерево первой величины, является пионерной древесной породой на приречных галечниках, образует высокоствольные насаждения в поймах рек. Ареал чозении простирается от низовьев р. Лена, Хараулахского хр., Прибайкалья и Маньчжурии на западе до р. Анадырь, п-ова Камчатка, Японии и Кореи на востоке (Норин, 1958; Мазуренко, Москалюк, 1989). Средняя продолжительность жизни чозении на Дальнем Востоке 80–90 лет, максимальная 120 лет. На юге Приморья чозения достигает высоты 30–40 м при диаметре 35–45 см. Спецификой вида является исключительная приуроченность к галечникам, высокое светолюбие и требовательность к хорошей аэрации субстрата (Колесников, 1937; Мазуренко, Москалюк, 1989, 1991). Многие авторы отмечают чрезвычайно быстрый рост чозении, ежегодное обильное плодоношение и высокую всхожесть ее семян (Колесников, 1937; Стариков, 1958, 1961; Зархина, 1969, и др.). Б.П. Колесников (1937) отмечает, что скорость роста чозении значительно превышает скорость роста других видов деревьев, произрастающих в тех же районах.

Синтаксономия. Первая эколого-фитоценотическая классификация чозениевых лесов юга Дальнего Востока разработана Б.П. Колесниковым (1937), им выделено 7 ассоциаций чозенников. Из них на Камчатке встречаются близкие ассоциации чозенников: беднотравный (асс. *Chosenietum purum*), крапивный (*C. urticosum*), вейниковый (*C. calamagrostidosum*), рябинниковый (*C. sorbariosum*). Чозенники вейниковые описаны также на севере Буреинского хребта как асс. «*Inundo-Chosenietum calamagrostosum*» (Сочава, 1934), в басс. р. Уссури как «*Chosenietum*

*calamagrostosum*» (Колесников, 1937), в бассейне рек Индигирка и Лена (Шелудякова, 1943) и в долине р. Анадырь как «асс. *Chosenia macrolepis* — *Calamagrostis langsdorffii*» (Васильев, 1956). Смешанные тополево-чозениевые леса описаны на Сахалине как *Populeto-Salicetum herbosum* (Кабанов, 1940). В синтаксонах эколого-флористической классификации чозенники выделены в особый союз *Chosenion arbutifoliae* Sinelnikova 1995, описанный в Магаданской обл. (Синельникова, 1995), отнесенный к порядку *Populetalia laurifolio-suaveolentis* Mirkin et al. 1986 класса *Salicetea purpurea* Moog 1958.

Чозениевые леса долины р. Камчатка впервые описаны (в рукописи) Г.И. Каревым (1931) под сборным названием *Chosenietum inundatum* и отнесены им к типу тополево-ивовых лесов. На Западной Камчатке чозенники описаны Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001) в поймах рек Воровская и Крутогорова под названием «леса из корянки». Ею приведено 5 конкретных описаний чозениевых сообществ, отнесенных к тополево-чозениевой формации без выделения ассоциаций. Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937), работавший в Большерецком р-не, относил сообщества чозении к формации *Saliceta arborea*, С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) — к формации *Populeto-Saliceta arborea*. На Восточной Камчатке чозенники изучены в долинах рек Унана, Лиственничная, Кроноцкая, Шумная (Кроноцкий заповедник), где выделена асс. *Chosenietum calamagrostidoso-urticosum* (Балмасова, Нешатаева, 1994). На севере полуострова чозенники описаны нами в долине р. Карага. Южная граница распространения чозении на Камчатке проходит по 52° с.ш. (Комаров, 1940). На Камчатке чозения в возрасте 40 лет достигает 20–24 м высоты и 32–36 см в диаметре. Запас древесины до 250 м<sup>3</sup>/га (Шамшин, Казаков, 2004).

Синморфология. Сомкнутость древостоев зависит от возраста насаждения. В молодых чозенниках сомкнутость крон 0,8–0,9, в старых и перестойных 0,4–0,6. Средняя высота чозении 20–22 м, диаметр 24–42 см. Возобновление чозении отсутствует. В 1-м пологе древесного яруса в примеси иногда встречается тополь. В ряде случаев во 2-м пологе встречаются ива удская и ольха пушистая. Подлесок обычно отсутствует, изредка встречаются единичные кусты бузины (*Sambucus kamtschatica*) высотой 1,5–2,5 м. Травяной покров густой, сомкнутость 90–100%, высота 1,5–2 м, образован шеломайником (*Filipendula camtschatica*), крапивой (*Urtica platyphylla*), крестовником (*Senecio cannabifolius*), борщевиком (*Heracleum dulce*), вейником (*Calamagrostis langsdorffii*). Во 2-м подъярусе травяного яруса иногда обильны недотрога (*Impatiens noli-tangere*) и хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*). Чозениевые молодняки обычно одновидовые, реже с незначительной примесью тополя, ольхи и ивы. В покрове молодых чозенников обычно преобладает крапива, иногда участвуют шеломайник, вейник Лангсдорфа и гигрофильное разнотравье. На молодых отмелях, заливаемых в половодье, встречаются густые заросли чозениевых жердняков высотой до 10–12 м, практически без травяного покрова. Заросли чозении иногда чередуются с группами ивовых молодняков (жердняков) из *Salix udensis* и *S. schwerinii*.



Синэкология. На Камчатке чозениевые рощи встречаются в удаленных от моря районах, в среднем и верхнем течении рек. Сообщества молодых чозенников обычно занимают узкие прибрежные полосы с молодым аллювием. Более старые леса встречаются на галечниках между заглохшими протоками (рис. 11). Поскольку чозения не переносит застойного увлажнения, ее древостои формируются только на прирусловых галечниках, характеризующихся высоким коэффициентом фильтрации и коротким периодом затопления паводковыми водами (Шамшин, Казаков, 2004).

Синдинамика. Чозениевые сообщества существуют на протяжении жизни лишь одного поколения лесообразующей породы, в дальнейшем сменяясь тополевниками. Эти закономерности были отмечены и в других районах Дальнего Востока (Сочава, 1934; Тюлина, 1936а, б, 2001; Колесников, 1937, и др.).

Распространение. Чозениевые леса распространены в восточной Якутии, Хабаровском крае, Приморье, на Камчатке, Сахалине и в Магаданской обл. (Синельникова, 1995). Западной границей их распространения является Баргузинская котловина, восточной — изолированные от основного ареала чозениевые рощи Центральной Чукотки (Кожевников, 1974а, б; Юрцев, Секретарева, 1983). Развитие чозенников возможно только в условиях интенсивного аллювиального режима и при отсутствии мерзлоты (Мазуренко, Москалюк, 1989). По мнению ряда авторов, в северной части своего ареала чозенники имеют реликтовый характер (Соча-

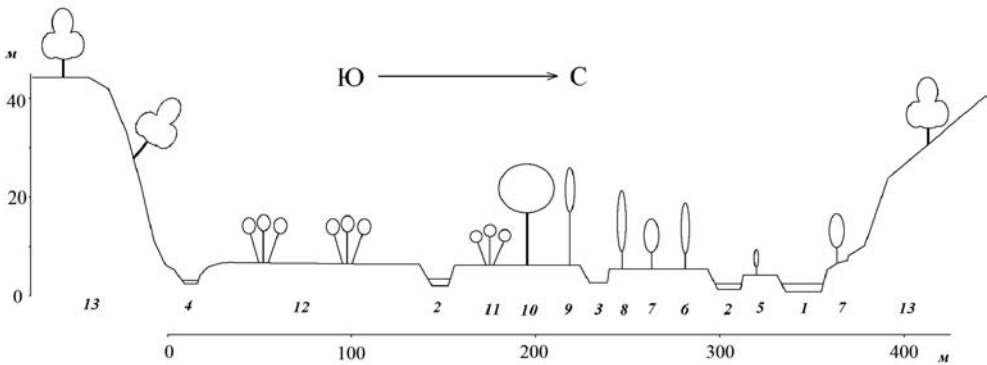


Рис. 11. Геоботанический профиль через пойму р. Правый Кихчик (Западная Камчатка).

1 — главное русло реки; 2 — протоки; 3 — пересохшая протока; 4 — ручей; 5 — чозенник беднотравный, возраст 5 лет; 6 — чозенник крапивный, возраст 50 лет; 7 — ивняк вейниковый, возраст 45 лет; 8 — чозенник шеломайниковый, возраст 65 лет; 9 — распадающийся чозенник шеломайниковый, возраст 105 лет; 10 — тополевик шеломайниковый, возраст 120 лет; 11 — ольшаник шеломайниковый; 12 — сочетание ольшаников шеломайниковых и вейниковых с вейниковыми и шеломайниковыми лугами; 13 — каменноберезняк разнотравный.

ва, 1929; Колесников, 1937; Васильев, 1958; Быков, 1965, и др.). В.Н. Васильев (1958) полагает, что травяно-кустарниковая свита, формирующаяся под пологом чозениевых древостоев, представляет собой древний неморальный комплекс.

Чозениевые леса играют важную роль в формировании пойменного ландшафта, имеют большое водоохранное и противоэрозионное значение. В исследованных районах Камчатки чозенники представлены 3 ассоциациями.

Асс. 1. *Chosenietum oligoherbosum* — чозенник редкотравный.

Синморфология. Сообщества ассоциации представляют собой молодняки возрастом до 10 лет. Высота древесного яруса в возрасте 6 лет 3,7 м, средний диаметр ствола 2,5 (0,5–3,2) см. Сомкнутость древостоя близка к 1,0 (0,9–1,0). В составе кроме чозении (90–100% состава) и *Salix udensis* (до 10%) высотой 2,5–4 м встречаются также *Populus suaveolens*, *Salix caprea* ssp. *hultenii* высотой около 1 м. По данным перечета количество стволов чозении составляет 89 тыс. экз./га, ивы удской 3 тыс. экз./га, тополя и ивы козьей по 0,5 тыс. экз./га. Общее проективное покрытие травяного яруса около 10%. Выраженных доминантов нет. С покрытием 1–4% встречены: *Angelica genuflexa*, *Artemisia opulenta*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula camtschatica*, *Heraclium lanatum*, *Impatiens noli-tangere*, *Urtica platyphylla*. С покрытием до 1% отмечены: *Antriscus sylvestris*, *Stellaria calycantha*, *Viola selkirkii*, *Equisetum arvense*, *Glyceria lithuanica*, *Cinna latifolia*, *Circaea alpina*, *Ranunculus repens*, *Geum macrophyllum* ssp. *fauriei*. Моховой покров разрежен (до 1%). Отмечены: *Brachythecium reflexum*, *B. rotheanum*, *B. salebrosum*, *Plagiomnium acutum*, *P. affine*, *Sanionia uncinata*. Мхи приурочены к основаниям стволов деревьев и древесным остаткам, принесенным паводком. Лишайники отсутствуют.

Синэкология. Приурочены к низким пойменным террасам, приподнятым на 0,5–0,8 м над уровнем воды в межень. Микрорельеф волнистый. Почва аллювиальная слоистая. Лесная подстилка выражена на 5–10% площади. Верхний горизонт мощностью 20 см песчаный, ниже галечный аллювий с прослоями песка, супеси и легкого суглинка.

Синдинамика. Чозениевые молодняки встречаются как совершенно чистые, так и с участием молодых экземпляров тополя. Ранее Л.Н. Тюлина (1936, 2001) отмечала, что тополь внедряется под полог уже сформировавшихся молодых чозениевых древостоев на стадии естественного изреживания жердняка. Однако нами установлено, что тополь может поселяться на молодых галечниках практически одновременно с чозенией. Раскапывание корневых систем молодых тополей показало, что большая часть тополей в чозениевых молодняках имеет вегетативное происхождение от укоренившихся обломков ветвей, принесенных паводком (естественных черенков). По мере углубления русла реки и нарастания мощности песчано-илистого аллювия увеличивается возраст древостоя, идет его естественное изреживание. Одновременно происходит ежегодное обогащение почвы азотом и фосфором посредством привнесенной биомассы многочисленных

погибающих после нереста лососей и экскрементов медведей, их поедающих, и формирование гумусового горизонта. В результате наблюдается смена редкотравных чозенников крапивными.

Распространение. Встречаются на Камчатке повсеместно в районах распространения чозении. Сообщества ассоциации описаны нами в пойме р. Правый Кихчик.

Асс. 2. *Chosenietum urticosum platyphyllae* — чозенник крапивный (табл. 18).

Синморфология. Сомкнутость древостоя 0,7–0,8. Состав древостоя: 1-й поллог — 10Ч. Возраст чозении около 50 лет. Высота 20–22 м. Средний диаметр 24 см, максимальный диаметр 47 см. Во 2-м пологе единично ольха (возраст 60 лет) и ива высотой 8–10 м, диаметром 15–25 см. В подлеске единично отмечена бузина. Травяной ярус высотой 180–200 см (покрытие 100%) образован крапивой плосколистной (*Urtica platyphylla*) (80%), *Filipendula camtschatica* (15%), *Senecio cannabifolius* (5%) и *Heracleum dulce*. Во 2-м подъярусе встречены: *Calamagrostis langsdorffii*, *Impatiens noli-tangere*, *Angelica genuiflexa*, *Antriscus sylvestris*, *Cinna latifolia*, *Glyceria alnasteretum*, *Trillium camtschaticense* и др. В 3-м подъярусе часто обилён селезеночник (*Chrysosplenium kamtschaticum*) — до 10%. Моховой покров разрежен (покрытие менее 5%), на подстилке и валеже встречены: *Brachythecium salebrosum*, *B. reflexum*, *B. rotheanum*, *Plagiomnium acutum*, *Pylaisiella polyantha*, *Climacium dendroides* и др. На стволах чозении характерны многочисленные лишайники-эпифиты (*Lobaria pulmonaria*, *L. scrobiculata*, *Caloplaca gordjevi*, *Nephroma bellum*, *N. parile*, *Graphis scripta*, *Peltigera collina*, *Leptogium saturnium*, *Collema* sp. и др.).

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на молодых пойменных террасах. Микрорельеф неровный, образован микроповышениями, чередующимися с промоинами, и гривками, сложенными песчаными наносами. Почва — молодые аллювиальные песчаные наносы с илистыми прослойками, близко подстилаемые галечником.

Синдинамика. По мере заиления галечников и образования аккумулятивного почвенного горизонта, а также вследствие постепенного изреживания древесного яруса и осветления подкоронового пространства чозенники крапивные сменяются чозенниками шеломайниковыми.

Распространение. Чозенники крапивные отмечены нами в поймах рек Начилова, Покунка, Порожистая, Мокушка, Правый Кихчик, руч. Хивку. К рассматриваемой ассоциации близка асс. *Chosenietum calamagrostidoso-urticosum* (Балмасова, Нешатаева, 1994). От асс. *Chosenietum urticosum*, описанной Б.П. Колесниковым (1937) в Приморье, выделенная нами ассоциация отличается преобладанием другого вида крапивы (в Приморье — *Urtica angustifolia*), отсутствием 2-го яруса из широколиственных пород (бархата, ореха маньчжурского, ильма, ясеня) и некоторыми флористическими особенностями травяного яруса. В Приморье чозенники по мере выхода из пойменного режима сменяются кедрово-широколи-



Продолжение таблицы 18

Ярусы, виды	Формации																				
	<i>Chosenieta arbutifoliae</i> — чозенники			<i>Saliceta idensis</i> — ивняки			<i>Alneta hirsutae</i> — ольшаники			<i>Populeta suaveolentis</i> — тополеники											
	Ассоциации																				
	<i>Chosenietum</i>			<i>Salicetum filipendulosum</i>			<i>Salicetum urticatum</i>			<i>Salicetum calamagrostoidesum</i>			<i>Alnetum calamagrostoidesum</i>			<i>Alnetum filipendulosum</i>			<i>Populetum filipendulosum</i>		
	Номера описаний																				
	674	467*	473	23	33	478	474*	655	641	652	48*	34*	39*	642*	25	40*	24	49			
<i>Spiraea beauverdana</i>															1						
<i>Lonicera caerulea</i>									+												
<i>Rosa amblyotis</i>																					
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>90</b>	<b>100</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>80</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>95</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>100</b>	<b>100</b>			
<i>Urtica platyphylla</i>	80	95	80	70	85	50	10	20	20	3	3	50	5	20		+	10	3			
<i>Filipendula kamtschatica</i>	15	2	10	10	2	20	60	50	50	90	95	10	10	10	+	90	80	95			
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>				1		3	+	<1	20	2	2	5	60	70	80	10					
<i>Heraclium lanatum</i>	3	2	5	1	5	2	10	10	1	2	2	15	5	1		1	1	1			
<i>Impatiens noli-tangere</i>	5	1	10	+	1	5	3	2	5	1	<1	<1				1	1	<1			
<i>Senecio cannabifolius</i>	5		1	+			+	3	5	1	1	<1	2	+		+	+	2			
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1		5	1	1	+	5	1	3	<1	3	10	+	2		<1		3			
<i>Angelica geniflexa</i>	+	<1	3	1	1	5	20	2	3	3	3	3	+								
<i>Geum macrophyllum</i> ssp. <i>fauriei</i>		+	2	<1	1	1	5	<1				3	+			+	<1				





Окончание таблицы 18

Ярусы, виды	Формации																	
	<i>Chosenieta arbutifoliae</i> — чозенники			<i>Saliceta idensis</i> — ивняки			<i>Alneta hirsutae</i> — ольшаники			<i>Populeta suaveolentis</i> — тополевики								
	Ассоциации																	
	<i>Chosenietum urticosum</i>			<i>Salicetum filipendulosum</i>			<i>Salicetum urticosum</i>			<i>Salicetum calamagrostidosum</i>			<i>Alnetum calamagrostidosum</i>			<i>Alnetum filipendulosum</i>		
	<i>Chosenietum filipendulosum</i>			Номера описаний														
	674	467*	473	23	33	478	474*	655	641	652	48*	34*	39*	642*	25	40*	24	49
<i>Trisetum sibiricum</i>													+		1		<1	
<i>Glyceria alnasteretum</i>								<1				+			+			
<i>Carex augustinowiczii</i>																		
<i>Poa platyantha</i>				+														
<i>Galium triflorum</i>																		
<i>Viola epipsiloides</i>																		
<i>Carex vesicata</i>																		
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>&lt;1</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>&lt;1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>&lt;1</b>	<b>&lt;1</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>&lt;1</b>

Примечание. На пробных площадях встречаются также: *Carex appendiculata* — 473 (<1); *Poa pratensis* ssp. *alpigena* — 641 (+); *Polemonium acutiflorum* — 641 (+); *Alopecurus aequalis* — 641 (+); *Lagedium sibiricum* — 641 (+); *Phegopteris connectilis* — 641 (+); *Lilium debile* — 652 (+); *Cimicifuga simplex* — 652 (<1); *Streptopus amplexifolius* — 652 (2); *Poa nemoralis* — 34 (+); *Polemonium campanulatum* — 39 (+); *Iris setosa* — 39 (+); *Moehringia lateriflora* — 39 (+); *Stellaria radicans* — 39 (<1); *Pedicularis resupinata* — (<1); *Chamerion angustifolium* — 25 (<1); *Viola selkirkii* — 25 (+); *Viola kamtschadalorum* — 25 (+); *Platanthera dimariana* — 25 (+).

\* — номенклатурные типы ассоциаций.



ственными лесами с участием *Pinus koraiensis*, *Ulmus japonica*, *Fraxinus mandshurica* и других видов, отсутствующих на Камчатке.

Асс. 3. *Chosenietum filipendulosum* — чозенник шеломайниковый.

Синморфология. Сомкнутость древостоя 0,5–0,6, местами имеются прогалины. Состав древостоя: в 1-м пологе — 10 *Chosenia arbutifolia* (высота 20–22 м, диаметр 50–60 см), во 2-м пологе встречается *Salix udensis* (высота 7–8 м, диаметр 17–30 см). Возобновление чозении отсутствует, ива образует поросль от старых стволов. Много старого валежа чозении. Травяной ярус неравномерный, покрытие 80%. Образован шеломайником с участием крапивы, дудника, купыря и борщевика. Высота 1-го подъяруса до 200 см, доминирует *Filipendula camtschatica* (50%), обильны: *Urtica platyphylla* (20%), *Angelica genuflexa* (2%), *Heracleum lanatum* (10%), *Senecio cannabifolius* (3%), *Anthriscus sylvestris* (1%), встречаются: *Glyceria lithuanica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Phalaroides arundinacea*, *Cinna latifolia*. 2-й подъярус высотой 10–25 см разрежен, образован *Geum macrophyllum* ssp. *fariei* (1%), *Equisetum arvense* (1%), *Impatiens noli-tangere* (2%), *Ranunculus repens* (3%), *Saxifraga nelsonniana*, *Epilobium glandulosum*, иногда встречаются *Chrysosplenium camtschaticum*, *Equisetum hyemale*. Моховой покров редкий (менее 1%), приурочен к основаниям стволов и гнилой древесине. Отмечены: *Brachythecium reflexum*, *B. rotheanum*, *B. salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium acutum*, *P. affine* и др.

Синэкология. Чозенники шеломайниковые приурочены к низким пойменным террасам, приподнятым на 0,5–1,0 м над галечниковыми отмелями. Микрорельеф волнистый, с небольшими промоинами. Почва аллювиальная легкосуглинистая. Обычно почвы под чозенниками состоят из дернового горизонта мощностью до 10–15 см, подстилаемого перемытыми галечниковыми отложениями.

Синдинамика. При достижении чозенией возраста около 90–100 лет она выпадает из состава древостоев, а тополь, как более долгоживущая порода, присутствующая в составе чозенников, сохраняется. В результате формируются редкостойные тополевики шеломайниковые (*Populetum filipendulosum*).

Распространение. Сообщества ассоциации описаны нами в поймах рек Начилова, Порожистая, Мокушка, Правый Кихчик. Л.Н. Тюлина (1936) отмечает сообщества шеломайниковых чозенников также в поймах рек Крутогорова и Средняя Воровская. Западный предел распространения чозениевых лесов совпадает с границей между холмисто-увалистой равниной и Западнокамчатской низменностью.

Формация *Saliceta udensis* — ивняки из ивы удской

Ивняки являются наиболее распространенной древесной формацией речных пойм Камчатки. Леса из древовидных ив (*Salix udensis* и *S. schwerinii*) широко распространены в поймах рек и крупных ручьев всех изученных нами районов полуострова.

Синтаксономия. В системе эколого-флористической классификации ивняки из ивы удской и ивы Шверина отнесены к союзу *Chosenion arbutifoliae* Sinelnikova

1995, описанному в Магаданской обл. (Синельникова, 1995), входящему в порядок *Populetales laurifolio-suaevolentis* Mirkin et al. 1986 класса *Salicetea purpureae* Moog 1958.

Синморфология. Древостой образованы гигромезофильной ивой удской (*Salix udensis*), единично встречаются ольха пушистая (*Alnus hirsuta*), реже ива Шверина (*S. schwerinii*). Ива Шверина чистых сообществ, как правило, не образует и встречается обычно как примесь в молодых древостоях ивы удской. Сомкнутость древостоев молодых и средневозрастных ивняков 0,9, спелых и перестойных 0,5–0,6. В ивовых молодняках, находящихся в стадии крупного жердняка, древостой густой (сомкнутость 1,0), его средняя высота 4–5 м. Древесный ярус образован тонкими (диаметром 2–3 см) стволиками ив: *S. schwerinii* и *S. udensis*. Травяной ярус разрежен (покрытие до 20%), образован высокими злаками (*Milium effusum* и *Calamagrostis langsdorffii*) с участием *Artemisia opulenta*, *Angelica genuflexa* и видов гигрофильного разнотравья. Во 2-м подъярусе встречаются: *Equisetum hyemale*, *Geum macrophyllum* ssp. *fauriei*, *Pyrola incarnata*, *Ranunculus repens*, *Galium triflorum*, *Chrysosplenium kamtschaticum* и др. Мхи и лишайники, как правило, отсутствуют. Густые заросли молодых ивняков обычно мертвопокровные или с отдельными несомкнутыми пятнами вейника.

Синэкология. Ивняки заселяют молодые аллювиальные отложения (рис. 11), закрепляют берега и способствуют быстрому формированию почвенного покрова. По сравнению с чозенниками они встречаются как на галечных аллювиях, так и на мощных илисто-песчаных наносах, подстилаемым галькой на глубине более 60 см (Тюлина, 1936). Под ивняками развиваются аллювиальные дерновые почвы: от слоистых примитивных, формирующихся на свежих песчано-галечных отложениях, до аллювиальных дерново-луговых слоистых, развивающихся на высоких прирусловых валах и верхних частях песчаных грив (Шамшин, Казаков, 2004). Подобные почвы образуются на участках поймы, лишь недавно вышедших из-под влияния ежегодного затопления.

Синдинамика. Динамика ивняков сходна с динамикой чозенников. Они также заселяют молодые аллювии, формируют беднотравные сомкнутые молодняки. По мере изреживания древостоя формируются вейниковые (*Salicetum udensis calamagrostidosum*), а при значительном обогащении экотопа биогенной органикой крапивные ивняки (*Salicetum udensis urticosum platyphyllae*). Старовозрастные ивняки в стадии изреживания древесного яруса характеризуются преобладанием шеломайника в травяном ярусе (*Salicetum udensis filipendulosum camtschaticae*). Как справедливо отмечает Л.Н. Тюлина (2001), ива и ольха, в отличие от тополя и чозении, способны в течение нескольких поколений удерживать за собой территорию, давая поросль от старых стволов и пней.

Распространение. Ивняки из ивы удской (сахалинской) описаны на Южной Камчатке (Hultsn, 1927, 1974; Нешатаева, 2002а), на Западной Камчатке (Тюлина, 1936, 2001; Павлов, Чижиков, 1937), в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994). В Центральной долине Камчатки С.Ю. Липшиц и Ю.А. Ли-

веровский (1937, с. 136) описали «молодой ивовый лесок», ошибочно отнеся преобладающую в нем иву к *Salix gmelinii*. Ивняки имеют на Камчатке более широкое распространение, чем чозенники, встречаясь в низовьях рек, впадающих в море, где отсутствуют галечники. Кроме того, ивняки встречаются в более холодных районах юга Камчатки, где нет чозении (южнее долины р. Плотникова и р. Паратунка). К западу и к югу от границы распространения чозениевых лесов ива удская является главным пионером заселения молодых аллювиов. На Восточной Камчатке отмечены сообщества разнотравных и хвощово-зеленомошных пойменных ивняков (Балмасова, Нешатаева, 1994), которые не встречаются в западных и юго-западных районах Камчатки.

Асс. 4. *Salicetum udensis calamagrostidosum* — ивняк вейниковый.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны на Восточной Камчатке в Кроноцком заповеднике под названием асс. *Salicetum calamagrostidosum* (Балмасова, Нешатаева, 1994). В травяном ярусе сообществ этой ассоциации доминирует *Calamagrostis langsdorffii*, константны *Equisetum arvense*, *Chamerion angustifolium*, *Rubus arcticus*.

Синморфология. Для сообществ ассоциации характерно преобладание в травяном ярусе вейника (*Calamagrostis langsdorffii*) и постоянное присутствие, помимо видов группы камчатского гигромезофильного крупнотравья, также группы видов мезофильного лугового разнотравья (*Trisetum sibiricum*, *Pedicularis resupinata*, *Aconitum maximum*, *Cacalia hastata*, *Iris setosa*). Отмечено флористическое сходство вейниковых ивняков с вейниковыми ольшаниками.

Распространение. Сообщества ассоциации описаны на Западной Камчатке (Тюлина, 2001), в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994) и Южно-Камчатском заказнике (Нешатаева, 2002а).

Асс. 5. *Salicetum udensis urticosum* — ивняк крапивный.

Синморфология. Сообщества ассоциации представлены средневозрастными ивняками, характеризующимися густым травяным ярусом. Образованы сомкнутыми, приспевающими древостоями из прямостоящих древовидных ив *Salix udensis* и *S. schwerinii*, высотой до 12 м и диаметром до 20–22 см. В травяном ярусе преобладают вейник или крапива с небольшой примесью шеломайника. Состав древостоя: 8И,2О (*Alnus hirsuta*). Сомкнутость крон 0,8. Возраст ивы составляет 60–70 лет, высота 9–10 м, средний диаметр ивы 20 см, ольхи до 16 см. Отмечен подрост ивы и ольхи порослевого происхождения, возраст 10–15 лет, высота до 4–5 м, диаметр около 4 см. Общее проективное покрытие травяного яруса 90–100%, высота 1-го подъяруса 150–200 см. Преобладает крапива (*Urtica platyphylla* — 75%), на прогалинах обильны крестовник (*Senecio cannabifolius* — 10%) и шеломайник (*Filipendula camtschatica* — 10%). Встречаются: купырь (*Antriscus sylvestris* — 5%), дудник (*Angelica genuflexa* — 3%), недотрога (*Impatiens noli-tangere* — 1%). 2-й подъярус разреженный, отмечены единичные экземпляры гравилата (*Geum macrophyllum* ssp. *fauriei*) и селезеночника (*Chrysosplenium*

*kamtschaticum*). Напочвенный покров крайне разрежен. Моховые синузии из *Brachythecium reflexum* и *Pylaisiella polyantha* встречаются только на валеже и у оснований стволов.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к относительно молодым, постоянно обновляющимся песчано-илистым аллювиальным наносам. Отмечено, что преобладание крапивы наблюдается на участках, подверженных интенсивной седиментации. Обычно здесь представлены свежие песчано-илистые наносы, микрорельеф размытый.

Распространение. Сообщества ассоциации ранее были описаны на Западной Камчатке (Тюлина, 2001).

Асс. 6. *Salicetum udensis filipendulosum camtschaticae* — ивняк шеломайниковый.

Синморфология. Средняя высота ивы удской 11–12 м. Средний диаметр 20–25 см. Часто встречается порослевое возобновление ивы и ольхи. В разреженном подлеске единично отмечена бузина (*Sambucus camtschaticus*). Травяной ярус характеризуется высокой сомкнутостью (до 90%), его высота около 200 см, преобладает шеломайник (*Filipendula camtschatica*) с участием крапивы и крестовника. Моховой покров сильно разрежен (покрытие менее 5%), представлен отдельными дерновинками зеленых мхов. Сообщества ассоциации по видовому составу и структуре фитоценозов сходны с сообществами чозенников шеломайниковых.

Синэкология. Развитие сомкнутого шеломайникового покрова обычно связано с некоторым заилением поверхности и ослаблением процессов седиментации, поэтому под шеломайниковыми ивняками обычно уже имеется аккумулятивный горизонт. Однако на некоторых участках ивняка с развитым шеломайниковым покровом образовавшаяся дернина может периодически заноситься илисто-песчаным аллювием (Тюлина, 2001).

Распространение. Сообщества ассоциации описаны на Западной Камчатке (Тюлина, 1936а; Павлов, Чижиков, 1937), на Южной Камчатке (Hultsn, 1974) под названием «*Salix — Filipendula — community*», в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994), в Южно-Камчатском заказнике, где они встречаются в долинах рек Озерная, Ильинская, Три Сестры (Нешатаева, 2002а).

Формация *Populeta suaveolentis* — тополевики из тополя душистого

Тополь душистый (*Populus suaveolens*) — высокое дерево (до 25 м) с округло-яйцевидной кроной, быстрорастущая древесная порода, прирост в высоту заканчивается в 30–35 лет. Тополь душистый холодостоек, распространен от Прибайкалья до Анадыря, Камчатки и Сахалина (Быков, 1965). Это — пионерная древесная порода, образует кратковременные сообщества, обычно ограниченные возрастом одного поколения. На Камчатке отдельные его экземпляры семенного происхождения доживают до 200-летнего возраста. Прирост по диаметру у тополя продолжается до 130–140 лет, а вертикальный прирост до 100–110 лет. Средний запас древесины составляет 40–60 м<sup>3</sup>/га (Шамшин, Казаков, 2004). По экологии

тополь близок к чозению, он обычно поселяется под пологом молодых чозениевых древостоев. В поймах рек Камчатки тополь образует как чистые, так и смешанные насаждения. Обычно он входит в состав чозенников, образуя смешанные тополево-чозениевые леса.

Синтаксономия. С.Ю. Липшиц и Ю.А. Ливеровский (1937) приводят для Центральной долины Камчатки два описания пойменных лесов с преобладанием тополя, которые они относят к формации *Populeto-Saliceta arborea*, не выделяя в ней ассоциаций. Описанные ими в окрестностях с. Шаромы сообщества могут быть отнесены к двум ассоциациям: тополежник шеломайниковый с *Filipendula camtschatica* (оп. 10) — *Populetum filipendulosum* и тополежник страусниковый с *Matteuccia struthiopteris* (оп. 118) — *Populetum matteucciosum*. На Восточной Камчатке (Кроноцкий заповедник) описаны вейниковые тополевики — асс. *Populetum calamagrostidosum* с доминированием вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*) и развитым подлеском из *Spiraea salicifolia*, *Rosa amblyotis*, *Lonicera caerulea* (Балмасова, Нешатаева, 1994). На Западной Камчатке (реки Крутогорова, Облуковина, Колпакова) Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001) описаны тополевики высокотравные (с преобладанием *Filipendula camtschatica* и *Senecio cannabifolius*) и тополевики шеломайниково-крапивные. В синтаксонах эколого-флористической классификации тополевики с участием чозения отнесены к асс. *Chosenio-Populetum suaveolentis* Sinelnikova 1995, союзу *Chosenion arbutifoliae* Sinelnikova 1995, порядку *Populetalia laurifolio-suaveolentis* Mirkin et al. 1986, классу *Salicetea purpurea* Moog 1958.

Синэкология. Чистые сомкнутые тополевики среднего возраста встречаются в удаленных от Охотского моря районах, где климатические условия наиболее благоприятны для их произрастания. Л.Н. Тюлиной (1936, 2001) описаны участки чистых тополевых лесов в поймах р. Крутогорова (на расстоянии 48 км от моря) и р. Колпакова (20 км от моря). Молодые тополевые и тополево-чозениевые леса обычно встречаются по берегам главного русла реки и крупных действующих проток, они приурочены к местообитаниям, близко подстилаемым крупномерным молодым аллювием, и расположены в прибрежной полосе, заливаемой во время половодий и паводков речными водами. Старые и перестойные тополевые древостои встречаются на участках, удаленных от главного русла, между заглохшими протоками (рис. 11). Наиболее продуктивные тополевики встречаются на участках поймы, вышедших из-под влияния затопления. Для них характерны аллювиальные дерновые или дерново-луговые почвы с хорошо выраженным, богатым гумусом дерновым горизонтом, развитом на слоистом песчаном или супесчаном аллювии, часто подстилаемом галечниковыми или песчано-галечниковыми отложениями. По сравнению с почвами ивняков и чозенников верхние горизонты почв тополевиков отличаются более тяжелым гранулометрическим составом, а нижние горизонты — менее высокими фильтрационными характеристиками. Для них, так же как и для чозенников, характерно отсутствие признаков длительного застойного увлажнения (Шамшин, Казаков, 2004).

Синдинамика. Наиболее часто встречаются разреженные перестойные тополевые леса, формирующиеся в результате распада чозениевых древостоев. При наличии в составе древостоя ольхи пушистой старые и перестойные тополевики по мере распада древостоя сменяются редкостойными ольшаниками. При отсутствии ольхи — высокотравными лугами с доминированием шеломайника. На наиболее возвышенных участках притеррасной поймы, на дренированных гривках шеломайниковые тополевики постепенно сменяются парковыми каменноберезняками. По данным Л.Н. Тюлиной (1936, 2001), каменная береза иногда может единично входить в состав средневозрастных тополевиков на стадиях, характеризующихся относительно разреженным травяным ярусом, не исключающим возобновление древесных пород. В редких случаях отдельные группы тополей встречаются на склонах коренных берегов рек (древних террас). Л.Н. Тюлина (2001) наблюдала такие группы тополей на р. Коль, близ устья р. Киумшечек в окружении молодого березняка.

Распространение. Сообщества формации *Populeta suaveolentis* встречаются на Буреинском хр. (Сочава, 1934), в Якутии (Куминова, 1936), на Сихотэ-Алине (Кабанов, 1937), на южном побережье Охотского моря (Воробьев, 1937), в Анадырском крае (Васильев, 1956), на Байкале (Епова, 1960), в Магаданской обл. (Синельникова, 1995), в Приамурье (Шага, 1967, 1968; Ахтямов, 2000, 2001). На Камчатке сообщества тополевиков отмечены в Центральной долине (Липшиц, Ливеровский, 1937), в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994), на Западной Камчатке в поймах рек Крутогорова и Колпакова (Тюлина, 2001). Топелевые леса довольно редко встречаются в изученных районах и занимают незначительные площади. Нами описаны чистые тополевики в поймах рек Правый Кихчик и Мокушка на Западной Камчатке, в Кроноцком заповеднике, а также в пойме р. Быстрая-Козыревская (Центральная Камчатка). Здесь встречаются сообщества асс. *Populetum suaveolentis sorbariosum* — тополевик рябинниковый, характеризующиеся сомкнутым подлеском из *Sorbaria sorbifolia*.

Асс. 7. *Populetum filipendulosum* — тополевик шеломайниковый.

Синтаксономия. В качестве номенклатурного типа ассоциации мы предлагаем рассматривать описание № 10 С.Ю. Липшица и Ю.А. Ливеровского (1937). Для Западной Камчатки сообщества ассоциации описаны под названием «тополевики высокотравные» с преобладанием *Filipendula camtschatica* и *Senecio cannabifolius* (Тюлина, 2001). Сообщества ассоциации описаны нами на Юго-Западной Камчатке, в поймах рек Правый Кихчик и Мокушка.

Синморфология. Древостой разреженный, сомкнутость крон 0,3–0,4. На пробных площадях отмечен многочисленный старый валеж чозении. Высота тополя 25–27 м, диаметр стволов до 110 см. Возраст тополя в перестойных сообществах составляет около 80 лет, в распадающихся древостоях 95–120 лет. В древесном ярусе отмечена также ольха пушистая, единично ива удская. В отдельных случаях в древостое еще сохраняются единичные перестойные усыхающие чозении вы-

сотой 25 м, диаметром 65 см и возрастом около 90 лет. В подлеске единично отмечена бузина. Травяной ярус мощный, сомкнутый (покрытие 95–100%), высотой около 2 м. Преобладает шеломайник (*Filipendula camtschatica*), образующий сплошной покров. По берегам старых проток и промоин встречаются пятна страусника (*Matteuccia struthiopteris*). Под пологом крупнотравья выражен разреженный 2-й подъярус, образованный *Circaea alpina*, с единичным участием *Impatiens noli-tangere*, *Gymnocarpium dryopteris* и др. Моховой покров крайне разрежен (покрытие менее 1%), мхи встречаются преимущественно на старом валеже.

Синдинамика. Чистые тополевики встречаются, как правило, в центральной пойме. Сообщества ассоциации образуются на месте тополево-чозениевых лесов после выпадения перестойных чозений и в процессе формирования зрелой поймы, накопления гумуса и перекрытия галечников илисто-песчаными аллювиальными отложениями. По мере распада тополевого древостоя пойменные шеломайниковые тополевики сменяются шеломайниковыми сообществами формации *Filipenduleta camtschaticae*.

Формация *Alneta hirsutae* — ольшаники из ольхи пушистой

Ольха пушистая широко распространена в Сибири, Приморье, на Сахалине, в Японии, встречается на Курильских островах. Обычно участвует в формировании древостоев чозениевых, тополевых и ивовых лесов в качестве сопутствующей породы. В районах Юго-Западной Камчатки нами встречены сообщества ольшаников вейниковых (с преобладанием вейника Лангсдорфа) и ольшаников крупнотравных (с участием видов камчатского мезогигрофильного крупнотравья), произрастающие в долинах рек и крупных ручьев.

Синтаксономия. Сообщества пойменных ольшаников приведены для Центральной долины Камчатки в составе особой формации под названием *Alneta alni hirsutae* (Липшиц, Ливеровский, 1937). В Кроноцком заповеднике описаны 5 ассоциаций пойменных и заболоченных ольшаников, отнесенных к четырем группам ассоциаций (Балмасова, Нешатаева, 1994). Из них в поймах встречаются ольшаники шеломайниковые (асс. *Alnetum filipendulosum*), ольшаники вейниковые (асс. *Alnetum calamagrostidosum*) и ольшаники хвощовые с доминированием *Equisetum arvense* (асс. *Alnetum equisetosum*).

Синморфология. Обычно ольшаники образованы куртинами ольхи порослевого происхождения. Их высота не превышает 12–14 м, средняя сомкнутость 0,5–0,6, запас до 20–40 м<sup>3</sup>/га (Шамшин, Казаков, 2004). В подлеске характерна бузина камчатская, встречаются рябина бузинолистная, малина сахалинская. Травяной ярус сомкнутый (90–100%), образован вейником Лангсдорфа и видами камчатского крупнотравья.

Синэкология. Ольшаники из ольхи пушистой, как правило, приурочены к переувлажненным или заболоченным местообитаниям с близким залеганием грунтовых вод. Чистые ольшаники обычно встречаются в центральной и притеррасной пойме, в местах, где выклиниваются грунтовые воды. Для этих местообита-

ний характерно длительное избыточное увлажнение. Под ольшаниками встречаются различные типы почв аллювиального ряда, для которых характерны процессы оглеения и торфообразования: аллювиальные лугово-болотные, аллювиальные болотные иловато-перегнойно-глеевые и аллювиальные болотные иловато-торфяные почвы (Шамшин, Казаков, 2004).

Синдинамика. Пойменные ольшаники формируются в результате распада чозениевых, ивовых и тополевых древостоев, в которых присутствовала ольха. Возобновляясь порослевым путем, ольха формирует разреженные леса и редколесья с групповым размещением стволов, имеющих общую корневую систему. В пойме эти леса чередуются с вейниковыми и шеломайниковыми лугами (рис. 11). По мере выхода из пойменного режима ольшаники могут сменяться либо мезофильными разнотравными лугами и каменноберезняками (на дренированных местообитаниях), либо гигрофильными осоково-вейниковыми лугами (в условиях обильного грунтового увлажнения).

Распространение. Ольшаники из ольхи пушистой описаны в Якутии (Аболин, 1929), на Южных Курилах (Tatewaki, 1928; Баркалов, 2002), на Сахалине (Кабанов, 1940; Моторина, 1956), на юге Дальнего Востока (Цымек, 1950). Необходимо отметить, что на Западной Камчатке, по берегам небольших ручьев и по окрайкам ключевых болот встречаются также ольшаники с преобладанием в травяном ярусе вейника Лангсдорфа и лизихитона (*Lysichiton kamtschaticense*). Л.Н. Тюлина (2001) относила эти сообщества к группе «ключевых ольховников». Н.Е. Кабановым (1940) на Северном и Среднем Сахалине описаны заболоченные ольшаники из ольхи пушистой с участием папоротников (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris dilatata*), вейника Лангсдорфа и лизихитона. Подобные сообщества (асс. *Alnetum hirsutae calamagrostidoso-lysichitosum*) изучены нами на Западной Камчатке, в басс. р. Кихчик (Нешатаева, Кукуруичкин, 2003). Они встречаются по берегам речек и ручьев, у подножий горных склонов, на торфянисто-глеевых почвах. Внепойменные заболоченные ольховые редколесья с участием осок, гигрофильного разнотравья и гигрофильных мхов, отнесенные к асс. *Subalnetum hirsutae herboso-caricosum*, описаны нами на Западной Камчатке (Нешатаева, Кукуруичкин, 2002, 2003).

#### Асс. 8. *Alnetum hirsutae calamagrostidosum* — ольшаник вейниковый.

Синморфология. Сомкнутость древостоя варьирует от 0,6 до 0,8. Ольха произрастает порослевыми куртинами по 6–8 стволов различного возраста и диаметра. Среднее количество куртин ольхи на пробной площади 8–10. В древостое единично встречается ива удская. Высота ольхи 7–8 м, господствующий диаметр ствола 20–25 см, максимальный 35 см. Семенное возобновление ольхи отсутствует. Отмечено порослевое возобновление от стволов ольхи в центре куртин. Подлесок сомкнутостью до 0,2, образован обычно бузиной камчатской (*Sambucus camtschatica*), иногда с участием рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*). Встречается также малина сахалинская (*Rubus sachalinensis*). Травяной ярус сомк-



нутый, густой (покрытие 95–100%), высотой 180 см. В 1-м подъярусе (высота 180 см) встречаются шеломайник, крестовник, борщевик, бодяк. Во 2-м подъярусе (100–130 см) преобладают вейник (70–90%), крапива (5–20%), встречаются купырь, щитовник (вокруг куртин ольхи). 3-й подъярус (10–20 см) разрежен, образован майником, седмичником, иногда встречаются отдельные экземпляры селезеночника (*Chrysosplenium kamtschaticum*), приуроченные к промоинам. На приствольных повышениях вокруг стволов ольхи встречаются синузии цирцеи альпийской (*Circaea alpina*) и недотроги (*Impatiens noli-tangere*). Моховой ярус разрежен (покрытие около 1%). Мхи растут преимущественно на валеже и при основании стволов. Отмечены: *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium laetum*, *Plagiomnium acutum* и др.

Распространение. Сообщества ассоциации отмечены в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994).

Асс. 9. *Alnetum hirsutae filipendulosum* — ольшаник шеломайниковый.

Синморфология. Сомкнутость древостоя 0,5–0,6. Древесный ярус образован порослевыми куртинами ольхи, насчитывающими по 5–6 стволов различного возраста и диаметра. Максимальный диаметр ствола 44 см, господствующий 20 см. Средняя высота ольхи около 10 м. В подлеске единично отмечена бузина камчатская (высотой до 2 м). Травяной ярус сомкнутый (покрытие 95–100%), высотой 160–180 см. Преобладает шеломайник (покрытие до 90%). Со значительным покрытием (до 10%) встречается вейник Лангсдорфа. По приствольным повышениям вокруг куртин ольхи отмечены пятна щитовника (*Dryopteris expansa*). Под пологом шеломайника единично встречаются: *Impatiens noli-tangere*, *Cinna latifolia*, *Geum macrophyllum*, *Trillium camschatcense*, *Urtica platyphylla*, *Antriscus sylvestris*, *Viola epipsiloides* и др. Моховой покров крайне разрежен (покрытие менее 1%), мхи встречаются преимущественно на старом валеже. Отмечены: *Brachythecium*, *Rhytidiadelphus*, *Mnium* и др.

Распространение. Ассоциация описана на Южной Камчатке (Hultsn, 1974) под названием «*Alnus hirsuta* — community», отмечена в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994).

### Флористические особенности пойменных лесов

В результате проведенных детальных геоботанических и флористических исследований проведен анализ видового состава сообществ пойменных лесов Юго-Западной Камчатки. На 18 пробных площадях выявлено 76 видов сосудистых растений (5 видов деревьев, 7 кустарников, 64 многолетних трав), 102 вида мохообразных, 153 вида лишайников и калициоидных грибов.

**Мохообразные.** Как показали наши исследования, видовой состав мохообразных в сообществах пойменных лесов зависит не от состава лесообразующих пород, а прежде всего от возраста сообществ и особенностей поемного и аллювиального режимов. Видовое богатство мохообразных в пойменных сообществах

составляет от 4 до 42 видов на пробную площадь. В молодых сообществах, развивающихся на самых низких участках поймы, на галечниках, видовой состав довольно беден (в среднем 14–15 видов на пробную площадь), а в молодняках (на стадии жердняка) — 3–4 вида. Отсутствие валежа, а также гладкая кора молодых деревьев не способствуют развитию эпиксиллов и эпифитов, а высокая степень поемности и аллювиальности местообитаний препятствует развитию мохообразных на почве и при основаниях стволов. В средневозрастных сообществах на прирусловых валах, пойменных террасах или песчано-галечных гривках в центральной пойме видовой состав значительно богаче и составляет в среднем 19–20 видов на пробную площадь. Наиболее высок уровень видового разнообразия мохообразных в спелых и перестойных сообществах центральной и притеррасной поймы, где на пробной площади отмечено от 26 до 42 видов. Мощные стволы старых деревьев с ребристой, трещиноватой корой, а также большое количество валежа создают значительное разнообразие микроместообитаний. Слабопоемный режим благоприятствует поселению бриофитов на почве и в прикорневой части стволов. В сообществах, вышедших из поемного режима, отмечено максимальное количество видов мхов. В перестойных, распадающихся ценозах видовое богатство мхов обычно снижается. В изученных пойменных лесах повсеместно встречаются 2 вида — *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*. Широко распространены 9 видов: *Brachythecium rotheanum*, *Campyllum hispidulum*, *Frullania bolanderi*, *Lophocolea minor*, *Orthotrichum sordidum*, *Plagiomnium acutum*, *Platygium repens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Ulota drummondii*. Примерно в половине изученных сообществ произрастают 6 видов: *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Leskeella nervosa*, *Lophocolea heterophylla*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Ulota crispa*. Указанные 17 видов составляют основу бриофлоры пойменных лесов Камчатки (17% бриофлоры). Еще 21 вид (21%) периодически встречается в изученных сообществах, а 63 вида (63%) являются редкими.

Мохообразные не играют существенной ценоценотической роли в пойменных лесах Камчатки. Мощный травяной покров, а также поемный режим препятствуют их развитию. В большинстве случаев проективное покрытие мхов не превышает 3–5% (табл. 19). На почве и на опаде обычны: *Brachythecium reflexum*, *B. rotheanum*, *B. salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium acutum*, *P. cuspidatum*, *P. medium*. Во влажных понижениях встречается *Brachythecium rivulare*. Всего в пойменных сообществах на почве отмечено 49 видов мохообразных (47% бриофлоры). Облигатными эпигейными видами являются: *Calliergon cordifolium*, *Marchantia polymorpha*, *Pohlia wahlenbergii*, *Rhodobryum roseum*, виды рода *Rhizomnium*. При выходе местообитаний из поемного режима наблюдается увеличение проективного покрытия эпигейных мхов (до 25%). Обильны: *Brachythecium oedipodium* (покрытие до 20%), *Rhytidiadelphus squarrosus* (до 15%), *Rhizomnium magnifolium* (до 5%), *Pseudobryum cinclidioides* (до 5%), *Plagiomnium medium* (до 10%), *Brachythecium salebrosum* (до 5%). Большинство этих видов характерны для березовых лесов, развивающихся на речных террасах.



Продолжение таблицы 19

Виды	Номера описаний																С		
	674	467	473	23	33	478	474	655	641	652	48	34	39	642	25	40		24	49
<i>Ceratodon purpureus</i>				о				Г	ГО	к					о	Гк	Г	Г	II
<i>Dicranum fragilifolium</i>									о						к	Г			II
<i>Hypnum pallescens</i>				о				к		к					Г				II
<i>Iwatsukiella leucotricha</i>				о				Г							Г	к	ГО		II
<i>Metzgeria furcata</i>				пО		Г		Г							Г				II
<i>Mnium lycopodioides</i>		пГО																	II
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>				п	к			пГО	к		Г	П(10)	п			П(1)	к		II
<i>Plagiommium medium</i>				п	П(3)				о		П(10)	п							II
<i>Plagiothecium cavifolium</i>		Г				ГО			о		ПГ	п							II
<i>P. laetum</i>				о		о		п	о	о	о	п			Г				II
<i>P. nemorale</i>				п		о		п	о	о	о	п							II
<i>Pohlia prolifera</i>						о		п	ГО						о		Г		II
<i>Polytrichastrum alpinum</i>								п	о	о					о				II
<i>Pylaisiella polyantha</i>		к	пГ			ГОК			о	о	к				о	п			II
<i>P. selwynii</i>		к	Г	к					к								к		II
<i>P. subcircinata</i>	к				к			к	к	к							к		II
<i>Anomodon viticulosus</i>		о																	I
<i>Barbilophozia barbata</i>								о									ГО		I
<i>Brachythecium albicans</i>																	ГО		I
<i>B. erythrorrhizon</i>								Г											I
<i>B. mildeanum</i>																			I
<i>B. oedipodium</i>																			I
<i>B. starkei</i>											п					П(1)			I
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostre</i>								Г									о		I
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>								Г									Г		I
<i>Callicladium haldanianum</i>												Г							I
<i>Calliergon cordifolium</i>								п								п			I
<i>Campyllum sommerfeltii</i>																	Г		I



Окончание таблицы 19

Виды	Номера описаний																С		
	674	467	473	23	33	478	474	655	641	652	48	34	39	642	25	40		24	49
<i>P. latebricola</i>												Г	Г		Г	О			Г
<i>Pleurozium schreberi</i>								П				П	П		О		Г		
<i>Pohlia nutans</i>												П	П						
<i>P. wahlenbergii</i>												Г							
<i>Polytrichum juniperinum</i>								О											
<i>Pseudobryum cinclidoides</i>											К					П			
<i>Raviella fujisana</i>																			К
<i>Rhizomnium magnifolium</i>			П					К								П			
<i>R. nudum</i>		Г		П								П					П		
<i>R. pseudopunctatum</i>																			
<i>Rhizomnium striatulum</i>												Г							
<i>Rhodobryum roseum</i>													П				ГО		
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>																П(1)			
<i>Scapania glaucocephala</i>																			
<i>S. paludosa</i>																			
<i>S. subalpina</i>				Г															
<i>S. undulata</i>				Г															
<i>Schistostega pennata</i>																			
<i>Sphagnum girgensohnii</i>																			
<i>Tetraphis pellucida</i>																			
<i>Trachycycis flagellaris</i>																			
<i>T. ussuriensis</i>		О																	
<i>Tritomaria exsectiformis</i>																			
<i>Zygodon rupestris</i>																			

Примечание. Обилие мохообразных: + — вид присутствует, ++ — вид обилен, +++ — вид образует сплошной покров. Субстраты: п — почва, о — основание стволов деревьев, Г — гнилая древесина, к — кора живых деревьев; прописные буквы — вид обилен на данном субстрате; строчные буквы — вид произрастает на данном субстрате, но не обилен; цифры в скобках — проективное покрытие вида на почве; С — класс константности.

Таблица 20

Распределение числа видов мохообразных по субстратам  
в пойменных лесах Камчатки

Субстрат	Общее число видов экотопа и их доля во флоре (%)	Число специфических видов экотопа и их доля во флоре (%)
Почва	49 (47)	19 (39)
Гнилая древесина	65 (62)	21 (34)
Основания стволов	48 (46)	9 (19)
Кора	18 (17)	8 (45)

В пойменных сообществах мохообразные встречаются преимущественно на гнилой древесине и в прикорневой части деревьев (табл. 20). Наиболее богата эпиксильная группа, насчитывающая 65 видов (62% бриофлоры). Обильны: *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium rothemanum*, *Plagiomnium acutum*, *Brachythecium salebrosum*, *Lophocolea minor*, константны: *Campylium hispidulum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Bryhnia hultenii*, *Bryhnia novae-angliae*, *Amblystegium serpens*, *Lophocolea heterophylla*. Облигатными эпиксилитами являются: *Ceratodon purpureus*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Tetraphis pellucida*. При основании стволов деревьев отмечено 48 видов. Лишь один вид можно считать характерным для этого субстрата — *Anotodon longifolius*, образующий мощные обрастания в нижней части стволов старых, одиночно стоящих деревьев. Эпифитная группа мохообразных представлена 18 видами. Широко распространены: *Orthotrichum sordidum*, *Platygyrium repens*, *Ulota drummondii*, *Pylaisia polyantha*, *P. subcircinata*, *Ulota crispa*, *Frullania bolanderi*, *Leskeella nervosa*, иногда встречаются: *Iwatsukiella leucotricha*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Zygodon rupestris*, *Raiiella fujisana*. Большинство из них являются облигатными эпифитами. Выделена группа эпифитно-эпиксильных видов, характерных как для коры живых деревьев, так и для гнилой древесины: *Dicranum fragillifolium*, *Hypnum pallescens*, *Leskeella nervosa*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisia polyantha* (Нешатаева и др., 2005).

Основу бриофлоры пойменных лесов составляют широко распространенные в Голарктике бореальные и бореально-неморальные виды. Особый интерес представляют мхи с узким ареалом. Азиатско-североамериканский ареал имеет *Iwatsukiella leucotricha*, восточноазиатско-североамериканский — *Bryhnia hultenii*, *Rhizomnium nudum*, азиатский — *Trachycystis ussuriensis*. Преимущественно Восточной Азией ограничено распространение *Climacium japonicum*, *Mnium laevinerve*, *Pylaisia subcircinata*, *Raiiella fujisana*. Все эти виды находятся на Камчатке на северной границе своего ареала. Два вида, *Iwatsukiella leucotricha* и *Raiiella fujisana*, являются очень редкими и внесены в «Красную книгу Камчатки» (2007).

К классу печеночников относятся 19 видов из 9 семейств и 12 родов (табл. 21). Наиболее крупными являются семейства *Geocaliaceae* (5 видов), *Scapaniaceae* (4 вида), *Jungermanniaceae* (4 вида). К классу листостебельных мхов принадле-

Таблица 21

## Сравнительная характеристика бриофлоры пойменных, еловых и каменноберезовых лесов Камчатки

Показатели	Пойменные леса	Каменноберезняки	Ельники
Количество пробных площадей	18	18	10
Среднее проективное покрытие мохообразных, %	1–3	1–3	40–70
Общее число видов	101	88	55
в том числе:			
листочестебельных мхов	82	63	47
печеночных мхов	19	25	8
Доля печеночных мхов, %	19	28	14
Доля константных видов, %	17	18	35

жат 82 вида из 19 семейств и 48 родов. Наиболее богаты видами семейства *Mniaceae* (14 видов), *Brachytheciaceae* (13 видов), *Dicranaceae* (8 видов), *Hypnaceae* (7 видов) и роды *Brachythecium* (9 видов), *Plagiomnium* (5 видов), *Plagiothecium* (5 видов). Ведущее положение семейства *Mniaceae* и большое разнообразие рода *Plagiomnium* подчеркивают гигрофильный характер местообитаний, занимаемых пойменными сообществами. Высокое положение семейств *Brachytheciaceae*, *Dicranaceae* и рода *Plagiothecium* свидетельствует о бореальном характере бриофлоры пойменных лесов. Видовое разнообразие семейства *Hypnaceae* связано с хорошо представленным эпифитным комплексом.

**Лишайники.** В изученных сообществах пойменных лесов нами выявлено 153 вида и 2 разновидности лишайников и калиционидных грибов, относящихся к 55 родам и 31 семейству. Минимальное количество видов на пробной площади 28, максимальное 76. Приведенные показатели видового разнообразия лишайников не уступают полученным нами для каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки (Нешатаева и др., 2003а), но несколько ниже показателей для еловых лесов Центральной Камчатки (Нешатаева и др., 2004а). Таким образом, несмотря на меньшую продолжительность жизни ценозообразователей пойменных лесов и более высокую скорость проходящих в пойме динамических процессов, лишенофлора пойменных лесов является достаточно богатой. Увеличение разнообразия лишенофлоры ограничено высокой скоростью разложения валежа и его сильным затенением мощным травяным ярусом. Это снижает разнообразие доступных лишайникам микроместообитаний и субстратов. Высокое разнообразие лишенофлоры пойменных лесов определяется благоприятными условиями повышенной влажности и разнообразием древесных пород, на которых поселяются эпифитные лишайники. Анализ сходства видового состава лишайников пойменных, еловых и каменноберезовых лесов показал, что пойменные леса обладают наибольшей спецификой лишенофлоры. Коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского для каменноберезовых и пойменных лесов составил 56,4%, для еловых и пойменных



Таблица 22

Сходство состава флоры и константных видов мохообразных, лишайников и калициоидных грибов пойменных, еловых и камменноберезовых лесов Камчатки

Показатели	Пойменные леса — камменноберезняки	Пойменные леса — ельники	Камменноберезняки — ельники
Мохообразные:			
общий видовой состав	57	41	53
константные виды	31	23	57
Лишайники и калициоидные грибы:			
общий видовой состав	56,4	49,2	59,2
константные виды	29,3	27,9	47,9

Примечание. Цифрами обозначены значения коэффициента Сьеренсена-Чекановского, %.

лесов 49,2%, для камменноберезовых и еловых лесов 59,2% (табл. 22). В пойменных лесах встречено 48 видов лишайников (31,4%), не отмеченных ни в ельниках, ни в камменноберезняках. В основном это виды родов *Arthonia*, *Caloplaca*, *Phaeophyscia* и *Physconia*. Различия хорошо прослеживаются при сравнении состава константных видов лишайнофлор. Коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского для камменноберезовых и пойменных лесов 29,3%, а для еловых и пойменных лесов 27,9%. Этот же показатель для камменноберезовых и еловых лесов составляет 47,9% (табл. 22).

Ведущую роль в лишайнофлоре пойменных лесов играют эпифиты — 140 видов (91,5%). Наиболее богата эпифитами ива удская — 96 видов (62,7%), из них интересны: *Caloplaca caesiorufella*, *Hypogymnia pseudophysodes*, *Nephroma resupinatum*, *Ochrolechia pallescens*, *Pertusaria sommerfeltii* и *Physconia leucoleiptes*. На коре ольхи пушистой обнаружено 86 видов (56,2%), из них наиболее константны: *Melanelia septentrionalis*, *Parmelia squarrosa*, *Pertusaria multipuncta* и *Stenocybe pullatula*. Облигатными эпифитами являются 11 видов, в том числе *Arthonia punctiformis*, *Bryoria simplicior*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *Lecanora allophana*, *Pertusaria pertusa* и *Physcia dubia*. Менее разнообразен видовой состав лишайников на коре чозении, где выявлено 67 видов (43,8%). К числу облигатных эпифитов отнесены 6 видов, из них интересны: *Anisomeridium polypori* и *Pannaria rubiginosa*. На коре тополя выявлено 58 видов (37,9%), здесь встречены: *Caloplaca gordejevi*, *C. sorocarpa*, *Lecanora argentata*, *Phaeophyscia kairamoi*, облигатными эпифитами являются 9 видов: *Caloplaca xanthostigmoidea*, *Bacidia circumspecta*, *B. rubella*, *Leptogium burnetiae*, *Opegrapha culmigena*, *Phaeophyscia pyrrophora*, *Rinodina exigua* и др. Эпиксилы представлены небольшим числом видов — 34 (22,2%). Это связано с быстрым разрушением валежа и его сильным затенением. На свежем валеже сохраняется набор типично эпифитных видов. Наибольшее

Распределение лишайников пойменных лесов Камчатки по эколого-субстратным группам

Эколого-субстратные группы	Количество видов и доля в лишайнофлоре (%)	В том числе				
		на иве удской	на ольхе	на чозе-нии	на тополе	на ольховом стланике
Эпифиты	140 (91,5)	96 (62,7)	86 (56,2)	67 (43,8)	58 (37,9)	25 (16,3)
Эпиксилы	34 (22,2)	21 (13,7)	5 (3,3)	11 (7,2)		
Эпибриофилы	11 (7,2)					
Эпигейды	3 (2,0)					
Лишайнофилы	1 (0,6)					

число видов — 21 (13,7%) — обнаружено на окоренных стволах ив. На обнаженной древесине встречены: *Arthonia helvola*, *Calicium glaucellum*, *C. salicinum*, *Chaenotheca furfuracea*, *Cladonia rangiferina*, *Microcalicium disseminatum* и *Peltigera neopolydactyla*. На замшелых основаниях стволов деревьев и замшелом валеже, на дерновинках мхов отмечено 11 видов (7,2%) лишайников-эпибриофилов. Это виды родов *Biatora*, *Dimerella*, *Leptogium*, *Mycobilimbia*, *Nephroma*, *Peltigera* и *Rinodina*. К эпигейным лишайникам отнесено 3 вида (2,0%): *Peltigera canina*, *P. didactyla* и *P. polydactylon* (табл. 23). Развитию напочвенных видов лишайников препятствует сомкнутый ярус высокотравья (Нешатаева и др., 2005).

Важную роль в формировании лишайнофлоры играет разнообразие микроместообитаний, связанное с возрастными особенностями фитоценозов. На грубой, ребристой и трещиноватой коре старых ив, тополей и чозений развиваются листоватые лишайники из родов *Collema*, *Heterodermia*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Parmelia*, *Phaeophyscia*, *Physconia*, а также ряд накипных видов — *Caloplaca gordejevi*, *C. sorocarpa*, *Pachyphiale carneola*, *Rinodina sophodes* и другие. На тонкой гладкой коре молодых стволов и ветвей ивы удской и ольхи можно встретить *Arthonia radiata*, *A. ruana*, *Buellia disciformis*, *B. erubescens*, *Lecanora cateilea*, *Melanelia septentrionalis* и *Stenocybe pullatula*.

Древесные породы пойменных лесов являются относительно короткоживущими, поэтому четкой связи между видовым составом лишайников и возрастом древостоев выявить не удалось. В молодом (4–6 лет) чозеннике беднотравном (асс. *Chosenietum oligoherbosum*) лишайники отсутствуют. В чозенниках возрастом около 50 лет эпифитная лишайнофлора уже хорошо представлена (28–44 вида). В старовозрастных чозенниках высокое разнообразие лишайников (60–69 видов) обусловлено присутствием в древостое ольхи, ивы удской и тополя. Среди эпифитных лишайников обнаружен ряд видов-индикаторов старовозрастных лиственных лесов: *Bacidia rubella*, *Collema furfuraceum*, *C. leptaleum*, *C. nigrescens*, *C. occultatum*, *C. subflaccidum*, *Fuscopannaria ahlneri*, *Leptogium burnetiae*, *L. teretiusculum*, *Lobaria pulmonaria*, *L. scrobiculata*, *Nephroma resupinatum*, *Pachyphiale carneola* и

Таблица 24

Сравнительная характеристика лихенофлористического состава пойменных сообществ, старовозрастных еловых и каменноберезовых лесов Камчатки

Показатели	Ельники	Каменноберезняки	Пойменные леса
Количество пробных площадей	10	10	14
Общее количество видов лишайников и калициоидных грибов	172	151	153
в том числе лишайников	146	136	142
Количество калициоидных грибов и их доля в лихенофлоре (%)	26 (15)	15 (10)	11 (7,2)
Общее количество константных видов лишайников и калициоидных грибов и их доля в лихенофлоре (%)	83 (48)	36 (24)	47 (31)
Количество константных видов калициоидных грибов и их доля в лихенофлоре (%)	10 (6)	1 (<1)	2 (1)
Общее количество редких видов лишайников и калициоидных грибов и их доля в лихенофлоре (%)	58 (34)	81 (54)	68 (44)

*Pannaria rubiginosa* (Нешатаева и др., 2005). Эти виды хорошо известны как индикаторы старовозрастных лесов субокеанических районов Северной Европы.

Систематическая структура лихенофлоры пойменных сообществ характеризуется ведущей ролью семейств *Physciaceae* (22 вида, 14,4%), *Lecanoraceae* (14 видов, 9,2%), *Parmeliaceae* (14 видов, 9,2%), *Pertusariaceae* (13 видов, 8,5%), *Bacidiaceae* (11 видов, 7,2%) и *Collemataceae* (10 видов, 6,5%). Несколько меньше участие семейств *Cladoniaceae* (8 видов, 5,2%), *Arthoniaceae* и *Teloschistaceae* (по 7 видов, 4,6%). Подобный спектр ведущих семейств характеризует лихенофлору пойменных лесов Камчатки как неморальную с бореальными субокеаническими чертами (Нешатаева и др., 2005). Этим она существенно отличается от типично бореальных лихенофлор камчатских каменноберезовых и еловых лесов (Нешатаева и др., 2003а, б, 2004а, б). Состав ведущих родов также носит бореально-неморальные черты: по числу видов преобладают роды *Lecanora* (12 видов, 7,8%), *Cladonia*, *Pertusaria* (по 8 видов, 5,2%), *Arthonia*, *Caloplaca* (по 7 видов, 4,6%), *Collema*, *Peltigera*, *Phaeophyscia* и *Rinodina* (по 6 видов, 3,9%). Для лихенофлоры пойменных лесов характерно незначительное участие калициоидных грибов и лишайников (11 видов, 7,2%) (табл. 24).

### Особенности динамики пойменных лесов

Динамические процессы в пойменных лесах идут различными путями и темпами, в зависимости от особенностей поемного и аллювиального режимов. В изученных районах Камчатки, где распространены чозения и тополь, на свежем галечниковом аллювии развиваются молодые чозенники с участием тополя. Обе эти породы существуют на занимаемых ими участках поймы на протяжении одного

поколения. Чозения первой выпадает из состава пойменных древостоев, и происходит смена чозении тополем. Под пологом молодых чозениевых и тополево-чозениевых древостоев развивается травяной ярус из крапивы (асс. *Chosenietum urticosum*). По мере изреживания древесного яруса они сменяются чозенниками шеломайниковыми (асс. *Chosenietum filipendulosum*). После выпадения чозении из состава древостоя образуются старовозрастные тополевики шеломайниковые (асс. *Populetum filipendulosum*). Перестойные тополевики, во втором пологе древесного яруса которых присутствовала ольха, по мере выпадения тополя сменяются редкостойными ольшаниками шеломайниковыми (асс. *Alnetum hirsutae filipendulosum*). Возобновляясь вегетативно, ольха образует порослевые разреженные леса и редколесья. При отсутствии ольхи распадающиеся тополевые древостои сменяются монодоминантными шеломайниковыми сообществами. По мере выхода из пойменного режима ольшаники сменяются мезофильными разнотравными лугами и каменноберезняками (на дренированных местообитаниях) либо гигрофильными осоково-вейниковыми лугами (в условиях обильного грунтового увлажнения).

В районах, где не встречаются чозения и тополь, в поймах развиваются ивняки из ивы удской с участием ольхи пушистой. В ивовых молодняках, формирующихся в прирусловой пойме на молодом аллювии, в связи с высокой сомкнутостью древесного яруса и регулярным затоплением полыми водами, преобладают беднотравные сообщества. По мере развития поймы и изреживания древостоев беднотравные ивняки сменяются вейниковыми (асс. *Salicetum calamagrostidosum*) и крапивными (асс. *Salicetum urticosum*), а затем старовозрастными шеломайниковыми ивняками (асс. *Salicetum udensis filipendulosum*) и ольшаниками (асс. *Alnetum hirsutae filipendulosum*). Ива Шверина, активно заселяющая свежий аллювий и участвующая в формировании молодых и средневозрастных ивняков, в дальнейшем выпадает из их состава.

#### 4.4. Стланиковая и кустарниковая растительность

Стланиковая растительность п-ова Камчатка представлена сообществами кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), ольхового стланика (*Alnus kamtschatica* (Regel) Kom. (syn.: *A. fruticosa* Pall. s.l.) и рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia* (Cham.et Schlecht.) M. Roem.). Стланиковые сообщества приурочены к горным районам полуострова и образуют субальпийский пояс растительности, простирающийся от приморских склонов (в южных и юго-восточных районах полуострова) до высот 1000–1100 м над уровнем моря (в центральных районах). Отдельные пятна стлаников отмечены в горно-тундровом поясе до высот 1200 м над уровнем моря.

В настоящее время сообщества кедрового стланика широко распространены в горных и приморских районах полуострова, однако на Южной и Восточной Камчатке обычно занимают меньшие площади, чем ольховники. Кедровостланики

встречаются на высотах от 450–800 до 1000–1200 м над уровнем моря и приурочены обычно к мезоолиготрофным, хорошо дренированным местообитаниям.

#### 4.4.1. Сообщества кедрового стланика — формация *Pineta pumilae*

Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.) широко распространен в Северо-Восточной Азии, имеет ангаро-пацифический ареал. Сообщества кедрового стланика занимают обширные территории Восточной Сибири и Дальнего Востока, встречаясь к востоку от р. Лена до побережья Тихого океана и к северу от хребтов Большой и Малый Хинган, Тукурингра, Сихотэ-Алинь до Чукотки (рис. 12). По данным М.И. Грушина (1961), сообщества кедрового стланика занимают около 41% лесопокрытой площади Камчатской области, что составляет около 8,6 млн га. В Магаданской области его сообщества занимают 10,8 млн га, или около 50% лесопокрытой площади (Науменко, 1969), в Якутии — 5,3 млн га.

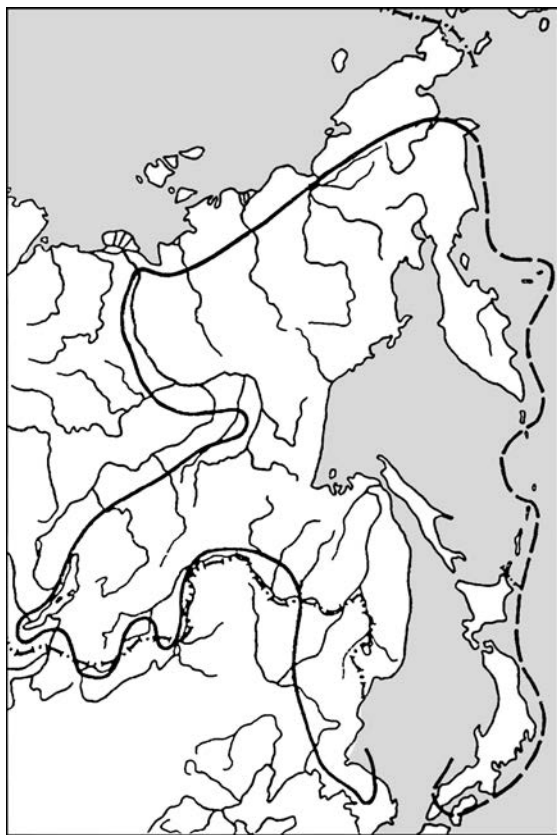


Рис. 12. Ареал *Pinus pumila* (Pall.) Regel (по: Бобров, 1978).

По происхождению кедровый стланик является молодым видом. По мнению большинства авторов (Тихомиров, 1946, 1949; Васильев, 1958; Уткин, 1961; Моложников, 1975, 1976; Удра, 1978, и др.), этот вид произошел от кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour.). Другие авторы (Комаров, 1927; Малышев, 1960, и др.) сближают его с японской сосной (*P. parviflora* Sieb. et Zucc.). Третьи (Бобров, 1978) — с *P. albicaulis* Engelm., распространенной в Скалистых горах Северной Америки. Данные о времени и месте возникновения вида также различны: Б.А. Тихомиров (1946, 1949) считает, что кедровый стланик образовался в третичный период на территории древней Ангариды. По мнению В.Б. Сочавы (1945) — в этот же период, в пределах Берингии. А.И. Уткин (1961) полагает, что вид возник на гольцах Северо-Восточной Азии в позднем плиocene. И.Ф. Удра (1978) пришел к выводу, что вычленению нового вида способствовало ран-

неплейстоценовое похолодание климата и медленное поднятие территории Колымского нагорья. На Камчатку кедровый стланик проник в раннем плейстоцене и расселился по полуострову вместе с тундровой растительностью (Любимова, 1961).

### Эколого-биологические особенности кедрового стланика

Жизненную форму кедрового стланика трактуют по-разному. Большинство авторов (Комаров, 1927, 1940; Городков, 1935а; Воробьев, 1937; Тихомиров, 1949; Сочава, 1956; Васильев, 1956; Гроссет, 1959а, б; Моложников, 1975; Кабанов, 1977, и др.) считают кедровый стланик древовидным кустарником. Другие (Сочава, Лукичева, 1953; Колесников, 1969; Колищук, 1971) называют стелющимся деревом. И.Г. Серебряков (1962) относит его к особой жизненной форме стланца, характеризующейся тем, что наибольшей интенсивностью роста в длину и толщину, а также наибольшей долговечностью обладают надземные горизонтальные побеги (а не вертикальные, как у прямостоячих кустарников). Такого же мнения придерживаются С.А. Пивник (1958) и Б.А. Тихомиров (Тихомиров, Пивник, 1961). Известны три основные формы роста кедрового стланика: кустообразная, полудревовидная и древовидная. Наиболее распространена кустообразная форма роста, которая, в зависимости от условий местообитания, бывает чашевидной (в закрытых от ветра долинах, на песках и вулканических пеплах) и стелющейся — на горных склонах, обдуваемых ветрами участках и песчаных береговых валах. На Камчатке преобладает стелющаяся форма кедрового стланика. Полудревовидная и древовидная формы встречаются крайне редко. Под пологом леса кедровый стланик достигает высоты 4–5 м, в горах он существенно ниже (до 2–3 м), в горно-тундровом поясе стланик имеет высоту около 50 см. Кедровый стланик образует придаточные корни, его лежащий ствол и ветви укореняются. После 60 лет способность к образованию придаточных корней снижается, а к 100 годам прекращается совсем. У стелющейся формы стланика развитие придаточных корней продолжается в течение всей жизни (Пивник, 1958). Предельный возраст кедрового стланика от 230 лет (Стариков, Дьяконов, 1954) до 1000 лет (Моложников, 1975). Нами на Камчатке были отмечены экземпляры кедрового стланика, насчитывающие 350 годичных колец. Б.А. Тихомиров (1949) высказал предположение о «вечности» этого растения, заключающейся в постоянном нарастании новых побегов и отмирании старых.

Способность к полеганию — важная биологическая особенность стланика, позволяющая ему занимать крайне суровые местообитания (Серебряков, 1962). Г.Э. Гроссет (1959а, б) считал, что полегание стланика при температуре ниже 0 °С связано с неодинаковой величиной сокращения различных типов древесины при замерзании. В.Н. Моложников (1975) установил, что механизм полегания стланика обусловлен кристаллизацией воды в клетках древесины: при низких температурах происходит распираание клеток.

Кедровый стланик имеет широкий экологический ареал и может встречаться как на приморских песках, так и в горных лишайниковых тундрах. Он довольно

требователен к освещению: под пологом древостоя встречается при сомкнутости древесного яруса не более 0,2–0,3. При сомкнутости древесного яруса более 0,3 прекращается образование семян стланика, а при сомкнутости 0,6–0,8 он постепенно отмирает. К почвенному богатству стланик не требователен. Он способен произрастать на каменистых и щебнистых склонах, рыхлых и бедных вулканокластических отложениях (пеплах, шлаках), примитивных почвах. На Камчатке он первым заселяет перевейные и перемытые пески сухих речек, отложения вулканического песка и пепла, каменные россыпи.

Вегетационный период кедрового стланика на Камчатке длится около 100 дней, с мая по сентябрь. Пробуждение почек происходит в конце мая. Рост хвои длится до конца июля. Опыление происходит во второй декаде июля. Семена созревают в начале сентября, урожайные годы повторяются периодически, обычно один раз в 3–4 года. Средний урожай с 1 га составляет 100–150 кг семян (Стариков, Дьяконов, 1954; Моложников, 1975). Семена кедрового стланика разносятся кедровкой (*Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis* Barret-Hamilton), белкой (*Sciurus vulgaris jacutensis* Ognev.) и некоторыми другими видами животных, которые закапывают их в качестве запасов. Часть этих семян прорастает, образуются пучки всходов. В дальнейшем выживают наиболее жизнеспособные всходы и подрост с возрастом теряет свой групповой характер (Пивник, 1958).

Запасы живой фитомассы кедровостланиковых сообществ варьируют от 40 до 110 т/га сухого вещества. Надземная фитомасса стланика в среднем составляет 790 ц/га сухого вещества: 70% — фитомасса ветвей, 8–18% — стволовая древесина, 18% — хвоя. Запас хвои составляет 2–9,8 т/га, а ее годичный прирост — 0,1–2,9 т/га (Schidei, 1963; Котляров, 1977). Наименьшие запасы (25–50 т/га) характерны для суровых условий горной кустарниковой тундры, наибольшие (50–110 т/га) — для равнинной лесотундры. По соотношению надземной и подземной фитомассы (4 : 1) и величине ежегодного прироста кедровостланиковые сообщества сходны с лесными фитоценозами (Котляров, 1977, 1978).

### Классификация сообществ кедрового стланика

Перечни ассоциаций кедрового стланика для различных районов Сибири и Дальнего Востока приведены в работах многих авторов (Городков, 1935а, б; Воробьев, 1937; Кабанов, 1937, 1940; Васильев, 1956; Колесников, 1969; Котляров, 1973, 1977; Васильев, Чумин, 1979, и др.). Наиболее подробные классификации приведены в работах Б.А. Тихомирова (1946, 1949), С.А. Пивник (1958) и В.Н. Моложникова (1975), посвященных экологии, особенностям распространения и основным ассоциациям кедрового стланика в Пенжинском крае, Якутии и Прибайкалье.

Первые упоминания о сообществах кедрового стланика на Камчатке встречаются у С.П. Крашенинникова (1755), который писал: «Кедрового стланца... много в горах. Он ничем не отличается от кедра, но во много раз меньше и стелет-

ся по земле. Его шишки и орехи в два раза меньше по сравнению с кедровыми».

Первая общая характеристика сообществ формации *Pineta pumilae* на Камчатке дана В.Л. Комаровым (1912, 1940). Он выделял чистые заросли кедрового стланика и смешанные сообщества, приуроченные к каменистым склонам. Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) на Южной Камчатке выделил три ассоциации кедровников. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) различал в Центральной долине р. Камчатка четыре ассоциации кедровников и относил формацию *Pineta pumilae* к типу растительности кустарников (*Frutices*). Нами (Нешатаева, 1983а, б, 1986, 1988а, 1994а, 2002а; Нешатаев, Нешатаева, 1985, и др.) изучены сообщества кедрового стланика в Кроноцком заповеднике (Восточная Камчатка), Центральной долине Камчатки, районах Срединного хребта, на западном побережье, на северо-востоке полуострова, на о. Карагинский и Южной Камчатке.

В результате проведенной эколого-фитоценотической классификации сообществ кедрового стланика на Камчатке выделены 15 ассоциаций и 33 субассоциации, относящиеся к 9 группам ассоциаций.

#### Эколого-фитоценотическая классификация сообществ кедрового стланика

Формация *Pineta pumilae* — сообщества кедрового стланика

- Группа асс. 1. *Pineta pumilae pura* — кедровостланики мертвопокровные
- Асс. 1. *Pinetum pumilae oligoherbosum* — кедровостланик беднотравный
- Субасс. 1.1. *typicum* — типичная
- Субасс. 1.2. *oligofruticulosum* — беднокустарничковая
- var. *typicum*; var. *turfosum*
- Группа асс. 2. *Pineta pumilae hylocomiosa* — кедровостланики зеленомошные
- Асс. 2. *Pinetum pumilae hylocomiosum* — кедровостланик зеленомошный
- Субасс. 2.1. *typicum* — типичная
- Субасс. 2.2. *oligoherbosum* — беднотравная
- Субасс. 2.3. *oligofruticulosum* — беднокустарничковая
- Субасс. 2.4. *calamagrostidosum* — вейниковая
- Группа асс. 3. *Pineta pumilae sphagnosa* — кедровостланики сфагновые
- Асс. 3. *Pinetum pumilae sphagnosum girgensohnii* — кедровостланик гиргензоново-сфагновый
- Субасс. 3.1. *typicum* — типичная
- Субасс. 3.2. *laricetosum* — лиственнично-сфагновая
- Группа асс. 4. *Pineta pumilae fruticulosa* — кедровостланики кустарничковые
- Асс. 4. *Pinetum pumilae hylocomioso-fruticulosum* — кедровостланик зеленомошно-кустарничковый
- Субасс. 4.1. *typicum* — типичная
- Субасс. 4.2. *laricetosum* — в лиственничном редколесье
- Субасс. 4.3. *chamaemori-rubosum* — морошковая



- Асс. 5. *Pinetum pumilae herboso-fruticulosum* — кедровостланик травяно-кустарничковый  
Субасс. 5.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 5.2. *calamagrostidosum* — вейниковая
- Группа асс. 5. *Pineta pumilae herbosa* — кедровостланики травяные
- Асс. 6. *Pinetum pumilae nanoherbosum* — кедровостланик низкотравный  
Субасс. 6.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 6.2. *maianthemosum dilatatae* — майниковая  
Субасс. 6.3. *gymnocarpiosum* — голокучниковая
- Асс. 7. *Pinetum pumilae chamaemori-rubosum* — кедровостланик морошковый  
Субасс. 7.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 7.2. *chamaepericlymenosum* — дереновая
- Асс. 8. *Pinetum pumilae equisetosum sylvatici* — кедровостланик хвощовый  
Субасс. 8.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 8.2. *hylocomiosum* — зеленомошно-хвощовая  
Субасс. 8.3. *calamagrostidosum* — вейниково-хвощовая
- Асс. 9. *Pinetum pumilae calamagrostidosum* — кедровостланик вейниковый  
Субасс. 9.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 9.2. *chamaemori-rubosum* — морошковая  
Субасс. 9.3. *lerchenfeldiosum* — луговиковая
- Группа асс. 6. *Pineta pumilae pteridosa* — кедровостланики папоротниковые
- Асс. 10. *Pinetum pumilae dryopteridosum* — кедровостланик щитовниковый  
Асс. 11. *Pinetum pumilae phegopteridosum* — кедровостланик буковниковый
- Группа асс. 7. *Pineta pumilae fruticosa* — кедровостланики кустарниковые
- Асс. 12. *Pinetum pumilae sorbosum sambucifoliae* — кедровостланик рябиновый  
Субасс. 12.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 12.2. *hylocomiosum* — зеленомошно-рябиновая
- Асс. 13. *Pinetum pumilae spiraeosum beauverdianae* — кедровостланик спиреевый  
Субасс. 13.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 13.2. *hylocomiosum* — зеленомошная
- Группа асс. 8. *Pineta pumilae rhododendrosa* — кедровостланики рододендроновые
- Асс. 14. *Pinetum pumilae rhododendrosum aurei* — кедровостланик рододендроновый  
Субасс. 14.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 14.2. *fruticulosum* — кустарничковая  
Субасс. 14.3. *chamaemori-rubosum* — морошковая
- Группа асс. 9. *Pineta pumilae lichenosa* — кедровостланики лишайниковые
- Асс. 15. *Pinetum pumilae cladinosum* — кедровостланик кладиновый  
Субасс. 15.1. *typicum* — типичная  
Субасс. 15.2. *hylocomiosum* — зеленомошно-кладиновая

Группа асс. 1. *Pineta pumilae pura* — кедровостланики мертвопокровные.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются мощной подстилкой (до 10 см) и крайне разреженным напочвенным покровом, покрытие которого не превышает 5%. Особенности мертвопокровных кедровостлаников являются высокая сомкнутость стланикового яруса (0,9–1,0) и бедный видовой состав сообществ, не превышающий 5–7 видов сосудистых растений на пробной площади (100 м<sup>2</sup>). На пробной площади насчитывается в среднем 200–300 стволиков кедрового стланика, их диаметр не более 8–10 см. Моховой покров обычно отсутствует либо представлен единичными моховыми дернинками.

Синдинамика. По нашему мнению, подтверждающему взгляды других авторов (Колесников, 1969; Моложников, 1975, и др.), мертвопокровные кедровостланики являются возрастной стадией зеленомошных. При дальнейшем росте стланика произойдет отмирание части стволиков, изреживание полога, под кронами поселятся зеленые мхи, кустарнички и другие виды. По сведениям С.А. Пивник (1958), Б.А. Тихомирова и С.А. Пивник (1961) и Л.Н. Тюлиной (1976), мертвопокровные кедровостланики часто развиваются на месте сгоревших горных лесов.

Распространение. Сообщества группы распространены по всему ареалу формации и встречаются на Сахалине (Кабанов, 1940), в Охотии (Воробьев, 1937; Васильев, Чумин, 1979), Анадырском крае (Васильев, 1956), Пенжинском крае (Городков, 1935а, б), Якутии (Пивник, 1958), Прибайкалье (Моложников, 1975, 1986), Сихотэ-Алине (Колесников, 1969) и Японии (Kobayashi, 1971). На Камчатке мертвопокровные кедровостланики указаны для юго-восточной части полуострова (Hultsn, 1974), Центральной долины (Липшиц, Ливеровский, 1937), Восточной Камчатки (Комаров, 1940; Нешатаева, 1983а, б, 1988а, 1994а) и Южной Камчатки — долины р. Паужетка (Трулевич, Плотникова, 1974) и Южно-Камчатского заказника (Нешатаева, 1988в, 2002а).

Асс. 1. *Pinetum pumilae oligoherbosum* — кедровостланик беднотравный (табл. 25).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0,8–0,9. Напочвенный покров разрежен (до 5%) и состоит из единичных особей травянистых растений — *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Solidago spiraeifolia*. В среднем на пробной площади отмечено 3–5 видов сосудистых растений. Моховой ярус не выражен, мхи встречаются единично либо латками, не превышающими в диаметре 5 см, их общее покрытие до 5%. Кустарнички и лишайники отсутствуют. Кустарниковый ярус разрежен (проективное покрытие около 5%), образован *Sorbus sambucifolia* и *Spiraea beauverdiana*.

Распространение. На Камчатке беднотравные кедровостланики встречены нами в Кроноцком заповеднике (Восточная Камчатка), на юге полуострова (Южно-Камчатский заказник), в Центральной долине, западном побережье (мыс Бабушкина) и Юго-Восточной Камчатке (хр. Вацкажац).

Таблица 25

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Pinetum pumilae oligoherbosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>						Субасс. <i>oligofruticulosum</i>					
	Номера описаний											
	202	958	54	53	52	821	1593	248	92	141	163	155
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,9	0,8	0,8	0,8	0,9	0,9	0,8	0,8	0,8	0,9	0,9	0,9
<b>Кустарники, покрытие, %</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	+	<b>10</b>			<b>5</b>	<b>2</b>	<b>5</b>
<i>Spiraea beauverdiana</i>	5	2	5	+	+	+	10			5	2	5
<i>Sorbus sambucifolia</i>	+	1		10	10	+						
<i>Betula exilis</i>									5		+	5
<b>Кустарнички, покрытие, %</b>							+	+	<b>5</b>	+	+	+
<i>Vaccinium uliginosum</i>							+			+		+
<i>V. minus</i>							+	+	1			
<i>Ledum decumbens</i>							+	+	1	+	+	+
<i>Empetrum nigrum</i>								+	1		+	1
<b>Травы, покрытие, %</b>	+	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>5</b>		<b>1</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>5</b>
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	+	1	5	+	+	5			1		1	5
<i>Solidago spiraeifolia</i>		1	+	+	+							
<i>Trientalis europaea</i>		1			+	1						+
<i>Maianthemum dilatatum</i>		1		1	+							
<i>Lycopodium annotinum</i>	+					1				5		
<i>Linnaea borealis</i>		1				3						1
<i>Equisetum sylvaticum</i>									+		+	1
<i>Rubus chamaemorus</i>										+	+	1
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>										5	+	+
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие</b>	<b>5</b>	+	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>5</b>		<b>15</b>		<b>5</b>	+	<b>15</b>	
<i>Pleurozium schreberi</i>					1		5		2			
<i>Polytrichum commune</i>		+					10		+			
<i>P. juniperinum</i>	1			1	+							
<i>Dicranum scoparium</i>	1	+	1	1	1				+			
<i>D. congestum</i>	+			1	5							
<i>Sanionia uncinata</i>	1				1	+						
<i>Hypnum pallescens</i>				+	1							
<i>Ptilidium ciliare</i>				1	1				+			

Примечание. Отмечены также: *Alnus kamtschatica* — 958: 10, 53: +; *Rhododendron aureum* — 958: 1, 141: +; *Lonicera chamissoi* — 54: 1; *L. caerulea* — 155: 2; *Betula divaricata* — 92: 5; *Lerchenfeldia flexuosa* — 958: +; *Heracleum lanatum* — 54: 1; *Hierochloë alpina* — 1593: 5; *Polytrichum alpinum* — 52: 1; *Dicranum majus* — 202: 1; *D. bergeri* — 92: +; *D. fuscescens* — 92: +; *Hypnum callichromum* — 1593: +; *Brachythecium salebrosum* — 54: 1; *Plagiothecium denticulatum* — 54: 1; *P. laetum* — 92: +; *Pohlia sphagnicola* — 92: +; *Brachythecium curtum* — 52: +, 53: +; *Cladonia elongata* — 92: 1; *C. chlorophaea* — 52: +; *C. gonecha* — 53: +; *C. pityrea* — 53: +.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах от 100–200 м до 600–800 м, совпадая по высотной приуроченности с зеленомошными кедровостланиками, возрастной стадией которых они являются. Беднотравные кедровостланики встречаются чаще на склонах небольшой крутизны южных и юго-восточных экспозиций.

Субасс. 1.1. *typicum* — диагностические признаки субассоциации совпадают с признаками ассоциации.

Субасс. 1.2. *oligofruticulosum* — беднокустарничковая. Сообщества субассоциации отличаются наличием крайне разреженного кустарничкового яруса (до 3%), образованного *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Equisetum sylvaticum*, *Betula exilis*. Кустарниковый ярус (покрытие до 10%) образован *Spiraea beauverdiana*, *Rhododendron aureum* и др. Травы представлены единично: *Calamagrostis langsdorffii*, *Lycopodium annotinum*, *Chamerion angustifolium*. Моховой ярус разрежен, образован зелеными мхами: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum* spp.

Сообщества субассоциации встречаются на высотах 700–900 м на Восточной Камчатке (Кроноцкий заповедник) и в северных районах полуострова (залив Корфа, пос. Оссора), а также на о. Карагинский. Приурочены к более бедным и сухим местообитаниям, чем беднотравные кедровостланики. В пределах субассоциации мы выделяем два варианта.

Var. *typicum* — диагностические признаки варианта совпадают с признаками субассоциации.

Var. *turfosum*. Сообщества варианта описаны на реликтовых торфяниках о. Карагинский. Видовой состав сообществ var. *turfosum* отличается высокой константностью *Rubus chamaemorus* (покрытие 1–3%), *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*.

Синдинамика. Сообщества мертвопокровных кедровостлаников представляют собой начальные стадии возрастного сукцессионного ряда. В ходе сукцессии беднотравные кедровостланики будут сменяться беднотравно-зеленомошными, затем зеленомошными или травяными, беднокустарничковые — беднокустарничково-зеленомошными. Сообщества субасс. *turfosum* будут сменяться морошково-кустарничковыми кедровостланиками на торфе, описанными на о. Карагинский.

Группа асс. 2. *Pineta pumilae hylocomiosa* — кедровостланики зеленомошные.

Диагностические признаки. Особенностью сообществ группы является развитие мохового яруса (покрытие 80–90%), образованного лесными зелеными мхами-мезофитами: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum scoparium*, *D. congestum*, *D. majus*, *Hypnum pratense* и др. Средняя сомкнутость кедрового стланика составляет 0,8. Все подчиненные ярусы, кроме мохового, разрежены. Средний диаметр ветвей кедрового стланика составляет 10–12 см. На пробной площади насчитывается в среднем 130–140 стволиков стланика.

Распространение. Сообщества группы описаны в Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976, 1986), Сихотэ-Алине (Колесников, 1969), Охотии (Воробьев, 1937;

Васильев, Чумин, 1979), Хамар-Дабане (Дмитриева, 1978), Пенжинском крае (Тихомиров, 1949) и Японии (Kobayashi, 1971). На Камчатке зеленомошные кедровостланики указаны для юга полуострова (Hultsn, 1974), Восточной Камчатки, Срединного хребта (Нешатаева, 1983а, б, 1986).

Асс. 2. *Pinetum pumilae hylocomiosum* — кедровостланик зеленомошный (табл. 26).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0,7–0,9. Травяно-кустарничковый ярус разрежен (покрытие до 5–10%). Кустарничковый ярус образован *Spiraea beauverdiana*, *Rhododendron aureum*, *Lonicera caerulea*, его покрытие не превышает 10%. Моховой ярус мощностью до 8–10 см, его покрытие 80–95%. Лишайники отсутствуют или представлены единично.

Синэкология. Сообщества группы встречаются на высотах 200–400 и 750–900 м над уровнем моря, приурочены преимущественно к склонам северных и западных экспозиций (Нешатаев, Нешатаева, 1985).

Субасс. 2.1. *typicum* — диагностические признаки субассоциации совпадают с признаками ассоциации.

Субасс. 2.2. *oligoherbosum* — беднотравная. Сообщества субассоциации отличаются присутствием трав: *Linnaea borealis*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Equisetum arvense*. Кустарнички отсутствуют. Моховой ярус (80–95%) образован *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. congestum*; из лишайников отмечены: *Cladina stellaris*, *Cladonia maxima*, *Peltigera aphthosa*. Сообщества субассоциации в ходе возрастной сукцессии сменяют сообщества беднотравных кедровостлаников, а далее сменяются низкотравными кедровостланиками.

Субасс. 2.3. *oligofruticosum* — беднокустарничковая. Сообщества субассоциации характеризуются наличием разреженного кустарничкового яруса (5–10%), образованного *Vaccinium minus*, *V. uliginosum*, *Ledum decumbens*. В моховом ярусе (70–90%) обычны: *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*, *Hypnum pratense*. Сообщества приурочены к высотам 750–850 м над уровнем моря и в процессе возрастных смен сменяются зеленомошно-кустарничковыми сообществами.

Субасс. 2.4. *calamagrostidosum* — вейниковая. Особенностью сообществ субассоциации является наличие разреженного травяного яруса (10–15%), образованного вейником (*Calamagrostis langsdorffii*). Единично встречаются: *Ledum decumbens*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Rubus arcticus* и др. Кустарничковый ярус разрежен (10–15%), образован: *Spiraea beauverdiana*, *Rhododendron aureum*, *Lonicera caerulea*. В моховом ярусе (покрытие 60–80%) обычны: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata* (табл. 26). Сообщества приурочены к высотам 400–750 м над уровнем моря, встречаются на плоских участках водоразделов, в средних условиях увлажнения и почвенного богатства. Сообщества субассоциации являются производными от беднотравных кедровостлаников и в ходе

Таблица 26

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Pinetum pumilae hylocomiosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>oligoherbosum</i>				Субасс. <i>oligofruticulosum</i>			Субасс. <i>calamagrostidosum</i>		
	Номера описаний									
	478	2198	1319	1580	811	146	2307	848	217	150
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,9	0,8	0,7	0,9	0,6	0,8	0,9	0,7	0,8	0,8
<b>Кустарники, покрытие, %</b>		<b>5</b>	+		<b>4</b>	<b>5</b>	+	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>15</b>
<i>Spiraea beauverdiana</i>		5	+		3	5	+	10	5	10
<i>Lonicera caerulea</i>			+		1			5		
<i>Rhododendron aureum</i>						5			5	5
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>	<b>5</b>	+	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>
<i>Linnaea borealis</i>	+	+	1	+	+					
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>		+			+	+		10	10	10
<i>Trientalis europaea</i>	+		+	+						
<i>Equisetum arvense</i>	+		+	+						
<i>Lycopodium annotinum</i>	3			+				1		
<i>Maianthemum dilatatum</i>	+			+				1		
<i>Ledum decumbens</i>					1	+	+		+	+
<i>Vaccinium uliginosum</i>					1		10		+	
<i>V. minus</i>						5	+	1		
<i>Rubus arcticus</i>								2		3
<i>Aconogonon tripterocarpum</i>									+	+
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>95</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>60</b>	<b>60</b>
<i>Polytrichum commune</i>	15	10	30	40	60	10	20		20	25
<i>Pleurozium schreberi</i>	10	5		5	20	50	20	70	10	10
<i>Dicranum scoparium</i>	10		50	50			20	10	5	
<i>D. congestum</i>		60				10				5
<i>D. majus</i>						10	10		5	
<i>Sanionia uncinata</i>									20	10

Примечание. Отмечены также: *Sorbus sambucifolia* — 2198: 5; *Equisetum sylvaticum* — 2198: +; *Diphasiastrum complanatum* — 848: 1; *Gymnocarpium dryopteris* — 478: 2; *Solidago spiraeifolia* — 848: 1; *Saussurea pseudo-tilesii* — 848: 1; *Iris setosa* — 848: 1; *Hypnum pallescens* — 146: 10; *Cladina arbuscula* — 2307: 5; *C. stellaris* — 2198: 5; *Cladonia macroceras* — 2198: +; *C. gracilis* — 2307: 1; *Peltigera aphthosa* — 1580: +.

возрастных сукцессий сменяются вейниковыми, вейниково-спиреевыми и зелено-мошно-спиреевыми кедровостланиками.

Группа асс. 3. *Pineta pumilae sphagnosa* — кедровостланики сфагновые.

Диагностические признаки. Для сообществ группы характерно преобладание в моховом ярусе сфагнов (покрытие 40–90%), доминирует *Sphagnum girgensohnii*,

Таблица 27

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Pinetum pumilae sphagnosum girgensohnii*

Ярусы, виды	Номера описаний													
	311	589	2187	1861	1876	1994	2067	28	29	31	32	33	47	
<i>Larix cajanderi</i> , экз.				2	2	2	1			2	1	1	1	
<b>Стланиковый ярус, сомкнутость</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>0,9</b>	<b>0,9</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>	<b>0,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,6</b>	<b>0,5</b>	<b>0,7</b>	<b>0,8</b>	
<i>Pinus pumila</i>	0,7	0,7	0,9	0,9	0,7	0,7	0,7	0,5	0,5	0,6	0,5	0,5	0,8	
<i>Alnus kamtschatica</i>			+	+	+							0,2	+	
<b>Кустарниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>+</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>1</b>		
<i>Spiraea beauverdiana</i>	+	10	10	10	5	10	5	5	1	1	5	1		
<i>Sorbus sambucifolia</i>	+	20												
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>		<b>10</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>1</b>	<b>25</b>	<b>35</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	
<i>Vaccinium uliginosum</i>		5	5	+	15	20	20	1		1				
<i>V. minus</i>		1	3	+	8	10	5	+		1	3	1		
<i>Ledum decumbens</i>		5	5	7	10	40	20	40	1	15	25		20	
<i>Empetrum nigrum</i>			5	5	3			1		5	10			
<i>Oxycoccus microcarpus</i>					+			+			+			
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	1	2		+		+	5	+	20					
<i>Linnaea borealis</i>	1	1	+	+				+	1	5	5	1	5	
<i>Lycopodium annotinum</i>	1	1							3			10	10	
<i>Maianthemum dilatatum</i>	1	3												
<i>Poa pratensis</i> var. <i>alpigena</i>								3		2	3			
<i>Equisetum arvense</i>		+					+							
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>90</b>	<b>70</b>	<b>95</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>70</b>	<b>50</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>95</b>	<b>90</b>	<b>50</b>	<b>80</b>	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	60	40	50	90	80	60	40	75	70	60	70	20	30	
<i>Pleurozium schreberi</i>	5	10	40	+	5	10		1		25	10	5	25	
<i>Polytrichum commune</i>	10	20	3	+	2	+				5			10	
<i>Dicranum majus</i>					1				5		10	3		
<i>D. flagilifolium</i>								1	5			10	1	
<i>D. congestum</i>	5	5								5				
<i>Polytrichum juniperinum</i>					+	10						1		
<i>Hypnum subplicatile</i>								1	5			1	5	
<i>Sanionia uncinata</i>									5	2		1	1	
<i>Hylocomium splendens</i>											+	+		
<i>Plagiothecium curvifolium</i>							5			+	+			
<i>Ptilidium ciliare</i>									1		1	1	1	
<i>Cladina arbuscula</i>				+	5									
<i>C. rangiferina</i>					5					1				

Окончание таблицы 27

Ярусы, виды	Номера описаний												
	311	589	2187	1861	1876	1994	2067	28	29	31	32	33	47
<i>Cladonia ectosyna</i>			+					+		+	+	+	
<i>C. gonecha</i>								+		+			
<i>C. digitata</i>									+			+	

Примечание. Отмечены также: *Betula ermanii* (возобновление) — 33: +; *Lonicera caerulea* — 589: 2; *Rhododendron aureum* — 2187: 3; *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis* — 2067: +; *Trientalis europaea* — 311: 1; *Festula altaica* — 1861: +; *Carex pallida* — 1861: +; *Rubus arcticus* — 2067: +; *Gymnocarpium dryopteris* — 28: +; *Sphagnum subtile* — 1876: 10; *S. nemoreum* — 31: 30; *S. fuscum* — 2067: 15; *Dicranum scoparium* — 32: 5; *Polytrichum alpestre* — 28: 1; *P. alpinum* — 29: +; *Bryhnia novae-anglica* — 29: 1; *Cladina stellaris* — 31: 1; *Peltigera aphthosa* — 2067: 1; *Cladonia macroceras* — 28: +; *C. pityrea* — 32: +; *C. deformis* — 33: +; *C. cornuta* — 47: +; *C. sub-squamata* — 47: +.

иногда встречаются также *S. capillifolium*, реже *S. fuscum*. В сообществах группы хорошо развит кустарничковый ярус (10–40%), где преобладают: *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, встречаются *Empetrum nigrum*, *Vaccinium minus*, *Betula exilis*. Травы отмечены единично. Сфагновые кедровостланики встречаются на всем ареале формации, описаны в Амурской обл. (Тихомиров, 1949), Анадырском крае (Васильев, 1956), Пенжинском районе (Городков, 1935а, б), Магаданской обл. (Докучаева, 1985), Якутии (Пивник, 1958), Охотии (Воробьев, 1937; Котляров, 1973, 1977, 1978; Васильев, Чумин, 1979), Сихотэ-Алине (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976, 1986), на юге Камчатки (Hultsn, 1974).

Асс. 3. ***Pinetum pumilae sphagnosum girgensohnii*** — кедровостланик гиргензоново-сфагновый.

Синморфология. Сомкнутость кедрового стланика 0,5–0,9, подлесок разрежен (не более 5–10%), из *Spiraea beauverdiana*. Кустарничковый ярус (10–30%) образован: *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*. Отмечен также *Oxycoccus microcarpus*. В травяном ярусе (5–10%) с высокой константностью встречаются: *Calamagrostis langsdorffii*, *Linnaea borealis*, отмечены: *Lycopodium annotinum*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*. Моховой ярус (покрытие 50–90%) образован *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. fragilifolium*, *Hypnum plicatum*. Покрытие *Sphagnum girgensohnii* 40–90%. В ряде случаев встречаются и другие виды сфагновых мхов (*S. capillifolium*, *S. fuscum*), однако их суммарное покрытие не превышает 10–30%. Лишайники обычно отсутствуют или единичны (табл. 27).

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на крутых склонах бортов долин горных рек, где имеется интенсивный поверхностный и внутрипочвенный сток, иногда в присклоновых западинах и на окрайках болот, где в состав сообществ заходит *S. fuscum*.



Таблица 28

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Pinetum pumilae hylocomioso-fruticulosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>						Субасс. <i>laricetosum</i>					
	Номера описаний											
	68	61	62	40	30	42	2078	1951	1970	1955	1779	2073
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,8	0,8	0,5	0,7	0,5	0,7	0,5	0,7	0,7	0,6	0,5	0,7
<i>Larix cajanderi</i> , экз.							1	1	1	2	1	2
<b>Кустарниковый ярус, покрытие, %</b>		<b>10</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>5</b>
<i>Spiraea beauverdiana</i>		10	1	5	+	1	5	1	2	5	2	3
<i>Lonicera caerulea</i>			1							1		2
<i>Salix pulchra</i> ssp. <i>parallelinervis</i>							5					
<b>Кустарнички, %</b>	<b>20</b>	<b>25</b>	<b>70</b>	<b>40</b>	<b>70</b>	<b>20</b>	<b>70</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>40</b>
<i>Vaccinium uliginosum</i>		5	10	15	10		25	20	30	25	5	15
<i>V. minus</i>	10	15	20	15	5		1	+	1	+	1	+
<i>Ledum decumbens</i>	1	5	30		20		15	10	10	15	1	15
<i>Empetrum nigrum</i>	5		10	10	40		30	15	10		30	10
<b>Травы, %</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>5</b>
<i>Linnaea borealis</i>	1		1		+		1		1	1	3	1
<i>Poa pratensis</i> var. <i>alpigena</i>	1	1	1		1							
<i>Equisetum arvense</i>			1							+		+
<i>E. sylvaticum</i>				1			1	+	10		5	5
<i>Aconogonon tripterocarpon</i>							1	+		+	+	+
<i>Carex pallida</i>							1	5		15	+	1
<b>Мхи, %</b>	<b>25</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>60</b>	<b>80</b>	<b>50</b>	<b>20</b>	<b>15</b>	<b>35</b>	<b>15</b>	<b>70</b>	<b>40</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>	20	75	75	15	30	20		10	20	5		15
<i>Polytrichum commune</i>	5	+	1	25	25	1			5			
<i>P. jensenii</i>							15	5		2	20	5
<i>Dicranum scoparium</i>		5	3	10								
<i>D. majus</i>				5	5	+						
<i>D. flagilifolium</i>				5	+	10						
<i>D. affine</i>						10			10		+	5
<i>Sanionia uncinata</i>				1	1	1						
<b>Лишайники, %</b>			<b>1</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>+</b>	<b>10</b>	<b>3</b>
<i>Cladina rangiferina</i>			1	5	3	10		5	10			3
<i>C. arbuscula</i>			1	1	1	1					3	
<i>Cladonia ectocyna</i>				+	+	+		5				
<i>C. gracilis</i>							+		+		10	+

Примечание. Отмечены также: *Rhododendron aureum* — 40: 25; *Salix bebbiana* — 62: 1; *Betula exilis* — 61: 1, 62: 5; *Rubus arcticus* — 62: 1, 2073: +; *Maianthemum dilatatum* — 2073: +; *Poa pratensis* — 62: 1, 30: +; *P. beringiana* — 42: +; *Atragene ochotensis* — 42: +; *Gymnocarpium*

Распространение. Сфагновые кедровостланики встречаются на Камчатке довольно редко и описаны нами в Кроноцком заповеднике (долины рек Лиственничная, Унана, Богачевка, руч. Горячий Ключ) и в Козыревском хребте (басс. рек Уксичан и Быстрая). Они приурочены в среднем к высотам 400–600 м, занимают склоны различных экспозиций 25–30° крутизны (Нешатаева, 1988а, 1994а). Кедровостланики со сфагновым покровом из *S. girgensohnii* отмечены также в Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976), на охотском побережье (Васильев, Чумин, 1979). На Южной Камчатке сфагновые кедровостланики описаны Хультенем (Hultsn, 1927, 1974) под названием «*Pinus pumila* — *Spiraea (beauverdiana)* — *Sphagnum (girgensohnii)* ass.». На крайнем юге Камчатки (на территории Южно-Камчатского заказника) сообщества сфагновых кедровостлаников нами не встречены (Нешатаева, 2002а).

Суббасс. 3.1. **typicum** — диагностические признаки субассоциации совпадают с признаками ассоциации.

Суббасс. 3.2. **laricosum** — лиственнично-сфагновая. Сообщества субассоциации отличаются присутствием разреженного древесного яруса из *Larix cajanderi* (1–2 экз. на пробной площади). Встречаются в континентальных районах полуострова, в области распространения лиственницы. Описаны в Срединном хребте (басс. р. Быстрая), в западной части Кроноцкого заповедника, примыкающей к Валагинскому хребту (басс. р. Лиственничная).

Группа асс. 4. ***Pineta pumilae fruticulosa*** — кедровостланики кустарничковые.

Диагностические признаки. Сообщества группы отличаются развитием кустарничкового яруса (50–70%), в котором доминируют тундровые кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*). Кустарничковый ярус разрежен (до 10–15%). В травяном ярусе (5–10%) присутствуют тундровые виды: *Festuca altaica*, *Aconogonon tripterocarpum* и др., а также виды таежного разнотравья: *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Trientalis europaea*. Моховой ярус (30–50%) образован зелеными мхами: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. jensenii*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*, *D. fragilifolium*, *Sanionia uncinata*.

Распространение. Кустарничковые кедровостланики встречаются на всем ареале формации, указаны для Сахалина (Кабанов, 1940), Прибайкалья (Моложников, 1975, 1976, 1986), Анадырского края (Васильев, 1956), Якутии (Тихомиров, 1949), Сихотэ-Алиня (Колесников, 1969), Анадырско-Корякского района (Тихомиров, 1949), Камчатки (Нешатаева, 1983а, 1986), Японии (Kobayashi, 1971).

---

*dryopteris* — 42: +; *Polytrichum alpestre* — 40: 1; *Dicranum elongatum* — 1955: 3; *Pohlia nutans* — 40: +; *Hylocomium splendens* — 42: +; *Rhytidium rugosum* — 42: +; *Cynodontium strumiferum* — 42: +; *Hypnum callichromum* — 1955: +; *H. cupressiforme* — 1955: +; *Dicranum angustum* — 2073: 10; *Sphagnum girgensohnii* — 30: 15; *Cladina stellaris* — 42: 1, 1779: +; *Cladonia pleurota* — 1970: +, 1955: +; *C. phyllophora* — 40: +; *C. kanewskii* — 40: +; *C. gonecha* — 30: +, 42: +; *C. crispata* — 42: +; *C. multiformis* — 42: +.

Таблица 29

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Pinetum pumilae hylocomioso-fruticulosum*, субасс. *chamaemori-rubosum*

Ярусы, виды	Номера описаний															
	66	65	64	67	99	12	57	100	119	112	138	166	157	173	176	
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,7	0,8	0,9	0,8	0,7	0,8	0,6	0,3	0,5	0,5	0,5	0,7	0,8	0,5	0,6	
<i>Alnus kamtschatica</i>						<0,1	<0,1				0,1					
<b>Кустарники, покрытие, %</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>11</b>	<b>5</b>	<b>7</b>		<b>5</b>			
<i>Spiraea beauverdiana</i>	10	10	2	5					1		5					
<i>Rhododendron aureum</i>							15		10	5	2		5			
<i>Betula divaricata</i>					+	10		5								
<b>Кустарнички, покрытие, %</b>	<b>70</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>30</b>	<b>60</b>	<b>40</b>	<b>70</b>	<b>50</b>	<b>35</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	+				30	10	5	10	10		15	1	10	10	5	
<i>V. minus</i>	40	5	5	5	5	5	15	20	20	25	1	25	+		10	
<i>Ledum decumbens</i>	30	2	2	5	10	15	10	30	1	50	1		+	5	+	
<i>Empetrum nigrum</i>	1	2	1	3	1	2	1	1			15	10	30	10	30	
<i>Arctous alpina</i>	+					1		1	10		1		5		1	
<i>Betula exilis</i>	+										20		+	5		
<b>Травы, покрытие, %</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>+</b>	<b>20</b>	<b>5</b>	
<i>Rubus chamaemorus</i>	1	2	+	1	+	1	+		1	20	+	10	2	20	5	
<i>Carex globularis</i>					3	5		3			+				1	
<i>Aconogonon tripterocarpum</i>						1	+	+			1					
<i>Equisetum sylvaticum</i>		+				1								+	+	
<i>Linnaea borealis</i>	+	2		+							+					
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>90</b>	<b>50</b>	<b>90</b>	<b>85</b>	<b>90</b>	<b>70</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>60</b>	<b>80</b>	<b>15</b>	<b>50</b>	<b>15</b>	<b>50</b>	
<i>Pleurozium schreberi</i>	90	45	85	84	80	60	30	15		25	70	5	30	+	30	
<i>Polytrichum commune</i>	+	2	1	+	1				5	+	1					
<i>Dicranum scoparium</i>	+	5	5	1					20	20	25	5		5	20	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>						2		3		5			5	5		
<i>Cladina rangiferina</i>					1	5	5		5	5	+		5		1	
<i>C. arbuscula</i>					5	5	1	5	1							
<i>Cladonia uncialis</i>					1	+		+								

Асс. 4. *Pinetum pumilae hylocomioso-fruticulosum* — кедровостланик зелено-мошно-кустарничковый.

Синморфология. Сомкнутость кедрового стланика 0,5–0,7. В межкروновых осветленных пространствах преобладают кустарнички, под пологом стланика развиты зеленые мхи. Сообщества ассоциации наряду с развитым кустарничковым ярусом (40–70%) характеризуются значительным развитием мохового яруса (50–70%). В кустарничковом ярусе преобладают: *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*. Травяной ярус разрежен (1–5%), отмечены: *Linnaea borealis*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*. Моховой ярус образован *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum fragilifolium*, *Ptilidium ciliare*. Единично встречаются лишайники: *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia ectocyna* и др. (табл. 28).

Субасс. 4.1. *typicum* — диагностические признаки субассоциации совпадают с признаками ассоциации.

Субасс. 4.2. *laricetosum* — в лиственничном редколесье из *Larix cajanderi*. Сообщества субассоциации характеризуются наличием разреженного древесного яруса сомкнутостью менее 0,1. Сомкнутость кедрового стланика 0,6–0,7. В подлеске единично отмечены кустарники: *Spiraea beauverdiana*, *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*, *Lonicera caerulea*, *Juniperus sibirica*. В травяном ярусе (до 10%) с высокой константностью встречаются: *Carex pallida*, *Equisetum sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Aconogonon tripterocarpum*, отмечены также *Equisetum arvense*, *Saussurea pseudo-tilesii*. В мохово-лишайниковом ярусе константны: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum jensenii*, *Sanionia uncinata*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*. Сообщества субассоциации описаны в долине р. Лиственничная (Восточная Камчатка), басс. рек Быстрая, Кабалан и Уксичан (Срединный хребет). Сходные кустарничковые кедровостланики в редианах *Larix dahurica* отмечены в Анадырском крае (Васильев, 1956), в редколесьях *L. sibirica* — в Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976), в редколесьях *L. gmelinii* — в Якутии (Тихомиров, 1949; Пивник, 1958).

Субасс. 4.3. *chamaemori-rubosum* — морошковая (табл. 29). Сообщества субассоциации характеризуются высокой константностью *Rubus chamaemorus* (по-

---

Примечание к табл. 29. Отмечены также: *Salix arctica* — 12: +; *Spiraea media* — 57: 5; *Calamagrostis langsдорфii* — 99: 1, 176: +; *Hierochloë alpina* — 119: 1; *Trientalis europaea* — 138: +; *Rubus arcticus* — 138: 1; *Chamaepericlymenum suecicum* — 157: +, 173: 5; *Poa pratensis* var. *alpigena* — 66: 1, 65: 2, 64: 1; *Pedicularis labradorica* — 12: +; *Lerchenfeldia flexuosa* — 138: 1; *Parrya nudicaulis* — 138: +; *Thalictrum alpinum* — 119: +; *Polytrichum strictum* — 99: 10, 12: 5; *Dicranum congestum* — 119: 15; *D. majus* — 176: 20; *D. bergeri* — 99: 1, 12: 5; *D. elongatum* — 99: 2, 100: 10; *D. fuscescens* — 57: 10; *Sanionia uncinata* — 57: 1; *Hylocomium splendens* — 100: 1, 138: 1; *Aulacomnium palustre* — 99: 5, 100: 5; *A. turgidum* — 99: +, 138: 5; *Drepanocladus schulzei* — 12: +; *Hypnum callichromum* — 57: 5; *Sphagnum fuscum* f. *virescens* — 100: 3; *Cladina stellaris* — 119: 5; *Cladonia maxima* — 64: +; *C. decorticata* — 65: +; *C. macroceras* — 12: +, 57: 1; *C. gracilis* — 119: 1; *Cetraria cucullata* — 100: 1, 119: 1; *C. nivalis* — 100: +; *C. islandica* — 119: 1; *Thamnotia vermicularis* — 57: +, 100: 1.

Таблица 30

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Pinetum pumilae herboso-fruticulosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>					Субасс. <i>calamagrostidosum</i>			
	Номера описаний								
	12	13	14	16	17	7	8	9	10
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,5	0,8	0,5	0,6	0,7	0,6	0,6	0,7	0,5
<b>Кустарники, покрытие, %</b>			<b>20</b>	<b>+</b>	<b>20</b>	<b>15</b>	<b>35</b>	<b>22</b>	<b>1</b>
<i>Rhododendron aureum</i>			15	+	20		15		
<i>Spiraea beauverdiana</i>			5			15	5	5	
<i>Salix hastata</i>							10	2	1
<i>Ribes triste</i>							5	10	
<i>Lonicera caerulea</i>							+	5	
<b>Кустарнички, %</b>	<b>25</b>	<b>10</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>45</b>	<b>20</b>
<i>Vaccinium minus</i>	10	5	5	20	5	10	15	1	5
<i>V. uliginosum</i>	5	5	20	5	10	20	10	20	1
<i>Empetrum nigrum</i>		+	10	10	10	1	5	5	15
<i>Ledum decumbens</i>			1		+	20	10	20	1
<i>Salix pulchra</i> ssp. <i>parallelinervis</i>			15		5	2	5	10	5
<i>S. arctica</i> ssp. <i>crassijulis</i>	10	1	+		10			1	
<i>Arctous alpina</i>			5	3	3				
<i>Betula exilis</i>			+		+				
<b>Травы, покрытие, %</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>40</b>	<b>25</b>	<b>50</b>	<b>5</b>
<i>Pyrola incarnata</i>	2	5	+		+	1	2	1	5
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	5	1		1	1	5	+	+	
<i>Chamerion angustifolium</i>	1	+		+			5	1	1
<i>Carex koraginensis</i>		+	1	+	+		+		
<i>Hedysarum hedysaroides</i>		+	3	+	+				
<i>Artemisia arctica</i>	1	+		+					+
<i>Leymus interior</i>	2	1		1					
<i>Solidago spiraeifolia</i>	+	+					+		
<i>Poa malacantha</i>	10		1		+				
<i>Bromopsis pumpelliana</i>	10	3		+					
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>						40	5	1	1
<i>Linnaea borealis</i>						10	5	2	1
<i>Atragene ochotensis</i>	+					+	+	1	+
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>50</b>	<b>15</b>	<b>25</b>	<b>15</b>	<b>20</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>25</b>	<b>15</b>
<i>Ceratodon purpureus</i>	40	10	+			35	15	20	15
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	1		5	5	5	+	5	1
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+	1	5		5			+	
<i>Sanionia uncinata</i>		5	+	5	5	1	5		
<i>Pleurozium schreberi</i>			15		10	5	10		
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	10			+		1			+
<i>Dicranum fulvum</i>							10	+	+
<i>Cynodontium strumiferum</i>					+		+	+	

крытие 5–20%), присутствием: *Chamaepericlymenum suecicum*, *Carex globularis*, *Arctous alpina*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*. В кустарничковом ярусе нередко доминирует багульник (*Ledum decumbens*), участвует березка (*Betula exilis*) (о. Карагинский, окрестности пос. Оссора, устье р. Тигиль) или *B. divaricata* (залив Корфа). Сообщества субассоциации отличаются приуроченностью к естественно дренированным торфяникам. Распространены в северных районах Камчатки (о. Карагинский, Тигильский р-н, Олюторский р-н (залив Корфа)). Сообщества субассоциации являются производными от сообществ асс. *Pinetum pumilae oligoherbosum* subass. *oligofruticulosum* var. *turfosum*, распространенных в этих же районах.

Асс. 5. ***Pinetum pumilae herboso-fruticosum*** — кедровостланик травяно-кустарничковый.

Синморфология. Сообщества характеризуются развитым травяно-кустарничковым ярусом; травы и кустарнички представлены в равном соотношении (20–40%). Характерно присутствие группы тундрового разнотравья: *Festuca altaica*, *Carex koraginensis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Artemisia arctica*. Отмечены также: *Saussurea pseudo-tilesii*, *Chamerion angustifolium* и др. В составе сообществ также участвуют кустарничковые ивы: *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*, *S. arctica* ssp. *crassijulis*. Моховой ярус (20–50%) образован *Polytrichum juniperinum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum* и др. Зеленые мхи-мезофиты отмечены единично под кронами кедрового стланика. Лишайники отсутствуют или встречаются единично. Сообщества ассоциации описаны на шлаковых полях вулканов Толбачик и Ушковский на высотах 700–800 м над уровнем моря, встречаются на рыхлых водопроницаемых субстратах (Нешатаева, 1986, 1988а). В составе ассоциации различаются две субассоциации, которые, по-видимому, являются разными стадиями восстановительных сукцессий, идущих при зарастании шлаковых полей.

Субасс. 5.1. ***typicum*** (табл. 30). Сообщества субассоциации характеризуются высокой константностью тундровых видов: *Carex koraginensis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Artemisia arctica*, *Arctous alpina*, *Salix arctica* ssp. *crassijulis*, *Aster sibiricus*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Aconogonon tripterocarpon*. В межкрупных пространствах встречаются длиннокорневищные злаки: *Leymus interior*, *Bromopsis pumPELLIANA*, *Poa malacantha* var. *vivipara*, закрепляющие рыхлый шлак. В моховом ярусе отмечены: *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus*, *Racomitrium*

---

Примечание к табл. 30. Отмечены также: *Betula ermanii* (подрост) — 9: +; *Loiseleuria procumbens* — 14: 5; *Aster sibiricus* — 13: +, 16: +; *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica* — 14: +, 16: +; *Aconogonon tripterocarpon* — 14: +, 17: +; *Equisetum pratense* — 14: 5, 17: +; *Carex pallida* — 9: 40; *Lerchenfeldia flexuosa* — 14: 5; *Bistorta plumosa* — 14: +; *Potentilla vulcanicola* — 12: +; *Senecio integrifolius* — 12: +; *Stellaria fenzlii* — 13: +; *Androsace capitata* — 13: +; *Bistorta vivipara* — 13: +; *Oxytropis erecta* — 14: +; *Pedicularis lanata* — 14: +; *P. labradorica* — 14: +; *Silene repens* — 16: +; *Stellaria ruscifolia* — 16: +; *Agrostis kudoii* — 16: +; *Dicranum majus* — 8: 10; *D. bonjeanii* — 13: 1, 14: +; *Racomitrium canescens* — 12:10; *Cladonia rangiferina* — 14: 10, 17: 3; *C. arbuscula* — 17: 3; *Cladonia emocyna* — 17: +.

*lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum bonjeanii*. Сообщества субассоциации описаны в верхней части пояса стлаников на высотах 850–900 м, среди зарастающих шлаковых полей Толбачинского дола. Граничат с горными кустарничковыми тундрами.

Субасс. 5.2. ***calamagrostidosum*** — вейниковая (табл. 30). Сообщества отличаются высокой константностью вейника (*Calamagrostis langsdorffii*), который иногда достигает значительного покрытия (до 40%). В травяном ярусе константны также: *Atragene ochotensis*, *Linnaea borealis*. В кустарничковом ярусе преобладает багульник (*Ledum decumbens*), участвует низкорослый кустарник *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*. В кустарничковом ярусе встречается *Spiraea beauverdiana* (5–15%), константны: *Salix hastata*, *Ribes triste*, *Lonicera caerulea*. В моховом ярусе преобладает *Ceratodon purpureus*, обычны: *Sanionia uncinata*, *Polytrichum juniperinum*, встречаются: *Dicranum fulvum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Pleurozium schreberi*. Горизонтальная структура сообществ характеризуется чередованием куртин кедрового стланика, под пологом которых преобладают кустарнички: *Linnaea borealis*, *Pyrola incarnata*, и межкronовых участков вулканического шлака, зарастающего пионерными мхами и травами. Сообщества субассоциации представляют собой ранние стадии восстановительных сукцессий на шлаковых полях. Травяно-кустарничково-вейниковые кедровостланики описаны на высотах 700–800 м над уровнем моря на вулканическом плато Толбачинский дол.

Группа асс. 5. ***Pineta pumilae herbosa*** — кедровостланики травяные.

Диагностические признаки. Развита травяной ярус (40–50%), образованный корневищными злаками (*Calamagrostis langsdorffii*, *Lerchenfeldia flexuosa*) и травами (*Equisetum sylvaticum*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Chamerion angustifolium* и др.). Кустарнички отсутствуют. Сомкнутость стланикового яруса невелика — 0,5–0,6. На пробной площади в среднем отмечено 9–10 видов сосудистых растений. Мхи встречаются разреженно, их покрытие не превышает 10–20%. Кустарничковый ярус разрежен (10–15%), образован *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea*. Сообщества группы приурочены к нижней границе пояса стлаников, встречаются на высотах 200–300 м над ур. моря. Низкотравные кедровостланики распространены на приморских террасах на восточном побережье.

Распространение. Травяные кедровостланики встречаются в южной Охотии (Воробьев, 1937), Анадырском крае (Тихомиров, 1949; Васильев, 1956), Якутии (Пивник, 1958).

Асс. 6. ***Pinetum pumilae nanoherbosum*** — кедровостланик низкотравный.

Синморфология. Сомкнутость кедрового стланика 0,8. Сообщества ассоциации характеризуются развитым травяно-кустарничковым ярусом (10–40%), в котором преобладают: *Trientalis europaea*, *Maianthemum dilatatum*, *Coptis trifolia*; с небольшим покрытием встречаются: *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum* ssp. *pungens*; константны: *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Calamagrostis*

*langsdorffii*. В подлеске обильна рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*) (10–30%), встречаются: спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*), реже жимолость (*Lonicera caerulea*). В моховом ярусе (20–60%) отмечены: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к относительно более влажным и богатым условиям местообитания, чем сообщества группы кустарниковых кедровостлаников. Особенностью южнокамчатских низкотравных кедровостлаников является участие кислицы (*Oxalis acetosella*), которая встречается здесь с высокой константностью, но отсутствует в сообществах этой группы, описанных в других районах Камчатки (Нешатаева, 1988а,в). Сообщества ассоциации обычно приурочены к высотам 200–300 м над уровнем моря, отмечены на приморских террасах тихоокеанского побережья на высотах около 10 м над уровнем моря; обычно распространены в мезофильных местообитаниях, нередко граничат с сообществами ольхового стланика (Нешатаева, 1988а).

Распространение. Ассоциация указана Хультенем (Hultsn, 1927, 1974) для Южной Камчатки под названием «*Pinus pumila* — *Spiraea (beauverdiana)* — Moss ass.». Сообщества ассоциации встречаются в Кроноцком заповеднике (Нешатаева, 1994а) и Южно-Камчатском заказнике (Нешатаева, 2002а). На Восточной Камчатке отмечены в устьях рек Ильинская, Халактырка, Половинка, Налычева, на побережье Кроноцкого заповедника. Низкотравные кедровостланики отмечены на приморских береговых валах и приморских склонах тихоокеанского и охотского побережий Южной Камчатки (бухты Вестник, Три Сестры, устье р. Третья Речка и др.), а также в центральной части Южно-Камчатского заказника в окрестностях вулкана Кошелева и на мысе Сивучий.

Субасс. 6.1. **typicum** (табл. 31). Сообщества субассоциации характеризуются развитым травяным ярусом (40–70%), где с высокой константностью и покрытием встречаются: *Chamaepericlymenum suecicum*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum dilatatum*. Также константны: *Lerchenfeldia flexuosa*, *Lycopodium annotinum*, *Solidago spiraeifolia*, *Chamerion angustifolium*. Отмечены кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*) и *Anemone debilis*. Моховой ярус развит (40–60%), преобладают: *Polytrichum commune*, *P. hyperboreum*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi* (табл. 31). Сообщества зеленомошно-низкотравных кедровостлаников описаны на нижней границе пояса стлаников в Кроноцком заповеднике (200 м над ур. моря) и на приморских террасах Юго-Восточной Камчатки.

Субасс. 6.2. **maianthemosum dilatatae** — майниковая. Сообщества субассоциации отличаются от типичной субассоциации доминированием в травяном ярусе майника (*Maianthemum dilatatum* — 15–25%). С высокой константностью встречаются также: *Sorbus sambucifolia*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Oxalis acetosella*. Моховой ярус разрежен (10–15%), образован: *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata* и др. Майниковые кедровостланики описаны на высотах 200–350 м над уровнем моря и на приморских террасах в Кроноцком заповеднике и Южно-Камчатском заказнике.



Таблица 31

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Pinetum pumilae nanopherbosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>pyricum</i>					Субасс. <i>maianthemosum dilatatae</i>										Субасс. <i>gymnocarpiosum</i>				
	Номера описаний																			
	1322	49	50	51	2195	1563	394	364	135	160	99	104	109	102	97					
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,7	0,6	0,7	0,6	0,6	0,6	0,9	0,8	0,8	0,8	0,6	0,7	0,7	0,5						
<b>Кустарники, покрытие, %</b>	<b>6</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>35</b>	<b>5</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>3</b>		<b>10</b>	<b>30</b>	<b>1</b>						
<i>Spiraea beauriviana</i>	5				5	5	5													
<i>Sorbus sambucifolia</i>	+	10	10	20		10	10	5	3			10	30	1						
<i>Lonicera caerulea</i>	1			5	+				+											
<i>L. chamissoi</i>		+	5	10																
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>40</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>70</b>	<b>25</b>	<b>10</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>60</b>						
<i>Maianthemum dilatatum</i>		5	15	10	15	25	20	10	10	15	1	1	2							
<i>Linnaea borealis</i>	2	15	20	50	1		5	10	3		1	10								
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	+	1			+	3	5	1	1	1	20	5	30	+						
<i>Lycopodium annotinum</i>		5	1	1		5	5	3	10			5								
<i>Tridentalis europaea</i>			5	1	5	1	5	1	1	5		+	+	1						
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	30	30	10	40																
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		20	25			1			1	10	15	25	30	60						
<i>Chamerton angustifolium</i>	1	+	1	+	5								+							
<i>Solidago spiraeifolia</i>	1	10	1	1	1			+												
<i>Vaccinium minus</i>			1	1																
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	2																			
<i>Oxalis acetosella</i>											+	5	3	+						
<i>Equisetum arvense</i>	1	+			+			5	+											
<i>Rubus arcticus</i>	+				5															
<i>Empetrum nigrum</i>	+			+	5				+											

Окончание таблицы 31

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>					Субасс. <i>maianthemosum dilatatae</i>										Субасс. <i>gymnocarpiosum</i>				
	Номера описаний																			
	1322	49	50	51	2195	1563	394	364	135	160	99	104	109	102	97					
<b>Моховой ярус, покрытие, %</b>	<b>60</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>60</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>10</b>					
<i>Dicranum scoparium</i>	30	10	25		5	+	+	1	1											
<i>Polytrichum commune</i>	20	5	5	30		5	+	10	1	10		5	5							
<i>Pleurozium schreberi</i>		20	10	20	10															
<i>Sanionia uncinata</i>		5				+			10		10	10	5	1						
<i>Cladonia squamosa</i>		+		+					+											

Примечание. Отмечены также: *Rosa ambyotis* — 104: 1; 109: 1; *Rhododendron aureum* — 1322: +; *Juniperus sibirica* — 51: 1, 2195: 5; *Rubus sachalinensis* — 160: 1, 109: 1; *Vaccinium uliginosum* — 1322: +, 2195: 10; *Carex pallida* — 1322: +, 2195: 10; *Equisetum sylvaticum* — 1322: 5; *Geranium erianthum* — 51: 3; *Pyrola incarnata* — 51: +, 2195: +; *Spiraea salicifolia* - 2195: 3; *Anemone debilis* — 50 :1, 51: +; *Filipendula camtschatica* — 102: 10; *Moehringia lateriflora* — 104: 3; *Angelica gmelinii* — 102: 2; *Polytrichum hyperboreum* — 1322: 20; *Thalicttrum kemense* — 104: +; *Circaea alpina* — 104: +; *Galium kamtschaticum* — 104: +; *Heracleum lanatum* — 104: +; *Trillium camtschatcense* — 102: 1; *Leymus villosissimus* — 2195: +; *Festuca altaica* — 2195: +; *Dicranum majus* — 51: 10; *D. congestum* — 1563: 1; *Brachythecium reflexum* — 1322: +, 1563: 10; *Hypnum cupressiforme* — 1563: +; *H. callichromum* — 1563: 5; *Polytrichum juniperinum* — 394: 5; *Cladonia coniocraea* — 51: +; *C. norrlinii* — 160: +; *C. pleurota* — 97: +; *C. bacilliformis* — 99: +.

Таблица 32

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Pinetum pumilae chamaerictytenosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>chamaerictytenosum</i>										Субасс. <i>typicum</i>																						
	Номера описаний																																
	175	143	161	129	156	180	177	162	136	178	152	151	165	148	131	150	175	143	161	129	156	180	177	162	136	178	152	151	165	148	131	150	
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,7	0,7	0,6	0,5	0,7	0,5	0,6	0,8	0,8	0,5	0,9	0,8	0,8	0,8	0,6	0,6	0,7	0,7	0,6	0,5	0,7	0,5	0,6	0,8	0,8	0,5	0,9	0,8	0,8	0,8	0,6		
<b>Кустарники, покрытие, %</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>30</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>2</b>	<b>15</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>15</b>	<b>1</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>30</b>	<b>1</b>	<b>20</b>	<b>2</b>	<b>15</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>15</b>	<b>1</b>		
<i>Spiraea beauverdana</i>	5	5	1	5	1	+	30	1	20	1	10	1	1	1	1	1	5	5	1	5	1	+	30	1	20	1	10	1	1	1	5	1	
<i>Betula exilis</i>	10		1	15	+			+		+	5						10		1	15	+			+		5				1	10	+	
<i>Lonicera saerulea</i>			1				1												1				1										
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>40</b>	<b>60</b>	<b>25</b>	<b>60</b>	<b>20</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>60</b>	<b>40</b>	<b>60</b>	<b>25</b>	<b>60</b>	<b>20</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>70</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>60</b>		
<i>Rubus chamaemorus</i>	5	+	1	5	5	+	2	5	30	40	10	15	20	15	20	15	30	5	+	1	5	5	+	2	5	30	40	10	15	20	15	30	
<i>Chamaerictytenum suecicum</i>	30	30	15	40	10	40	20	30		20	10	2	2				30	30	15	40	10	40	20	30		20	10	2	2				
<i>Calamagrostis tangsdorffii</i>	5	25	3	2	1	3	15	5	30	5	5	1	1	1	5	5	5	25	3	2	1	3	15	5	30	5	5	1	1	1	5	5	
<i>Equisetum sylvaticum</i>		+	3	2	5	20	20	40		7	5	1	1	+	1	1		+	3	2	5	20	20	40		7	5	1	1	+	1	1	
<i>Empetrum nigrum</i>			1	5	5	20	3	+		3	10	+	1	1	1	+			1	5	5	20	3	+		3	10	+	1	1	+	+	
<i>Uaccinium uliginosum</i>			+	1	1		+				5	+	+	+	+	+			+	1	1		+			5	+	+	+	+	+	+	
<i>Ledum decumbens</i>			2	1	2						5	+	2	1	1	+			2	1	2					5	+	2	1	1	+	+	
<i>Uaccinium minus</i>		+		5			+				1	+	3	+	1	+		+		5			+			1	+	3	+	1	+	+	
<i>Carex globularis</i>				10		10	3	1		5	10	1								10		10	3	1		5	10	1					
<i>Chamerton angustifolium</i>	+		+				+			+							+		+				+			+							
<i>Linnaea borealis</i>		+			2	+		+			1							+			2	+		+		1							
<i>Trientalis europaea</i>		+			+		+				+							+			+		+			+							
<i>Rubus arcticus</i>		+			+			+										+			+			+									
<i>Equisetum arvense</i>		+							+		1							+							+		1						
<b>Моховой ярус, %</b>	<b>10</b>	<b>60</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>10</b>		<b>10</b>	<b>20</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>25</b>	<b>10</b>	<b>60</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>25</b>		
<i>Polytrichum commune</i>	10	+		1			5	3		5	5	5	10			15	10	+		1			5	3		5	5	5	10			15	
<i>Pleurozium schreberi</i>		10		5		5	10	3			3							10		5		5	10	3								10	
<i>Dicranum scoparium</i>		30		3	10		5			5	10							30		3	10		5			5	10						10

Субасс. 6.3. *gymnocarpiosum* — голокучниковая. Сообщества субассоциации по флористическому составу сходны с сообществами майниковых кедровостлаников, отличаясь от последних доминированием *Gymnocarpium dryopteris* (покрытие 20–60%). Часто со значительным покрытием (5–20%) встречается вейник (*Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*). Константны также: *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Sorbus sambucifolia*, *Rosa amblyotis*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Linnaea borealis*. Характерно присутствие гигромезофильных видов: *Circaea alpina*, *Moehringia lateriflora*, *Angelica gmelinii*, *Trillium camtschaticense*, *Heracleum lanatum*, *Galium kamtschaticum*, *Filipendula camtschatica* и др. Моховой ярус разрежен (5–10%), с высокой константностью встречаются: *Sanionia uncinata*, *Brachythecium reflexum*, отмечены *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune*. В отличие от сообществ майниковых кедровостлаников, практически отсутствуют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Сообщества субассоциации приурочены к более влажным местообитаниям, чем две предыдущие. Описаны на высотах 10–25 м над ур. моря на приморских террасах в Южно-Камчатском заказнике, а на северо-западе Камчатки — на мысе Бабушкина в Тигильском р-не (Нешатаева, 1988а).

Асс. 7. *Pinetum pumilae chamaemori-rubosum* — кедровостланик морошковой.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются хорошо развитым травяным ярусом (40–70%), образованным морошкой (*Rubus chamaemorus*) и дереном (*Chamaepericlymenum suecicum*). С высокой константностью встречаются также: *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex globularis*. Особенностью сообществ ассоциации является постоянное присутствие тундровых кустарничков: *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*. Моховой ярус (10–25%) образован зелеными мхами-мезофитами: *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* sp., единично отмечен *Sphagnum girgensohnii* (табл. 32).

Синэкология. Сообщества ассоциации описаны на реликтовых торфах о. Карагинский на древних приморских террасах на высотах 20–50 м над уровнем моря.

Субасс. 7.1. *typicum* — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. 7.2. *chamaepericlymenosum* — дереновая. По видовому составу сообщества субассоциации близки к морошковым кедровостланикам, однако отлича-

---

Примечание к табл. 32. Также отмечены: *Sorbus sambucifolia* — 156: 1, 180: 5; *Rhododendron aureum* — 180: 15; *Lerchenfeldia flexuosa* — 175: +, 150: 1; *Lycopodium annotinum* — 177: 10, 178: +; *Dryopteris expansa* — 143: +, 180: 2; *Pyrola minor* — 143: +; *Angelica gmelinii* — 143: +; *Dicranum congestum* — 143: 20, 180: 1; *Sphagnum girgensohnii* — 165: 4, 152: 5; *Polytrichum juniperinum* — 129: 1; *Dicranum bonjeanii* — 151: 10; *D. affine* — 129: 3.

ются большим флористическим богатством. В отличие от морошковых кедровостлаников в дереновых присутствуют виды группы разнотравья: *Chamerion angustifolium*, *Rubus arcticus*, папоротники (*Dryopteris expansa*, *D. fragrans*) и мезофильные кустарники (*Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*) (табл. 32). В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Chamaepericlymenum suecicum*. С высокой константностью встречаются: *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Carex globularis*, *Betula exilis*.

Асс. 8. ***Pinetum pumilae equisetosum sylvatici*** — кедровостланик хвощовый.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются доминированием в травяном ярусе *Equisetum sylvaticum*. С высокой константностью встречаются: *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex pallida*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium minus*, *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis*.

Субасс. 8.1. ***typicum*** — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. 8.2. ***hylocomiosum*** — зеленомошно-хвощовая (табл. 33). Сообщества субассоциации характеризуются наличием развитого мохового яруса (50–80%), образованного *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Hypnum plicatulum*, *Sanionia uncinata*. В кустарничковом ярусе присутствуют мезофильные кустарники: *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*. Отмечены единичные деревья *Larix cajanderi*. Травяной ярус маловидовой, доминирует *Equisetum sylvaticum*, константны: *E. arvense*, *Linnaea borealis*, *Calamagrostis langsdorffii*. Единично присутствуют тундровые кустарнички; константна *Vaccinium uliginosum*. Зеленомошно-хвощовые кедровостланики описаны на высотах 400–650 м в Кроноцком заповеднике (басс. р. Лиственничная).

Субасс. 8.3. ***calamagrostidosum*** — вейниково-хвощовая. Сообщества субассоциации характеризуются содоминированием в травяном ярусе вейника (*Calamagrostis langsdorffii*) и более богатым по сравнению с предыдущей субассоциацией видовым составом трав. С высокой константностью встречаются: *Rubus chamaemorus*, *Trientalis europaea*, *Chamaepericlymenum suecicum* (табл. 33). Моховой ярус разрежен (5–20%), в нем с высокой константностью отмечены: *Dicranum scoparium*, *Brachythecium oedipodium*. Вейниково-хвощовые кедровостланики описаны на реликтовых торфяниках о. Карагинский на высотах 20–50 м над уровнем моря, приурочены к понижениям между торфяными буграми. По флористическому составу и особенностям местообитания сообщества субассоциации близки к сообществам морошковой ассоциации, отличаясь от последних отсутствием группы тундровых кустарничков.

Асс. 9. ***Pinetum pumilae calamagrostidosum*** — кедровостланик вейниковый (табл. 34).

Синморфология. Сообщества ассоциации отличаются преобладанием в травяном ярусе (30–50%) вейника (*Calamagrostis langsdorffii*). Сомкнутость стланико-

Таблица 33

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Pinetum pumilae equisetosum sylvatici*

Ярусы, виды	Субасс. <i>calamagrostidosum</i>						Субасс. <i>hylocomiosum</i>			
	Номера описаний									
	144	133	174	134	146	147	2075	2188	2164	2074
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,5	0,7	0,7	0,6	0,7	0,6	0,8	0,8	0,8	0,8
<b>Кустарники, покрытие, %</b>	<b>10</b>	<b>+</b>	<b>15</b>	<b>20</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>3</b>
<i>Spiraea beauverdiana</i>	10	+	10	20	1	10	15	15	5	3
<i>Betula exilis</i>		+	5							
<i>Sorbus sambucifolia</i>								+		+
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>50</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>70</b>	<b>30</b>	<b>35</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>30</b>	<b>30</b>
<i>Equisetum sylvaticum</i>	30	15	15	30	15	10	10	15	20	25
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	10	+	10	40	10	25		+	+	+
<i>Rubus chamaemorus</i>	+	+	3	+	+	3				
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	+	2	5					5		
<i>Trientalis europaea</i>		+		+	-	1				
<i>Carex globularis</i>		+	+							
<i>Vaccinium minus</i>		+	5							+
<i>Empetrum sibiricum</i>	+		5							5
<i>Vaccinium uliginosum</i>								2	10	+
<i>Linnaea borealis</i>		+					5	2		+
<i>Equisetum arvense</i>							10	1	+	
<i>Carex pallida</i>								+		+
<i>Ledum decumbens</i>			+						+	
<i>Dryopteris expansa</i>					2	+				
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>10</b>		<b>25</b>	<b>1</b>	<b>25</b>	<b>5</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>50</b>	<b>70</b>
<i>Brachythecium curtum</i>	5		25	1		1		5		
<i>Dicranum scoparium</i>	5				10	1	15			
<i>D. bonjeanii</i>					15	3				
<i>Pleurozium schreberi</i>							20	45	50	15
<i>Polytrichum commune</i>							15	15		30
<i>Dicranum congestum</i>						1		5		

Примечание. Отмечены также: *Lonicera caerulea* — 2164: +; *L. chamissoi* — 2188: 10; *Gymnocarpium dryopteris* — 2188: +; *Lycopodium annotinum* — 146: 1; *Circaea alpina* — 134: 1; *Dicranum angustum* — 2074: 5; *D. japonicum* — 2164: +; *Hypnum subplicatile* — 144: 3; *Hypnum callichrotonum* — 2188: 30; *Aulacomnium palustre* — 2074: 5; *Sphagnum girgensohnii* — 2074: 5; *Cladina arbuscula* — 2074: 5; *Cladonia ectocyna* — 2164: 10; *C. gracilis* — 2074: 3; *C. pleurota* — 2188: +; *C. deformis* — 2188: +; *Peltigera aphthosa* — 2074: 5.

Таблица 34

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Pinetum pumilae calamagrostidosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>														Субасс. <i>lerchenfeldiosum</i>		
	1454	360	2166	497	1856	1327	842	132	137	128	145	181	1318	1459	1326		
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,6	0,6	0,6	0,6	0,7	0,5	0,6	0,7	0,8	0,6	0,8	0,7	0,5	0,5	0,6		
<b>Кустарники, покрытие, %</b>		<b>15</b>	+		<b>10</b>	<b>7</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>20</b>		<b>5</b>	+	<b>10</b>		
<i>Spiraea beauverdia</i> na, %		15	+			5	10	10	10	15	20		5	+	5		
<i>Sorbus sambucifolia</i>					10	2		10	1						5		
<i>Lonicera edulis</i>																	
<b>Травяной ярус, покрытие, %</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>25</b>	<b>40</b>	<b>35</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>50</b>	<b>20</b>	<b>35</b>	<b>25</b>	<b>50</b>		
<i>Calamagrostis tangsdorffii</i>	35	30	15	20	40	20	40	30	20	10	35	15	10	3			
<i>Chamerion angustifolium</i>	10	5	10	5		7		1			3		1	+	5		
<i>Trientalis europaea</i>	2		+	5		+	3	1		+	+			3	3		
<i>Matantheum dilatatum</i>	3	15		1		+							+	+	5		
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	1			+				1			+	+	1		
<i>E. sylvaticum</i>			5		+	+		1		1	+		+	+	1		
<i>Rubus arcticus</i>			1		1	5		1	+	5	5				5		
<i>R. chamaemorus</i>								5	+				1	5	5		
<i>Linnaea borealis</i>					10			1	+	1			7	3	5		
<i>Chamaerichnum svesicum</i>						+		1				1	20	15	15		
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>															+		
<i>Allium ochotense</i>	1		+														
<b>Моховой ярус, покрытие, %</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>35</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>5</b>			<b>10</b>	<b>30</b>	<b>5</b>	<b>30</b>		
<i>Pleurozium schreberi</i>			3	10	10	20						5	15		10		
<i>Polyptrichum commune</i>					2	15	10	1					10		10		
<i>Brachythecium curtum</i>	3		+		5			1						+	5		
<i>Dicranum congestum</i>	5	10												5	5		
<i>D. scoparium</i>				5				3	3								
<i>D. majus</i>					2								10		5		

вого яруса 0,5–0,7. Константны виды таежного мелкотравья: *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Linnaea borealis*. Константны также *Chamerion angustifolium*, *Rubus arcticus*. Кустарнички и лишайники отсутствуют. В кустарниковом ярусе встречаются: *Spiraea beauverdiana*, *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Rosa amblyotis*. Моховой ярус разрежен (10–30%), образован *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Brachytecium oedipodium*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Hypnum plicatulum*.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к высотам 200–350 м, изредка встречаются на высотах около 100 м и на приморских террасах. По флористическому составу сообществ и особенностям экологической приуроченности вейниковые кедровостланики сходны с сообществам вейниковых ольховников (асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii*).

Распространение. Сообщества ассоциации описаны в Кроноцком заповеднике и Южно-Камчатском заказнике и на о. Карагинский. Вейниковые кедровостланики описаны также на охотском побережье (Воробьев, 1937), в Анадырском крае (Тихомиров, 1949), Сихотэ-Алине (Васильев, 1984).

Субасс. 9.1. **typicum** — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. 9.2. **chamaemori-rubosum** — морошковая. Сообщества субассоциации отличаются от типичных вейниковых кедровостлаников высокой константностью *Rubus chamaemorus* (покрытие до 5%). Для них характерно также отсутствие *Maianthemum dilatatum*, *Equisetum arvense*, *Lerchenfeldia flexuosa*. Покрытие мхов не превышает 5%. Развита кустарниковый ярус из *Spiraea beauverdiana* (10–20%). Сообщества субассоциации встречаются на торфах древних приморских террас о. Карагинский, на высотах 30–150 м над уровнем моря.

Субасс. 9.3. **lerchenfeldiosum** — луговиковая. Сообщества субассоциации отличаются доминированием в травяном ярусе луговика извилистого (*Lerchenfeldia flexuosa*) и более богатым видовым составом, чем в вейниковых кедровостланиках. С высокой константностью встречаются: *Spiraea beauverdiana*, *Maianthemum dilatatum*, *Equisetum arvense*, *E. sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Trientalis europaea*, *Carex pallida*. В составе

---

Примечание к табл. 34. Отмечены также: *Lonicera chamissoi* — 2166: 5, 497: 10; *Rosa amblyotis* — 360: 5, 497: +; *Juniperus sibirica* — 2166: +; *Rhododendron aureum* — 128: 5; *Rubus sachalinensis* — 181: 5; *Galium boreale* — 2166: +, 1326: 5; *Carex pallida* — 2166: 5, 1326: 5; *C. globularis* — 128: 1; *Dryopteris expansa* — 132: +; *Solidago spiraeifolia* — 2166: +; *Circaea alpina* — 181: +; *Lycopodium annotinum* — 1327: +, 137: 3; *Vaccinium minus* — 1327: +; *Moehringia lateriflora* — 2166: +; *Saussurea pseudo-tilesii* — 2166: +; *Filipendula camtschatica* — 360: +; *Cacalia camtschatica* — 360: +; *Trisetum sibiricum* — 1326: +; *Geranium erianthum* — 1326: 5; *Galium kamtschaticum* — 181: 5; *Urtica platyphylla* — 181: +; *Viola* sp. — 1326: +; *Polytrichum juniperinum* — 497: 5, 1318: 1; *Hypnum callichromum* — 1856: +; *Sanionia uncinata* — 181: +; *Dicranum fuscescens* — 181: 1; *Brachytecium starkei* — 181: 5; *Cladonia pleurota* — 1856: +, 1318:1; *Mnium* sp. — 1454: 2, 1318: +.



сообществ отмечены также виды мезофильного разнотравья: *Galium boreale*, *Geranium erianthum*, *Chamerion angustifolium*. Моховой ярус обычно разрежен (5–30%), встречаются: *Dicranum majus*, *D. congestum*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *Brachythecium curtum* (табл. 34). Сообщества субассоциации приурочены к высотам 100–200 м над уровнем моря, описаны в Кроноцком заповеднике и на мысе Бабушкина (Тигильский р-н). Встречаются в средних условиях увлажнения.

Группа асс. 6. ***Pineta pumilae pteridosa*** — кедровостланики папоротниковые.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются доминированием в травяно-кустарничковом ярусе папоротников: *Phegopteris connectilis*, *Dryopteris expansa* и высокой константностью видов таежного низкотравья. Группа описана из Кроноцкого заповедника и Южно-Камчатского заказника (Нешатаева, 1988а, в, 2002а). В южнокамчатских сообществах группы обычно присутствует кислица (*Oxalis acetosella*), которая не встречается в Кроноцком заповеднике и в северных районах Камчатки. В сообществах группы константны *Calamagrostis langsdorffii*, *Lycopodium annotinum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum dilatatum*. Кустарничковый ярус (10–40%) образован *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*, *Rubus sachalinensis*. Мхи встречаются единично. Лишайники и кустарнички отсутствуют. Папоротниковые кедровостланики встречаются на высотах до 150–200 м над уровнем моря, на нижнем пределе распространения стланиковых сообществ. Описаны в Южно-Камчатском заказнике (мыс Сивучий) и Кроноцком заповеднике на приморских склонах. Приурочены к относительно влажным и богатым условиям местообитания, иногда с признаками проточного увлажнения. По видовому составу и экологической приуроченности сообщества группы являются переходными к сообществам папоротниковых ольховников. В пределах группы мы выделяем две ассоциации, различающиеся по доминирующим видам папоротников, особенностям флористического состава сообществ и другим признакам.

Асс. 10. ***Pinetum pumilae dryopteridosum*** — кедровостланик щитовниковый.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются доминированием в травяном ярусе щитовника *Dryopteris expansa* (*D. austriaca*) с покрытием 25–60%. Встречаются также *Sorbus sambucifolia* (5–10%), *Calamagrostis langsdorffii*, *Maianthemum dilatatum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Glyceria alnasteretum*, *Streptopus amplexifolius*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus arcticus*. Моховой ярус крайне разрежен (до 5%), константны: *Brachythecium relexum*, *B. populeum*, *Dicranum fragilifoilium*, *D. scoparium* (табл. 35). По видовому составу сообществ и экологической приуроченности папоротниковые кедровостланики близки к сообществам папоротниковых ольховников (асс. *Alnetum kamtschaticae dryopteridosum expansae*).

Синэкология. Сообщества ассоциации произрастают на приморских склонах на высотах 150–200 м над уровнем моря. Щитовниковые кедровостланики встре-

Таблица 35

Геоботаническая характеристика сообществ группы ассоциаций *Pineta pumilae pteridosum*

Ярусы, виды	Ассоциации				
	<i>Pinetum pumilae phegopteridosum</i>			<i>Pinetum pumilae dryopteridosum</i>	
	Номера описаний				
	207	208	364	206	169
<b>Кустарниковый ярус, сомкнутость</b>	<b>0,8</b>	<b>0,8</b>	<b>0,9</b>	<b>0,7</b>	<b>0,7</b>
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,7	0,7	0,8	0,7	0,5
<i>Sorbus sambucifolia</i> , покрытие	10	10	10	5	20
<i>Rubus sachalinensis</i>	1	1			
<i>Spiraea beauverdiana</i>			5		30
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>80</b>	<b>50</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>30</b>
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	50	15	5	1	10
<i>Phegopters connectilis</i>	30	25	30		
<i>Glyceria alnasteretum</i>	5	1			
<i>Filipendula camtschatica</i>	1	2			
<i>Oxalis acetosella</i>	1	2		+	
<i>Maianthemum dilatatum</i>		5	40	1	
<i>Dryopteris expansa</i>		5		60	25
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>			1	5	
<i>Lycopodium annotinum</i>			1		1
<i>Linnaea borealis</i>			5		1
<i>Trientalis europaea</i>			5		+
<b>Моховой ярус, покрытие, %</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>&lt;1</b>	<b>5</b>	<b>5</b>
<i>Brachythecium reflexum</i>	3	5		5	1
<i>Dicranum fragilifolium</i>	2	1			1
<i>D. scoparium</i>			+		1

Примечание. На пробных площадях отмечены также: *Heracleum lanatum* — 208: 1; *Circaea alpina* — 208: +; *Aconitum maximum* — 208: +; *Streptopus amplexifolius* — 206: +; *Viola selkirkii* — 207: 1; *Equisetum sylvaticum* — 169: 1; *Rubus chamaemorus* — 169: 1; *Pleurozium schreberi* — 364: +.

чаются редко, отмечены в Кроноцком заповеднике и Южно-Камчатском заказнике на мысе Сивучий (Нешатаева, 1994а, 2002а).

Асс. 11. *Pinetum pumilae phegopteridosum* — кедровостланик буконниковый.

Сообщества ассоциации характеризуются преобладанием в травяном ярусе буконника связывающего (*Phegopters connectilis*), покрытие 25–30%, содоминирует вейник (*Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*). С высокой константностью встречаются *Glyceria alnasteretum*, *Filipendula camtschatica*, *Oxalis acetosella*. Мо-

хой ярус разрежен (покрытие 5%), константны *Brachythecium reflexum* и *Dicranum fragilifolium*. Сообщества ассоциации встречаются в условиях хорошего увлажнения, по бортам долин ручьев, в относительно богатых условиях местообитания. Обычно они граничат с ольховниками. Сообщества ассоциации на Камчатке встречаются довольно редко. Описаны из Южно-Камчатского заказника (Нешатаева, 1988а, в, 2002а).

Группа асс. 7. *Pineta pumilae fruticosa* — кедровостланики кустарниковые.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются наличием развитого кустарникового яруса, образованного мезофильными кустарниками: рябиной бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*), спиреей Бовера (*Spiraea beauverdiana*). Сообщества группы характеризуются хорошо развитым кустарниковым ярусом, образованным мезофильными кустарниками (покрытие 40–70%). Средняя сомкнутость стланика 0,5–0,6. На пробной площади отмечено до 17 видов сосудистых растений, в среднем 10–12 видов. Мезофильные рябинниковые кедровостланики приурочены к высотам 450–600 м над уровнем моря. Спиреевые сообщества группы встречаются на высотах 350–800 м и имеют более широкий экологический диапазон.

Кустарниковые кедровостланики широко распространены на Камчатке, встречаются в Центральной долине (Липшиц, Ливеровский, 1937), на Западной Камчатке (Тюлина, 1936а, 2001; Павлов, Чижиков, 1937), на северо-западе (в Тигильском р-не) и северо-востоке (окрестности пос. Оссора и о. Карагинский) полуострова (Нешатаева, 1988а), на Восточной Камчатке (Нешатаева, 1994а). Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) на Южной Камчатке выделяет три ассоциации кедрового стланика: «*Pinus pumila* — *Spiraea (beauverdiana)* — Moss ass.», «*Pinus pumila* — *Spiraea (beauverdiana)* — *Sphagnum (girgensohnii)* ass.» и «*Pinus pumila* — *Rhododendron chrysanthum* — Moss ass.». Кустарниковые кедровостланики описаны также в Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976, 1986), Охотии (Воробьев, 1937; Котляров, 1978; Васильев, Чумин, 1979), Пенжинском р-не (Тихомиров, 1949), на Сахалине (Кабанов, 1940), на Сихотэ-Алине (Колесников, 1969).

Асс. 12. *Pinetum pumilae sorbosum sambucifoliae* — кедровостланик рябиновый.

Синморфология. Сомкнутость кедрового стланика 0,6–0,7. Сообщества ассоциации характеризуются доминированием в кустарниковом ярусе рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*) — проективное покрытие 30–45%, преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе вейника (*Calamagrostis purpurea* ssp. *langs-dorffii*) — покрытие до 25–30%. С высокой константностью встречаются: *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Coptis trifolia*. Кустарнички отсутствуют. Моховой ярус хорошо развит (покрытие до 50%), образован *Pleurozium schreberi* (20%), *Sanionia uncinata* (10%), *Rhytidiadelphus triquetrus* (10%), *Dicranum scoparium* (5%), *D. majus* (1%), *Polytrichum commune* (1%) (табл. 36).

Таблица 36

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Pinetum pumilae sorbosum sambucifoliae*

Ярусы, виды	Номера описаний							
	1320	1331	2182	131	118	460	1762	154
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,4	0,6	0,7	0,4	0,9	0,6	0,7	0,7
<b>Кустарники, покрытие, %</b>	<b>20</b>	<b>70</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>61</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>45</b>
<i>Sorbus sambucifolia</i>	15	40	40	20	60	20	25	40
<i>Spiraea beauverdiana</i>	5	30	10	10	+	5	15	
<i>Rhododendron aureum</i>					1	5		5
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>30</b>
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	5	10	+	+	1		5	30
<i>Lycopodium annotinum</i>		+		5	1	1	5	1
<i>Maianthemum dilatatum</i>	+		5	1	1		1	
<i>Linnaea borealis</i>	5	5	10					
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3	5						
<i>Trientalis europaea</i>				1			1	2
<i>Equisetum sylvaticum</i>	4		10					
<i>E. arvense</i>	+						+	
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>60</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>50</b>	<b>90</b>	<b>25</b>	<b>10</b>	<b>50</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>		25	40		80	10	1	20
<i>Polytrichum commune</i>	40	10	20		10	10		
<i>Sanionia uncinata</i>		1	10	20			5	10
<i>Dicranum majus</i>		40		30		5		1
<i>D. scoparium</i>	25				20			5

Примечание. Отмечены также: *Alnus kamtschatica* — 154: +; *Lonicera chamissoi* — 1320: 2; *Lerchenfeldia flexuosa* — 1320: 2; *Chamerion angustifolium* — 1320: 5; *Solidago spiraeifolia* — 1320: +; *Rubus arcticus* — 1320: 2; *Chamaepericlymenum suecicum* — 1320: 5; *Carex pallida* — 1320: 1; *Poa trivialisiformis* — 460: 1; *Equisetum hyemale* — 1331: 2; *Artemisia arctica* — 118: 1; *Coptis trifolia* — 154: 2; *Vaccinium uliginosum* — 2182: 1; *V. minus* — 460: 1; *Dicranum japonicum* — 2182: 10; *Hypnum callichromum* — 1762: 1; *H. pratense* — 460: +; *Brachythecium curtum* — 118: 5; *B. populeum* — 1762: 5; *Rhytidiadelphus* sp. — 154: 10; *Mnium* sp. — 1320: 2, 1331: 5; *Cladina arbuscula* — 460: 5; *C. rangiferina* — 460: 5; *Cetraria islandica* — 460: 1; *C. laevigata* — 460: +; *Cladonia pyxidata* — 131: +.

Синэкология и распространение. Рябиновые кедровостланики встречаются на высотах 400–700 м над уровнем моря, распространены на юго-восточном побережье Камчатки, описаны в Кроноцком заповеднике и Южно-Камчатском заказнике (Нешатаева, 1994а, 2002а).

Субасс. 12.1. **typicum** — диагностические признаки субассоциации соответствуют диагностическим признакам ассоциации.

Субасс. 12.2. *hylocomiosum* — зеленомошно-рябиновая. Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в кустарниковом ярусе *Sorbus sambucifolia* (20–60%), мощным моховым покровом (50–80%). Сомкнутость кедрового стланика 0,6–0,7. В подлеске доминирует рябина бузинолистная, константна *Spiraea beauverdiana* (покрытие 10–15%). В травяном ярусе с высокой константностью встречаются: *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum dilatatum*, *Calamagrostis langsdorffii*. Кустарнички обычно отсутствуют. В моховом ярусе высокого покрытия достигают: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*. Лишайники отмечены единично.

Сообщества субассоциации встречаются на высотах 400–700 м. Приурочены к относительно богатым и влажным местообитаниям. Описаны в Кроноцком заповеднике и Южно-Камчатском заказнике.

Асс. 13. *Pinetum pumilae spiraeosum beauverdianae* — кедровостланик спиреевый.

Синморфология. Особенностью сообществ ассоциации является доминирование в кустарниковом ярусе *Spiraea beauverdiana* (30–60%); с высокой константностью встречаются: *Lonicera edulis*, *Sorbus sambucifolia*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*. В травяном ярусе обилён вейник *Calamagrostis langsdorffii* (10–20%), константны: *Lycopodium annotinum*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum dilatatum* (табл. 37). Кустарнички и лишайники отсутствуют. Моховой ярус разрежен (10–15%), отмечены: *Polytrichum commune*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum jensenii*, *Hypnum cupressiforme*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*.

Распространение. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 400–800 м над уровнем моря в Кроноцком заповеднике, на о. Карагинский, отрогах Ганальского хребта и на мысе Бабушкина, приурочены к относительно влажным местообитаниям (Нешатаева, 1988а, 2002а). Спиреевые кедровостланики описаны также на Южной Камчатке (Hultsn, 1974) и в Центральной Камчатской депрессии (Липшиц, Ливеровский, 1937).

Субасс. 13.1. *typicum* — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. 13.2. *hylocomiosum* — зеленомошная. Сообщества субассоциации характеризуются развитым моховым ярусом (покрытие 70–90%), образованным *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. hyperboreum*, *Dicranum* spp. Проективное покрытие спиреи 30–60%, травяной ярус разрежен (10–20%) и образован *Linnaea borealis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum dilatatum*, *Lycopodium annotinum*, *Equisetum sylvaticum*. Кустарнички достигают покрытия 10–15%, представлены: *Vaccinium minus*, *V. uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Empetrum sibiricum*. В кустарниковом ярусе с высокой константностью отмечен *Rhododendron aureum*. Лишайники отсутствуют либо отмечены единично. Сообщества субассоциации приурочены к высотам 400–700 м, встречаются в средних условиях увлажнения и почвенного богатства.

Таблица 37

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Pinetum pumilae spiraeosum beauverdianae*

Ярусы, виды	Субасс. <i>typicum</i>						Субасс. <i>hylociosum</i>					
	Номера описаний											
	87	1301	2260	2255	843	846	1993	816	370	1307	210	235
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,7	0,7	0,9	0,7	0,6	0,4	0,8	0,8	0,5	0,8	0,7	0,5
<b>Кустарники, покрытне, %</b>	<b>45</b>	<b>50</b>	<b>70</b>	<b>40</b>	<b>25</b>	<b>27</b>	<b>40</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>30</b>
<i>Spiraea beauverdiana</i>	40	40	70	40	25	25	40	20	15	15	15	20
<i>Sorbus sambucifolia</i>	+	5						5	10	5	5	10
<i>Lonicera caerulea</i>	5	5				2						
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>10</b>
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	15	5	10	15	20	10	5	3	1	1	5	5
<i>Lycopodium annotinum</i>		1	+	5	10	20		3	1	10		1
<i>Trientalis europaea</i>		1	+	1	1	1	+		10	5		1
<i>Maianthemum dilatatum</i>		2	5	1	1	1						
<i>Linnaea borealis</i>		2							1	2		
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		+						4	1			
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>60</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>80</b>	<b>70</b>	<b>80</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>		5			5	10	25	45	40	40	30	20
<i>Polytrichum commune</i>					5		25	25	5			
<i>P. juniperinum</i>											20	10
<i>Dicranum scoparium</i>		5					10			25		10
<i>Mnium cuspidatum</i>			5	3						2		

Примечание. Отмечены также: *Alnus kamtschatica* — 2255: 10; *Juniperus sibirica* — 2260: +; *Rhododendron aureum* — 210: 5; *Rubus sachalinensis* — 2255: 1, 846: 1; *R. arcticus* — 1301: +; *Vaccinium uliginosum* — 235: 1; *V. minus* — 210: 5; *Ledum decumbens* — 210: 1; *Equisetum sylvaticum* — 816: 1, 1307: +; *Dryopteris expansa* — 370: 3; *Equisetum hyemale* — 843: 5; *Trisetum sibiricum* — 1301: +; *Phegopteris connectilis* — 1307: 1; *Chamerion angustifolium* — 1301: 2, 2260: +; *Solidago spiraeifolia* — 1301: +; *Galium boreale* — 1301: +, 2260: +; *Geranium erianthium* — 1301: +; *Rosa amblyotis* — 2260: +; *Polytrichum hyperboreum* — 235: 20; *Sanionia uncinata* — 87: 10, 1307: 3; *Dicranum majus* — 816: 10; *Brachythecium reflexum* — 1307: 10; *Polytrichum jensenii* — 846: 10; *Dicranum congestum* — 370: 40; *Cladina rangiferina* — 1301: +; *C. arbuscula* — 235: 1; *Equisetum arvense* — 235: 5; *Lycopodium complanatum* — 370: 5.

Группа асс. 8. *Pineta pumilae rhododendrosa* — кедровостланики рододендроновые.

Синморфология. В кустарниковом ярусе преобладает вечнозеленый мезопсихрофильный кустарник *Rhododendron aureum* (25–60%), его высота около 40–50 см; отмечена *Spiraea beauverdiana*. С высокой константностью встречаются кустарнички (*Vaccinium minus*, *Ledum decumbens*). Хорошо развит моховой ярус (25–

80%). Сообщества группы распространены на высотах 750–900 м над уровнем моря.

Распространение. Рододендроновые кедровостланики (с *Rhododendron aureum*) описаны под названием «кашкардовый кедровник» в Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976), Охотии (Котляров, 1978; Васильев, Чумин, 1979), Амурской обл. (Тихомиров, 1949), Пенжинском р-не (Тихомиров, 1949), на Сахалине (Кабанов, 1940), Камчатке (Hultsn, 1974), Сихотэ-Алине (Колесников, 1969) и Японии (Tatewaki, 1963; Kobayashi, 1971).

Асс. 14. *Pinetum pumilae rhododendrosium aurei* — кедровостланик рододендроновый.

Синморфология. Сомкнутость кедрового стланика 0,6–0,7. Сообщества ассоциации характеризуются развитым подлеском из рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*), встречающегося с покрытием 25–60%. В травяно-кустарничковом ярусе константны: *Vaccinium minus*, *Calamagrostis langsdorffii*. Флористическое разнообразие травяно-кустарничкового яруса невелико, отсутствуют виды мезофильного разнотравья (табл. 38). Обычно хорошо развит моховой ярус (покрытие 30–70%), где преобладают *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum scoparium*, *D. majus*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*.

Синтаксономия. Ассоциация описана на Южной Камчатке под названием «*Pinus pumila* — *Rhododendron chrysanthum* — Moss ass.» (Hultsn, 1927, 1974). Сообщества ассоциации широко распространены в Кроноцком заповеднике, в Центральной долине Камчатки, на Срединном и Восточном хребтах (Нешатаева, 1988а, 1994а). Сообщества мезопсихрофильных рододендроновых кедровостлаников приурочены к верхней полосе пояса стлаников, к высотам 800–1000 м над уровнем моря.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к высотам 700–1000 м, описаны в Кроноцком заповеднике и на Ганальском хребте. Встречаются в средних условиях увлажнения и почвенного богатства; по условиям местообитаний близки к сообществам зеленомошных кедровостлаников.

Субасс. 14.1. *typicum* — признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. 14.2. *fruticulosum* — кустарничковая. Особенностью сообществ субассоциации является значительное проективное покрытие тундровых кустарничков: *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina* и низкорослых кустарничков: *Salix arctica* ssp. *crassijulis*, *S. pulchra* ssp. *parallelinervis*, *Betula exilis* (30–40%). Характерно обилие *Pyrola incarnata* (до 20%), присутствие тундровых видов: *Poa platyantha*, *Festuca altaica*, *Carex koraginensis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Aconogonon tripterocarpum* (табл. 38). В моховом ярусе (30–50%) обычны: *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*.

Сообщества субассоциации описаны на шлаковых полях вулканических плато Ключевской группы вулканов (вулканы Ушковский и Толбачик) и на Козырев-

ском хребте (пос. Эссо), на высотах 900–1100 м над уровнем моря. Приурочены к сухим, мезоолиготрофным условиям местообитания.

Субасс. 14.3. *chamaemori-rubosum* — морошковая. Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*, *Rubus chamaemorus* и более бедным, по сравнению с другими сообществами группы, видовым составом. Для них характерно присутствие в травяно-кустарничковом ярусе *Poa pratensis*, *P. malacantha*, *Bistorta plumosa*. В моховом ярусе с высокой константностью встречается *Sphagnum girgensohnii*, обычны *Dicranum scoparium*, *Hypnum plicatulum*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*. Сообщества субассоциации приурочены к высотам 900–1100 м над уровнем моря, встречаются на верхней границе пояса стлаников на торфянистых почвах. Описаны на Ганальском хребте, в долине р. Ук-сичан (Срединный хр.) и на о. Карагинский.

Группа асс. 9. *Pineta pumilae lichenosa* — кедровстланики лишайниковые.

Диагностические признаки. Особенностью сообществ группы является наличие хорошо развитого лишайникового яруса (30–70%). Стланиковый ярус значительно разрежен (его сомкнутость не превышает 0,5), в осветленных межкрупных пространствах преобладают кустистые лишайники рода *Cladina*. С высокой константностью встречаются кустарнички *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum* (20–25%). Кустарники представлены единично либо отсутствуют. В разреженном травяном ярусе (5–10%) встречаются тундровые виды: *Festuca altaica*, *Hierochloë alpina*, *Aconogonon tripterocarpum*. Моховой покров разрежен (до 20–25%).

Синэкология. Сообщества группы приурочены к верхней границе пояса стлаников и встречаются преимущественно на высотах 800–1000 м над уровнем моря. Фрагменты разреженных лишайниковых кедровстлаников заходят в пояс горных тундр, встречаясь на высотах до 1200 м. Они приурочены к платообразным участкам рельефа и пологим склонам, встречаются на хорошо дренированных бедных каменистых почвах. Кедровый стланик обычно угнетен, его высота не превышает 150 см, диаметр ствола 5 см (в возрасте 100 лет).

Распространение. Лишайниковые кедровстланики отмечены по всему ареалу формации: Камчатка (Липшиц, Ливеровский, 1937), Анадырский край (Васильев, 1956), Забайкалье, Амурская обл. (Тихомиров, 1949), Якутия (Тихомиров, 1949; Пивник, 1958), Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969), Сахалин (Кабанов, 1940), Пенжинский р-н (Сочава, 1932; Городков, 1935а), Охотия (Воробьев, 1937; Котляров, 1973, 1978; Васильев, Чумин, 1979), Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976, 1986), Япония (Kobayashi, 1971).

Асс. 15. *Pinetum pumilae cladinosum* — кедровстланик кладиновый (табл. 39).

Синморфология. Сомкнутость кедрового стланика в сообществах группы 0,4–0,6, кустарниковый ярус разрежен (до 10%), здесь с высокой константностью встречается рододендрон. В кустарничковом ярусе (покрытие 15–40%) преобла-



Таблица 38

Геоботаническая характеристика сообществ ас. *Pinetum pumilae rhododendrosium aurei*

Ярусы, виды	Субасс. <i>chamaemori-rubosum</i>										Субасс. <i>fruticososum</i>										Субасс. <i>puricum</i>				
	Номера описаний																								
	168	121	111	26	27	18	15	19	232	277	457	445	496	471	1771	203									
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,6	0,6	0,7	0,7	0,6	0,8	0,6	0,7	0,7	0,8	0,4	0,5	0,4	0,4	0,8										
<b>Кустарники, покрытые, %</b>	<b>45</b>	<b>60</b>	<b>61</b>	<b>41</b>	<b>40</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>45</b>	<b>20</b>	<b>25</b>	<b>30</b>	<b>60</b>	<b>26</b>	<b>55</b>	<b>80</b>										
<i>Rhododendron aureum</i>	40	60	60	40	40	60	40	40	20	20	25	50	25	50	40										
<i>Spiraea beauverdana</i>	5	+	1	1	+		20	5	+	5	5	10	1	5	+										
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>25</b>	<b>5</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>15</b>	<b>10</b>		<b>15</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>5</b>										
<i>Vaccinium minus</i>	5	5	5	1	10	5	25	1	+	+			5	10	5										
<i>Ledum decumbens</i>		1	15	1	10	5	1	1	15	1			5		1										
<i>Empetrum nigrum</i>				1	5	5	1	1	1	5			5												
<i>Vaccinium uliginosum</i>					10	5	10	1	+	5			5												
<i>Linnaea borealis</i>	1			1		5	1	5		1															
<i>Rubus chamaemorus</i>	10	1	10																						
<i>Pyrola incarnata</i>						20	5	3																	
<i>Festula altaica</i>						1	+	1																	
<i>Equisetum pratense</i>						+	1	1																	
<i>Salimagrostis langsdorffii</i>									+	+	1	5													
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>60</b>	<b>30</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>90</b>	<b>50</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>95</b>									
<i>Pleurozium schreberi</i>	30	5	40	60	25	5	+	10	30	25	30		30	20	10	30									
<i>Dicranum scoparium</i>	25	20	10	15	10	10			10	20	20		10	50											
<i>Polytrichum commune</i>	1	1		10	40	5		5	15	30			10		70										
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	5		1	10	20																				
<i>Hypnum subplicatile</i>			25	1	1	5																			
<i>Prilidium ciliare</i>				1	1	+		1	+	5															
<i>Sanionia uncinata</i>						20	15	5			20														

Окончание таблицы 38

Ярусы, виды	Субасс. <i>chamaetori-rubosum</i>					Субасс. <i>fruticulosum</i>					Субасс. <i>tyricum</i>									
											Номера описаний									
	168	121	111	26	27	18	15	19	232	277	457	445	496	471	1771	203				
<i>Dicranum majus</i>																				
<i>D. congestum</i>		5					5	+	5			+		15						
<i>Hypnum splendens</i>					1															
<i>Cladonia arbuscula</i>													+							
<i>C. rangiferina</i>	5							+							+					
<i>Cetraria islandica</i>	1							+							+					
<i>Cladonia amaurocraea</i>	+					+					10									

Примечание. Отмечены также: *Alnus kamischatica* — 445: 10; *Sorbus sambucifolia* — 457: 15, 445: 5; *Lycorodium annotinum* — 445: 10, 496: 5; *Poa pratensis* var. *alpigena* — 26: 1, 27: 1; *P. playantha* — 18: +, 15: 1; *Beula exilis* — 15: 5, 19: 1; *Arctous alpina* — 15: 5, 19: 1; *Salix arctica* ssp. *crassijulis* — 18: +, 19: 40, 496: +; *S. pulchra* ssp. *parallelinervis* — 15: 20; *Saussurea pseudo-filixii* — 18: +; *Carex koraginensis* — 19: +; *Hedysarum hedysaroides* — 5: +; *Aconogonon tripterocarpum* — 19: +, 277: +, 203: +; *Equisetum arvense* — 111: 1; *E. sylvaticum* — 277: 5; *Poa malacantha* — 19: 1; *Bistorta plumosa* — 15: +; *Phyllodoce aleutica* — 232: +; *Carex pallida* — 496: +; *C. lugens* — 15: 3; *Chamerion angustifolium* — 232: +; *Solidago spiraeifolia* — 445: 5; *Poa shumshuensis* — 15: +; *Rubus arcticus* — 15: 10; *Mertensia pubescens* — 15: 3; *Polytrichum jensenii* — 496: +; *Hypnum callichromum* — 277: +; *Cladonia stellaris* — 26: 1; *Cetraria cucullata* — 26: +; *C. nivalis* — 26: +, 445: 10; *Peltigera aphthosa* — 19: +; *Stereocaulon paschale* — 27: +; *Cladonia rangiformis* — 26: 1; *C. grisea* — 26: 5; *C. macroceras* — 19: +; *C. chlorophaea* — 277: +.

Таблица 39

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Pinetum pumilae cladinosum*

Ярусы, виды	Субасс. <i>hylocomiosum</i>						Субасс. <i>typicum</i>					
	Номера описаний											
	201	353	242	494	1862	1855	1787	196	463	34	125	468
<i>Pinus pumila</i> , сомкнутость	0,5	0,4	0,7	0,6	0,6	0,6	0,4	0,4	0,5	0,5	0,5	0,6
<b>Кустарники, покрытие, %</b>	<b>+</b>	<b>10</b>		<b>30</b>			<b>+</b>			<b>1</b>	<b>10</b>	<b>26</b>
<i>Rhododendron aureum</i>	+	10		10			+				10	25
<i>Spiraea beauverdiana</i>				20						1		1
<b>Кустарнички, %</b>	<b>5</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>15</b>	<b>30</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>20</b>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1	10	+			+	10	15	15	15		5
<i>V. minus</i>	1	10	10			+	+	5	10	1	10	10
<i>Ledum decumbens</i>	1	10	15		30	20	5	15	10	10	30	
<i>Empetrum sibiricum</i>	1			15		+	10	10	5	5		
<i>Arctous alpina</i>	1						1	5			1	1
<b>Травы, покрытие, %</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	1							+	1	1	+	1
<i>Hierochloë alpina</i>	1					+	+	5				
<i>Aconogonon tripterocarpum</i>	1	5	+				+	1	1		1	
<i>Linnaea borealis</i>					10	1				3		
<b>Мхи, покрытие, %</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>30</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>	+		10	5	10	10				5		3
<i>Polytrichum commune</i>	+				1					1		5
<i>P. alpestre</i>		10	+			5	5		+	1		
<i>Dicranum scoparium</i>	20			10					+		5	
<i>D. majus</i>	+									5	5	
<i>D. congestum</i>					2	10	10			5		
<i>Sanionia uncinata</i>			10						+	+		
<b>Лишайники, %</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>80</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>40</b>
<i>Cladina arbuscula</i>	15	15	30	5	10	20	10	20	25	20	20	20
<i>C. rangiferina</i>	15	15	20	5	20	15	10		20	10	20	10
<i>C. stellaris</i>	5		5	15	5	10	15	20		10		
<i>Cetraria islandica</i>	1	15		+				15				5
<i>C. nivalis</i>	5		10	5	+			10	10			10
<i>Thamnolia vermicularis</i>	1	5	10			+	10	15	5			
<i>Stereocaulon paschale</i>				+	1	5						
<i>S. alpinum</i>							20	+	+	1		1
<i>Nephroma arcticum</i>					5	+		10				

Примечание. Отмечены также: *Alnus kamtschatica* — 196: 10, 463: 10; *Salix glauca* — 201: +, 1787: 10; *S. pulchra* ssp. *parallelinervis* — 34: +; *Betula exilis* — 1787: +, 196: +; *Loiseleuria procumbens* — 1787: +, 196: +; *Cassiope lycopodioides* — 196: 5; *Salix reticulata* — 1787: +, 196: +; *S. rotundifolia* — 468: 15; *Poa pratensis* var. *alpigena* — 125: +; *Festuca altaica* — 196: +; *Equisetum sylvaticum* — 353: 5, 34: 1; *Carex koraginensis* — 1787: +, 196: 1; *Lycopodium pungens* —

дают *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, встречаются также *Vaccinium minus*, *Arctous alpina*, *Betula exilis*. Травы отмечены единично (1–5%), константны тундровые виды: *Aconogonon tripterocarpum*, *Hierochloa alpina*, *Festuca altaica*. Лишайниковый ярус (30–70%) образован кустистыми лишайниками: *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. grisea*, *C. submitis*, с высокой константностью встречаются: *Cladonia ectocyna*, *C. furcata*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*. Сообщества ассоциации характеризуются разреженным моховым ярусом (до 10%), присутствием высокогорных тундровых видов: *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope lycopodioides*, *Hierochloa alpina*.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к высотам 1000–1200 м, встречаются в наиболее бедных и сухих местообитаниях на верхней границе пояса стлаников.

Распространение. Кладиновые кедровостланики описаны на Козыревском хребте, в Кроноцком заповеднике, на склонах вулкана Авача и на Малкинском и Ганальском хребтах. Встречаются на Сахалине (Кабанов, 1940), в Прибайкалье (Тихомиров, 1949; Моложников, 1975, 1976), Якутии (Тихомиров, 1949; Пивник, 1958), Амурской обл., басс. р. Анадырь (Тихомиров, 1949; Васильев, 1956), на Сихотэ-Алине (Колесников, 1969), хр. Тукурингра (Горовой и др., 1974), в Охотии (Воробьев, 1937; Котляров, 1973, 1977, 1978; Васильев, Чумин, 1979).

Субасс. 5.1. **typicum** — диагноз субассоциации в целом повторяет диагноз ассоциации.

Субасс. 15.2. **hylocomiosum** — зеленомошно-кладиновая. В травяном ярусе (покрытие до 5%) отмечены: *Hierochloa alpina*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Linnaea borealis*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*. Моховой покров разрежен, не превышает 25–30%, отмечены: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum strictum*, *P. commune*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *D. majus* (табл. 39). Сообщества зеленомошно-кладиновых кедровостлаников описаны в Кроноцком заповеднике (700–1100 м над уровнем моря), на Срединном, Козыревском и Малкинском хребтах (650–1000 м над уровнем моря). Они приурочены к сухим мезоолиготрофным местообитаниям. Зеленомошно-кладиновые кедровостланики отмечены в Прибайкалье (Моложников, 1975, 1976), на севере Амурской обл. (Тихомиров, 1949), в Пенжинском р-не (Городков, 1935а), бассейне р. Анадырь (Аврамчик, 1972).

---

1862: 1, 468: 1; *Diphasiastrum complanatum* — 494: 1; *Lycopodium clavatum* — 196: +; *Saussurea pseudo-tilesii* — 1787: +; *Chamerion angustifolium* — 196: 1; *Polytrichum strictum* — 196: +, 463: +; *P. alpinum* — 494: 10, 1862: 1; *Brachythecium* sp. — 353: 10, 196: 5; *Cladonia grisea* — 1855: 5, 34: 1; *C. gracilis* — 494: 5; *C. elongata* — 201: +, 242: +, 196: +; *C. furcata* — 201: +, 242: +, 196: 5, 463: +; *C. chlorophaea* — 468: +; *C. uncialis* — 463: +; *C. deformis* — 494: +, 1855: +; *C. pleurota* — 242: +, 1862: +, 125: +; *C. amaurocraea* — 242: +; *C. ectocyna* — 1862: 10, 34: 5, 125: 10; *Cetraria laevigata* — 201: 1, 463: 5; *C. cucullata* — 463: +; *Alectoria nigricans* — 463: 5.

### Закономерности размещения сообществ кедрового стланика

**Эколого-фитоценотические ряды.** Для изучения экологических закономерностей размещения сообществ формации применяли методы прямой ординации, позволяющие проанализировать связь сообществ формации с комплексом основных прямодействующих факторов. Важнейшими факторами, обуславливающими разнообразие сообществ кедрового стланика, являются увлажнение и богатство почв. С использованием шкал увлажнения и богатства почв (см. главу «Методы...») было выделено 8 типов местообитаний. Распределение ассоциаций по типам местообитаний показано в табл. 40.

**Высотная приуроченность сообществ кедрового стланика.** В условиях выраженного горного рельефа Камчатки факторы рельефа (высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна склонов) оказывают значительное влияние на перераспределение тепла и влаги, что приводит к существенным различиям в характере размещения основных групп ассоциаций кедровостлаников в различных геоботанических районах Камчатки. При анализе размещения сообществ кедрового

Таблица 40

Распределение ассоциаций кедрового стланика по типам местообитаний

Ступени богатства почв	Ступени увлажнения почв			
	1 — сухие	2 — свежие	3 — влажные	4 — сырые и мокрые
А — олиготрофные	<i>Pinetum pumilae cladinosum</i>			
В — мезоолиготрофные		<i>Pinetum pumilae hylocomioso-fruticulosum</i> <i>Pinetum pumilae hylocomioso-rhododendrosom</i>	<i>Pinetum pumilae chamaemori-rubosum</i>	<i>Pinetum pumilae girgensohnii-sphagnosum</i>
С — мезотрофные		<i>Pinetum pumilae oligoherbosum</i> <i>Pinetum pumilae hylocomiosum</i> <i>Pinetum pumilae herboso-fruticulosum</i> <i>Pinetum pumilae nanoherbosum</i> <i>Pinetum pumilae hylocomioso-sorbosum</i> <i>Pinetum pumilae spiraeosum</i>	<i>Pinetum pumilae equisetosum</i>	
Д — мезоевтрофные		<i>Pinetum pumilae calamagrostidosum</i>	<i>Pinetum pumilae pteridosum</i>	

стланика в связи с факторами рельефа применяли информационно-логический метод (Пузаченко, Мошкин, 1969), позволяющий установить наиболее вероятные связи сообществ с высотными ступенями, экспозицией и крутизной склонов (см. главу «Методы...»). Статистический анализ подтвердил, что высота над уровнем моря является ведущим фактором рельефа, оказывающим наибольшее влияние на размещение кедровостланиковых сообществ. Влияние экспозиции и крутизны склона выражены слабо. Общая связь сообществ кедрового стланика с факторами рельефа, выраженная через информационный коэффициент, составляет для высоты над уровнем моря — 0,17, для крутизны и экспозиции склона — соответственно 0,11 и 0,09.

По данным информационно-логического анализа, на нижнем пределе распространения (150–400 м над уровнем моря) кедровостланики представлены в основном травяными сообществами с преобладанием в травяном ярусе вейника или таежного мелкотравья. На верхнем пределе распространения (около 700–1100 м над уровнем моря), а в районе Кроноцкого полуострова на высотах 450–500 м встречаются кустарничковые и лишайниковые кедровостланики. Средние высоты (400–700 м) занимают зеленомошные и беднотравные сообщества. По мнению ряда авторов, беднотравные кедровостланики являются возрастной стадией зеленомошных и часто развиваются на месте сгоревших горных лесов. Кустарничковые кедровостланики представлены на высотах 450–600 м спиреевыми и рябинниковыми сообществами. На высотах 750–1000 м распространены более психрофильные рододендроновые кедровостланики. Сфагновые кедровостланики имеют ограниченное распространение и встречаются на высотах 300–450 м над уровнем моря на крутых бортах речных долин либо на нижнем пределе распространения формации (150 м) по окрайкам сфагновых болот.

На верхней и нижней границе своего распространения кедровостланики взаимодействуют с другими формациями и типами растительности. На высотах 300–500 м над уровнем моря они могут входить в подлесок каменноберезовых и лиственничных лесов. На высотах 900–1100 м кедровый стланик нередко образует сочетания с лишайниково-кустарничковыми горными тундрами.

Анализ размещения сообществ кедрового стланика в связи с экспозициями склонов показал менее четкую зависимость. Наиболее часто лишайниковые, зеленомошные и рододендроновые сообщества встречаются на подветренных склонах северо-западной, северной и западной экспозиций, на которых выпадает меньше осадков. Мезофильно-кустарничковые (спиреевые и рябинниковые) кедровостланики предпочитают более увлажненные склоны южной, юго-восточной и восточной экспозиций, где выпадает больше осадков. На северо-восточных и юго-западных склонах чаще всего встречаются травяные и кустарничковые кедровостланики. Беднотравные кедровостланики не имеют четкой приуроченности к экспозиции склона.

Крутизна склонов оказывает довольно слабое влияние на размещение сообществ формации: к выровненным участкам и слабопологим склонам (крутизна

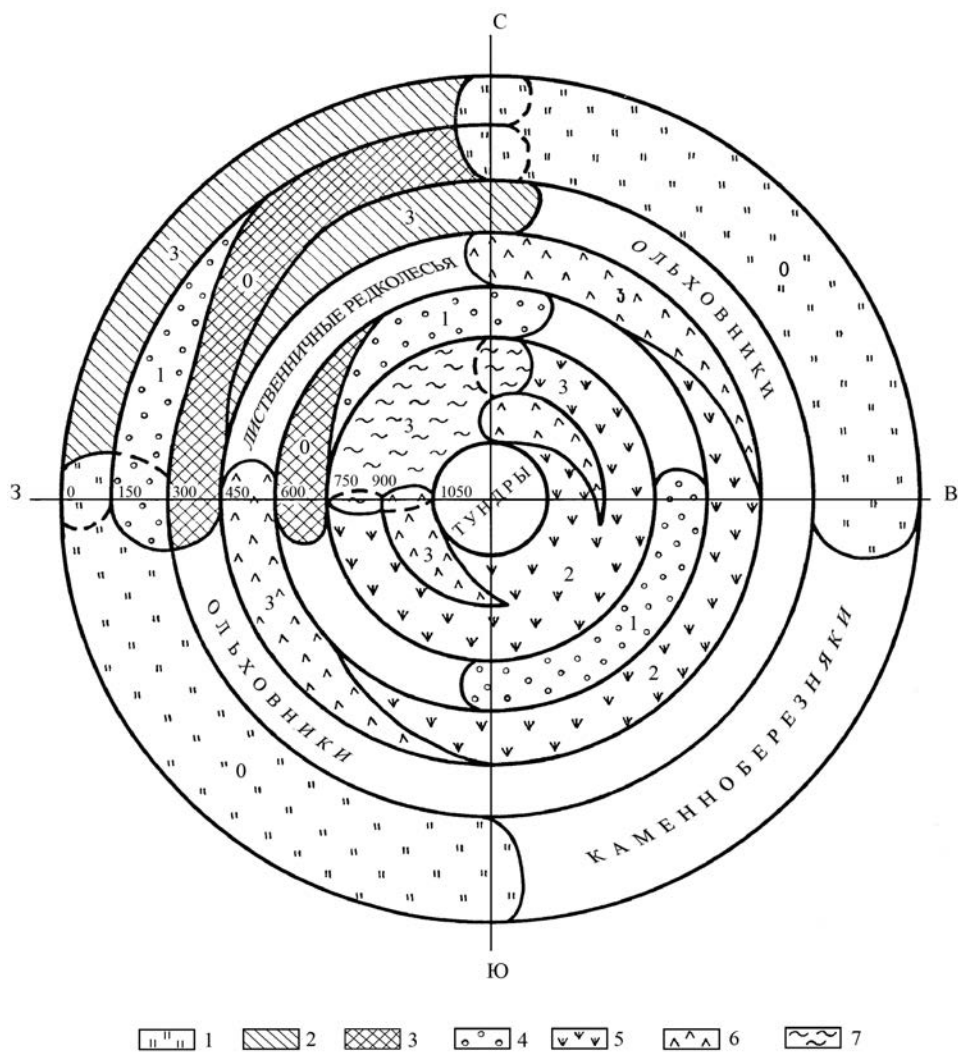


Рис. 13. Схема высотного распределения групп ассоциаций кедровостлаников. 1 — травяные, 2 — сфагновые, 3 — зеленомошные, 4 — мертвопокровные, 5 — кустарниковые, 6 — кустарничковые, 7 — лишайниковые. Цифрами на схеме показана средняя крутизна склона (в градусах): 0 — ровно, 1 — от 1 до 10, 2 — от 11 до 20, 3 — от 21 до 30.

менее  $10^\circ$ ) приурочены зеленомошные, травяные, лишайниковые и беднотравные кедровостланики; к склонам средней крутизны ( $10\text{--}20^\circ$ ) — кустарниковые; на более крутых склонах встречаются лишайниковые и сфагновые сообщества. Кустарничковые сообщества могут размещаться на склонах различной крутизны.

Обобщая проанализированные связи сообществ кедрового стланика с факторами рельефа, можно изобразить их в виде схемы, иллюстрирующей наиболее вероятные нахождения групп ассоциаций по отношению к трем факторам рельефа (рис. 13). На рисунке видно, что на внутренних склонах континентальной ориентации сообщества кедрового стланика могут встречаться на различных высотах, заходя в пояс горных тундр и участвуя в подлеске лиственничных редколесий. На океанических склонах кедровостланики занимают высоты от 450 м и выше, чередуясь с сообществами формации ольхового стланика, иногда заходят отдельными «языками» в расположенный ниже пояс каменноберезовых лесов.

Сообщества кедрового стланика в виде инкубационного яруса (Soczawa, 1930) или ингрегации (в смысле Б.А. Быкова, 1960) входят в подлесок парковых каменноберезняков, лиственничных и белоберезовых редколесий. При этом видовой состав и строение кедровостланиковых фитоценозов не изменяется, так как эдификаторное воздействие кедрового стланика значительно сильнее, чем влияние разреженного древесного яруса. На верхнем пределе распространения кедрового стланика встречаются сочетания низкорослых куртин стланика с фрагментами сообществ горных лишайниковых и кустарничковых тундр.

### **Особенности динамики сообществ кедрового стланика**

Сообщества кедрового стланика испытывают прямое и косвенное влияние вулканической деятельности практически на всей территории полуострова. При прямом воздействии происходит повреждение или уничтожение сообществ, погребение отдельных ярусов и целых сообществ пирокластическими материалами. Вулканическое воздействие приводит либо к катастрофической гибели фитоценозов, либо к экодинамическим сукцессиям (Манько, 1980). Под воздействием вулканических пеплопадов в кедровостланиках происходит уничтожение мохово-лишайкового яруса (Хоментовский, 1985, 1995), резко ухудшаются условия возобновления. Пеплопады влияют на сезонную динамику растительности, ускоряя таяние снежного покрова. Во время извержений вулканов кедровый стланик часто гибнет от пожаров.

Кедровый стланик чрезвычайно горюч, чему способствуют его стелющаяся форма, поверхностное размещение корней, высокое содержание в хвое и древесине эфирных масел и смол. Сообщества кедрового стланика весьма подвержены лесным пожарам, во время которых обычно выгорают большие массивы. Восстановление их после пожаров идет крайне медленно, поскольку мощная подстилка и гумус зачастую выгорают, почвы под кедровыми стланиками бедные. На значительных по площади горях обычно не остается живых экземпляров стланика, поэтому затруднен занос семян. Каменистые склоны после выгорания зарослей кедровостлаников надолго остаются лишенными растительности. Такие нарушенные участки распространены в окрестностях пос. Эссо и Анавгай (Срединный хребет), где обширные площади горных склонов пройдены пожарами в начале



70-х годов XX века. На горячих кедровостлаников в Срединной и Центральной Камчатке отмечен массовый подрост берез *Betula ermanii* и *B. platyphylla*, встречается подрост *Alnus hirsuta*. Хорошо развит травяной ярус, преобладают: *Calamagrostis langsdorffii*, *Rubus sachalinensis*, встречаются: *Gymnocarpium dryopteris*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis korotkyi*, *Carex pallida*, *C. vanheurckii*, *Trisetum sibiricum*, *Spiraea media*, *Moehringia lateriflora*, *Actaea erythrocarpa*, *Erigeron kamtschaticus*, *Empetrum nigrum*. Мохово-лишайниковый ярус образован *Polytrichum juniperinum* и *Ceratodon purpureus*, отмечены: *Sanionia uncinata*, *Peltigera malacea*, *Cladonia pухidata* и др.

Кедровый стланик является одним из пионерных видов при зарастании шлаковых и лавовых полей, а также отложений сухих речек (Кабанов, 1964; Нешатаева, 1987), что обусловлено его нетребовательностью к почвенно-грунтовым условиям, возможностью вегетативного размножения путем укоренения ветвей. Скорость появления кедрового стланика на остывших лавах и шлаках зависит в основном от возможности заноса семян. При зарастании отложений сухих речек в Центральной долине Камчатки куртинам кедрового стланика принадлежит ведущая эдификаторная роль. Они предотвращают ветровую эрозию, способствуют задержанию грунтовой влаги, образуя мощную подстилку, и тем самым создают благоприятные условия для поселения других видов растений. Под пологом кедрового стланика на зарастающих наносах сухих речек Пахчи и Студеной (окрестности пос. Козыревск) встречаются: *Pyrola incarnata*, *Vaccinium minus*, *Orthilia secunda* и зеленые мхи. На открытых пространствах несомкнутые группировки образуют *Astragalus schelichowii*, *Juniperus sibirica*, *Artemisia borealis*, *Silene repens*, *Leymus interior*. Кедровый стланик имеет здесь чашеобразную форму роста, достигая 3,5 м высоты и 10 м в диаметре кроны. В ходе сингенетической сукцессии происходит постепенное смыкание куртин кедрового стланика (до 0,5–0,6) и развивается древесный ярус из *Larix cajanderi* с участием *Betula platyphylla*, *Padus avium*, *Sorbus sibirica*. Заключительной стадией сукцессии, по-видимому, являются кустарниково-разнотравные лиственничники с подлеском из кедрового стланика (Нешатаева, 1987).

### Географические закономерности размещения сообществ кедрового стланика

Особенности размещения сообществ кедрового стланика в различных районах Камчатки неодинаковы и зависят от типа высотной поясности, климата, рельефа, наличия или отсутствия влияния вулканизма, современного оледенения и исторических причин. На Восточной Камчатке (Семячикско-Чажминский геоботанический район) кедровый стланик играет ведущую роль в сложении растительного покрова на высотах 700–900 м над ур. моря, его сообщества занимают уступы и пологие склоны вулканического дола, в отдельных случаях поднимаются до высот 1000–1100 м, встречаясь на плоских участках вулканических плато (ку-

старничковые и лишайниковые кедровостланики). Подрайон Кроноцкого полуострова, вдающегося в океан, отличается общей сниженностью растительных поясов (вследствие высокой океаничности климата и наличия современного оледенения). Здесь кедровостланики встречаются от побережья океана до высот 400–450 м и наиболее широко представлены на высотах 150–300 м. Подобная инверсия характерна для плоских равнинных поверхностей межгорных котловин и долин рек и объясняется застоем холодных воздушных масс, стекающих с гор. Кедровостланики при этом чередуются с участками каменноберезняков, занимающих крутые склоны. Унано-Лиственничный геоботанический район характеризуются наибольшей континентальностью климата на восточном побережье, обусловленной экранирующим действием вулканической горной цепи, изолирующей район от влияния океана. В районе Кроноцкого озера широко развиты межгорные долины, в которых на высотах 400–450 м господствуют лиственничные и белоберезовые редколесья с подлеском из кедрового и ольхового стлаников. Отдельные участки кедровостланиковых сообществ встречаются на высотах 900 м и более, чередуясь с лишайниково-кустарничковыми тундрами.

В верховьях р. Камчатка (южная оконечность Срединного хребта, Малкинский хребет, водораздел рек Юртовая и Озерная Камчатка) сообщества кедрового стланика встречаются на высотах 900–1200 м. Куртины кедровостлаников приурочены здесь к грядам, гривам, уступам гор. На плоских участках, на высотах 1000–1100 м преобладают кочкарные лишайниково-кустарничковые тундры. Отдельные низкорослые (высотой 0,5–1 м) экземпляры кедрового стланика проникают до высоты 1400 м, единично присутствуя в тундровых сообществах. В этом районе распространены рододендроновые, кустарничковые и лишайниковые кедровостланики. На северном склоне Ганальского хребта (отроги вулкана Бакенинг) распространены каменноберезовые редколесья с подлеском из кедрового стланика, сообщества которого также встречаются на опушках. На высотах 900–1000 м по гребням и крутым склонам гор встречаются лишайниковые и кустарничковые кедровостланики. Отмечены небольшие участки морошковых кедровостлаников на оторфованных почвах.

На восточном склоне Срединного хребта (басс. р. Быстрая, Козыревский хр., окрестности с. Эссо) высоты до 250–300 м заняты лиственничниками, на склонах гор распространены лиственничники с подлеском из кедрового стланика (асс. *Laricetum pumilo-pinosum kamtschatkense* (Биркенгоф, 1938)). На высотах 700–900 м выражен пояс стлаников. Сообщества кедрового стланика представлены кустарничковыми, зеленомошными, рододендроновыми, лишайниковыми и сфагновыми сообществами. На высотах около 1000 м пояс стлаников разрежен. Отмечены комплексы из фрагментов зеленомошно-кустарничковых кедровостлаников и лишайниковых горных тундр. На западных склонах вулканов Ключевской группы (вулканы Ушковский, Толбачик) кедровый стланик встречается на высотах 700–800 м в подлеске каменноберезняков и лиственничных редколесий. Пояс стлаников здесь распространен на высотах от 800–900 до 1200 м. Растительность

плато подвержена влиянию современного вулканизма: обширные площади покрыты свежим пирокластическим материалом, изверженным в 1975–1976 гг. Сообщества кедрового стланика на Толбачинском доле большей частью погибли при извержении. Сохранившиеся массивы кедровостлаников с редкостойными лиственницами (на высотах 700–800 м над уровнем моря) представлены травяно-кустарничковыми сообществами на отложениях вулканического шлака.

На о. Карагинский, растительный покров которого отличается общей сниженностью растительных поясов, массивы кедровостлаников занимают около 35% площади. Сообщества кедрового стланика встречаются небольшими массивами на побережье Берингова моря среди приморских кустарничковых тундр. Здесь распространены спиреевые, рябинниковые и мертвопокровные кедровостланики. Обширные площади кедровостлаников занимают водоразделы, древние террасы (высотой 20, 50, 150 м над ур. моря) и поднимаются до высот 500–600 м. На высотах 600–800 м господствуют горные тундры и гольцы (выше 800 м). На плоских водоразделах кедровостланики представлены беднотравными и морошковыми сообществами на естественно дренированных реликтовых торфах. По данным М.С. Боч (1983), радиоуглеродный возраст древних бугристых болот, существовавших на о. Карагинский, составляет около 8 тыс. лет. На северо-востоке полуострова (пос. Оссора) кедровостланики встречаются на буграх аапа-бугристых болот и представлены здесь кустарничковыми сообществами. В районе залива Анапка сообщества кедрового стланика приурочены к горным склонам и платообразным возвышенностям, распространены кустарничковые, зеленомошные и мертвопокровные сообщества. Общим для трех перечисленных северо-восточных местонахождений кедровостлаников является мощный слой торфа, достигающий 1,5 м, присутствие в составе сообществ *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Betula exilis*, на севере — *B. divaricata*.

На западном побережье Камчатки сообщества кедрового стланика занимают небольшие площади, встречаясь лишь в северных районах. В окрестностях пос. Тигиль, на мысах Бабушкина, Омгон и Утхолок кедровостланики встречаются среди кустарничковых тундр по склонам увалов, на бугристых болотах и склонах гор. Здесь также под кедровостланиками выражен торфяной горизонт.

В Южно-Камчатском заказнике массивы кедровостлаников сосредоточены по склонам вулканического плато и в районе мыса Сивучий (западное побережье). Здесь встречаются зеленомошные, папоротниковые, мертвопокровные, вейниковые и рябинниковые сообщества. На восточном побережье склоны вулканических плато заняты сообществами ольхового стланика. Кедровостланики отмечены на приморских береговых валах в устьях рек Ильинская, Три Сестры (низкотравные, вейниковые и папоротниковые сообщества). Характерной чертой южнокамчатских кедровостлаников является присутствие в сообществах *Oxalis acetosella* и крупных папоротников. Южная граница распространения кедрового стланика на Камчатке проходит по линии гора Лысая — мыс Сопочный. На низменном п-ове Лопатка кедровый стланик отсутствует.

#### 4.4.2. Сообщества ольхового стланика — формация *Alnus kamtschaticae*

Сообщества ольхового стланика (*Alnus kamtschatica*) занимают обширные площади на восточном, юго-восточном побережьях и в горных районах Камчатки, где они широко представлены на склонах горных систем и вулканических плато. В центральных районах полуострова сообщества ольхового стланика обычно распространены на высотах 700–900 м над уровнем моря и нередко образуют значительные по площади массивы. Ольховники имеют довольно широкое распространение также в юго-западных и северных районах полуострова. Они занимают склоны гор, а на севере и крайнем юге полуострова встречаются в долинах рек и ручьев.

Камчатские ольховники до сих пор остаются изученными довольно слабо, несмотря на то, что они являются важнейшим компонентом растительного покрова полуострова и образуют вместе с сообществами кедрового стланика особый высотный пояс субальпийских стлаников. Их водоохранное и противоэрозионное значение для закрепления рыхлых вулканических пород горных склонов очень велико. Литературные данные по классификации и экологическим особенностям ольховников Камчатки весьма немногочисленны и представляют собой лишь общую характеристику сообществ формации либо перечень ассоциаций ольхового стланика для некоторых районов полуострова (Липшиц, Ливеровский, 1937; Павлов, Чижиков, 1937; Комаров, 1940; Стариков, Дьяконов, 1954; Елагин, 1963б; Голубицкая, Нешатаева, 1985, и др.). Классификация сообществ ольховника ранее была разработана лишь для районов Южной Камчатки (Hultsn, 1974; Нешатаева, Нешатаев, 1993; Нешатаева, 2002а) и Кроноцкого заповедника (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Нашими экспедициями выполнено около 500 геоботанических описаний сообществ ольхового стланика. Для разработки эколого-фитоценотической классификации наряду с табличным методом использовали корреляционный анализ. В обработку были включены виды средней константности (10–60%), а также ряд высоко константных видов, являющихся диагностическими для определенных синтаксонов. При анализе видового состава сообществ формации методом корреляционных плеяд были выделены 3 плеяды взаимосопряженных видов. В составе 1-й плеяды — виды, наиболее характерные для коренных ненарушенных ольховников с высокой сомкнутостью стланикового яруса, которые встречаются с высокой константностью и высоким покрытием: *Maianthemum dilatatum*, *Phegopteris connectilis*, *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Sorbus sambucifolia*. 2-я плеяда объединяет виды группы мезофильного высокотравья и разнотравья, характерные для сообществ каменноберезняков, которые граничат с ольховниками на нижней границе пояса стлаников: *Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Veratrum oxysepalum*, *Viola selkirkii*, *V. biflora*, *Geranium erianthum*. В состав 3-й плеяды включены наименее характерные для ольховников тундровые виды, входящие в состав сообществ формации на верхней границе пояса стлаников, в зоне

контакта с горными тундрами, а также ряд видов, характерных для сообществ кедрового стланика, нередко соседствующих с ольховниками: *Carex koraginensis*, *Salix arctica* ssp. *crassijulis*, *Artemisia arctica*, *Solidago spiraeifolia*, *Saussurea pseudotilesii*, *Diphasiastrum alpinum*, *Rhododendron aureum*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum juniperinum*.

Эдификаторная роль ольхового стланика очень велика, отсюда — бедность и однообразие напочвенного покрова сомкнутых сообществ ольховника. С увеличением высоты над уровнем моря, на верхней границе пояса стлаников, ярус ольховника становится низкорослым и разреженным, происходит внедрение ряда тундровых видов, образуются сочетания из фрагментов фитоценозов ольховника и участков горно-тундровых сообществ. Типологическое разнообразие ольховников невелико, они представлены восемью ассоциациями и десятью субассоциациями, отнесенными к пяти группам ассоциаций.

### Эколого-фитоценотическая классификация сообществ ольхового стланика полуострова Камчатка

Формация *Alneta kamtschaticae* — сообщества ольхового стланика

Группа асс. 1. *Alneta kamtschaticae herbosa* — ольховники травяные

Асс. 1. *Alnetum kamtschaticae glyceriosum* — ольховник манниковый

Асс. 2. *Alnetum kamtschaticae maianthemosum dilatatae* — ольховник майниковый

Асс. 3. *Alnetum kamtschaticae altiherbosum* — ольховник высокотравный

Группа асс. 2. *Alneta kamtschaticae pteridosa* — ольховники папоротниковые

Асс. 4. *Alnetum kamtschaticae dryopteridosum expansae* — ольховник щитовниковый

Субасс. 4.1. *typicum* — типичная

Субасс. 4.2. *phegopteridosum* — букovníковая

Группа асс. 3. *Alneta kamtschaticae calamagrostidosa* — ольховники вейниковые

Асс. 5. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii* — ольховник вейниковый

Субасс. 5.1. *typicum* — типичная

Субасс. 5.2. *dryopteridosum* — щитовниковая

Субасс. 5.3. *athyriosum* — кочедыжниковая

Группа асс. 4. *Alneta kamtschaticae fruticosa* — ольховники кустарниковые

Асс. 6. *Alnetum kamtschaticae spiraeosum beauverdianae* — ольховник спиреевый

Субасс. 6.1. *typicum* — типичная

Субасс. 6.2. *varioherbosum* — разнотравная

Асс. 7. *Alnetum kamtschaticae rhododendrosom aurei* — ольховник рододендроновый

Группа асс. 5. *Alneta kamtschaticae hylocomiosa* — ольховники зеленомошные

Асс. 8. *Alnetum kamtschaticae hylocomiosum* — ольховник зеленомошный

Субасс. 8.1. *typicum* — типичная

Субасс. 8.2. *gymnocarpiosum* — голокучниковая

Субасс. 8.3. *fruticulosum* — кустарниковая

Группа асс. 1. *Alneta kamtschaticae herbosa* — ольховники травяные.

Диагностические признаки. Группа объединяет сообщества ольхового стланика с развитым травяным ярусом, образованным видами разнотравья. Сообщества разнотравных и высокотравных ольховников характеризуются более богатым флористическим составом, чем вейниковые ольховники. Здесь представлены виды групп высокотравья и мезофильного лугового разнотравья. Выражен подлесок, образованный спиреей (*Spiraea beauverdiana*). Папоротники практически отсутствуют. Сомкнутость ольхового стланика ниже, чем в вейниковых сообществах, и составляет не более 0,5–0,6, что дает возможность видам окружающих субальпийских лужаек заходить под полог ольховника. Средняя высота ольховника 3 м, диаметр лежащих стволов 10–12 см, диаметр поднимающихся от них ортотропных ветвей 5–6 см. Диаметр крон кустов около 2 м. Травяной ярус довольно однородный, его покрытие составляет в среднем около 70%. Высота травостоя 40–100 см.

Асс. 1. *Alnetum kamtschaticae glyceriosum* — ольховник манниковый (табл. 41).

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны на Южной Камчатке Э. Хультемом (Hultsn, 1927, 1974) под названием «*Alnus fruticosa* — *Glyceria (alnasteretum)* — *Athyrium (alpestre)* ass.», причем Хультен отмечает, что эта ассоциация наиболее широко распространена на Южной Камчатке среди других сообществ ольхового стланика и занимает обширные площади. Эту же ассоциацию упоминает Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937), считавший наиболее характерной для сообществ ольховника группировку «*Alnus* — *Glyceria* — *Dryopteris austriaca*», широко распространенную на Юго-Западной Камчатке в окрестностях пос. Большерецк.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются высокими обилием и проективным покрытием (до 70%) манника ольховникового (*Glyceria alnasteretum*). С высокой константностью встречаются виды группы высокотравья: *Cirsium kamtschaticum*, *Cacalia kamtschatica*, *Aruncus dioicus*, *Veratrum oxypetalum*. Дифференцирующие виды ассоциации: *Trillium camschatcense*, *Allium ochotense*, *Viola selkirkii*, *Phegopteris connectilis*.

Синэкология. Сообщества ассоциации распространены на высотах 500–600 м над уровнем моря, приурочены преимущественно к юго-западным, южным и западным склонам средней крутизны (10–20%), встречаются на бортах речных долин в хорошо увлажненных местообитаниях.

Распространение. Манниковые ольховники описаны в долине р. Озерная, в окрестностях Курильского озера, на склонах Кошелевской вулканической систе-



Окончание таблицы 41

Ярусы, виды	Группы ассоциаций																			
	<i>Alneta kamtschaticae herbosa</i>							<i>Alneta kamtschaticae fruticosa</i>												
	Ассоциации							Ассоциации												
	<i>Alnetum glyceriosum</i>			<i>A. dryopteridosum</i>				<i>A. matianthesomum</i>			<i>A. rhododendrosomum aurei</i>									
Номера описаний																				
	520	548	557	521	547	549	550	501	554	524	50*	570	578	С	553	579	509	506	507	С
<i>Rhododendron aureum</i>												1	1	10	30	15	15	20		V
<i>Parageum cathifolium</i>										+			+			10	10	5		III
<i>Rhododendron kamtschaticum</i>																3	3	1		III
<i>Artemisia arctica</i>						1					3					5	3	2		III
<i>Viola biflora</i>								3			+		1				1			II
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>																				
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>50</b>	<b>5</b>	<b>15</b>		<b>5</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	
<i>Brachythecium reflexum</i>	+	1	+	1	1	3	1	3	1	5	40	1	1	V	2		1	1		III
<i>Нурпунг pallescens</i>		1	+	+	1	1	1			5			III		1		1	1		II
<i>Distaplia bonjeanii</i>			+	+	1	1	1						II		2		1	1		II
<i>D. majus</i>								1	+		+		1	II						
<i>Polytrichastrum alpinum</i>								1					1	I						III
<i>Brachythecium salebrosum</i>								1				1	3	I		1	1	+		II
<i>Plagiothecium denticulatum</i>									+				1	I						
<i>Неритицае coll.</i>				+						1			1	II						
<i>Cladonia</i> sp.			+					+					1	II						

Примечание. Также единично встречаются: *Sorbus sambucifolia* — 553 (20); *Athyrium filix-femina* — 548 (1), 550 (+); *Trollius riederanus* — 578 (+); *Oreopteris queipraetensis* — 578 (+); *Huperzia selago* — 524 (1), 50\* (+); *Agrostis clavata* — 50\* (+); *Trisetum sibiricum* — 550 (5); *Gymnocarpium dryopteris* — 501 (15); *Lycopodium annotinum* — 501 (+), 579 (+); *Veronica stellerana* — 578 (1); *Listera cordata* — 578 (+); *Carex hakkoensis* — 578 (+), 507 (+); *C. koraginensis* — 509 (1), 506 (1); *Salix arctica* — 509 (2), 506 (10); *Calamagrostis sesquiflora* — 509 (1), 507 (2); *Carex oxycandra* var. *pauciflora* — 506 (1); *Pedicularis chamissonis* — 506 (+); *Vaccinium uliginosum* — 506 (+), 507 (4); *Anemone sibiricum* — 507 (1); *Stevensia pentapetala* — 507 (1); *Hieracium alpinum* — 507 (+); *Gentiana glauca* — 507 (+); *Polytrichum* sp. — 524 (1), 578 (5); *Rhizomium magnifolium* — 524 (1), 578 (10); *Polytrichum commune* — 50\* (10), 570 (5); *Sanionia uncinata* — 578 (1); *Marchantia* sp. — 578 (10); *Sphagnum compactum* — 578 (1); *Ceratodon purpureus* — 507 (1); *Bryocryptophyllum recurvirostrum* — 507 (1); *Fissidens* sp. — 501 (+). С — коэффициент постоянности.



мы, в долинах рек и ручьев бассейнов рек Третья Речка и Четвертая Речка, на восточном побережье заказника. На Восточной Камчатке (в Кроноцком заповеднике) сообщества этой ассоциации встречаются редко (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Асс. 2. *Alnetum kamtschaticae maianthemosum dilatatae* — ольховник майниковый.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются высоким обилием и проективным покрытием майника широколистного (*Maianthemum dilatatum*). С высокой константностью встречаются луговые виды: *Solidago paramuschirensis*, *Geranium etianthum*, *Coptis trifolia* и виды группы высокотравья: *Veratrum oxysepalum*, *Cirsium kamtschaticum*, *Angelica gmelinii*.

Синэкология. Сообщества ассоциации занимают центральное положение в экологических рядах сообществ ольхового стланика и приурочены к мезофильным местообитаниям.

Асс. 3. *Alnetum kamtschaticae althiherbosum* — ольховник высокотравный.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются преобладанием в травяном ярусе видов группы высокотравья, среди которых с высокой константностью встречаются: *Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Veratrum oxysepalum*, *Streptopus amplexifolius*. Отмечены также *Calamagrostis langsdorffii*, *Glyceria alnasteretum* и др.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются в средней части пояса стлаников и являются переходными к сообществам субальпийских лугов. Встречаются на Восточной и Южной Камчатке (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Группа асс. 2. *Alneta kamtschaticae pteridosa* — ольховники папоротниковые.

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются доминированием, высокой константностью и обилием папоротников, из которых преобладают *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Phegopteris connectilis*. В качестве содоминанта встречается вейник Лангсдорфа (табл. 42).

Асс. 4. *Alnetum kamtschaticae dryopteridosum expansae* — ольховник щитовниковый.

Синтаксономия. Ассоциация впервые описана на Южной Камчатке Хультемом (Hultsn, 1927, 1974) под названием «*Alnus fruticosa* — *Calamagrostis (langsdorffii)* — *Dryopteris austriaca* ass.». Описана для Кроноцкого заповедника под названием *Alnetum kamtschaticae dryopteridosum* (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе щитовника расширенного (*Dryopteris expansa*), покрытие 40–50%. С высокой константностью и обилием встречаются *Phegopteris connectilis* и *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*. Отмечены также *Trientalis europaea*, *Maianthemum dilatatum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Glyceria alnasteretum*, *Trillium camtschatsense*, *Veratrum oxysepalum*. Флористическое разнообразие сооб-

Таблица 42

Геоботаническая характеристика сообществ формации *Alneta kamtschatica*

Ярус, вид	Группы ассоциаций																								
	<i>Alneta pteridosa</i>					<i>Alneta calamagrostidosa</i>					<i>Alneta fruticosa</i>														
	Ассоциации																								
	<i>Alnetum dryopteridosum</i>					<i>Alnetum calamagrostidosum</i>					<i>Alnetum spiraeosum</i>					<i>A. hylcotistosum</i>									
Номера описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Высота над ур. моря, м	250	380	250	190	435	110	50	350	110	175	200	590	420	835	510	620	700	740	725	740	825	290	400	400	700
Экспозиция склона	ЮЗ	ЮВ	ЮЗ	ЮЗ	ЮВ	СВ	СВ	ЮВ	ЮВ	Ю	Ю	СВ	СВ	В	ЮЗ	ЮВ	3	3	В	С	Ю	С	С	С	
Крутизна, градусы	5	15	5	5	30	7	5	30	15	15	3	5	10	35	5	0	30	30	5	15	5	5	10	15	
<i>Alnus kamtschatica</i> , сомкнутость	0,7	0,7	0,6	0,6	0,4	0,7	0,7	0,5	0,6	0,7	0,7	0,5	0,7	0,4	0,6	0,6	0,8	0,5	0,3	0,4	0,5	0,5	0,6	0,6	
<b>Кустарниковый ярус, покрытие, %</b>	1			1					1					+	2	+	2	3	3	2	3	4	4	3	
<i>Spiraea beauverdana</i>	1			1										+	2	+	2	3	3	2	3	4	4	3	
<i>Sorbus sambucifolia</i>									1					+											
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	12	13	9	20	12	6	13	15	10	9	10	4	6	4	15	15	9	18	20	10	5	16	7	12	
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	3	3	2	2	2	3	3	3	4	4	4	3	3	3	3	3	2	4	4	4	3	3	3	2	
<i>Trisetalis europaea</i>	1	1	2				2		2		1	+	1	1	2	2			2	2	+		2	2	
<i>Dryopteris expansa</i>	4	3	4	3	3	3	3	2				1	2		1	1						2	2	2	
<i>Phlegopteris comectilis</i>	2	2	1	3	3		2	3	1	2	2											3			
<i>Athyrium filix-femina</i>	2			2					3	3	3											3			



Окончание таблицы 42

Ярусы, виды	Группы ассоциаций																								
	<i>Alneta pteridosa</i>					<i>Alneta calamagrostidosa</i>										<i>Alneta fruticosa</i>									
	<i>Alnetum dryopteridosum</i>					Ассоциации					<i>Alnetum spirgaosum</i>					<i>Alnetum varioherbosum</i>					<i>Alnetum turpicum</i>				
						<i>Alnetum calamagrostidosum</i>																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Номера описаний																									
<i>Gentiana glauca</i>																									
<i>Rubus arcticus</i>																									
<i>Diphasiastrium alpinum</i>																									
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытис, %</b>	+	+	+						+	+	+	+	2	1	+				1	+	+	+	1	10	
<i>Vaccinietum populeum</i>	+	+							+	+	+	+	2		+				1	+	+	+	1		
<i>Pleurozium schreberi</i>																									
<i>Dicranum scoparium</i>																									
<i>Polytrichum alpinum</i>																									
<i>P. juniperinum</i>															1										
<i>Cladonia pyxidata</i>																									
<i>Cetraria islandica</i>																									

Примечание. Единично встречаются: *Pinus pumila* — 20 (+); *Rhododendron aureum* — 19 (1); *Senecio cannabifolius* — 9 (1); *Thalictrum minus* — 11 (1); *Sreptopus amplexifolius* — 12 (+); *Trillium camtschaticense* — 2 (+); *Allium ochotense* — 4 (+); *Galium kamtschaticum* — 4 (2); *Sanguisorba officinalis* — 17 (+); *Iris setosa* — 21 (1); *Viola epipsiloides* — 15 (1); *Stellaria calycantha* — 7 (+); *Ledum palustre* — 25 (1); *Cladina arbuscula* — 21 (+); *Stereocaulon paschale* — 21 (+). *A. hyl.* — *Alneta hylocomiosa*.

шество невелико. Отсутствуют виды групп высокотравья и мезофильного разнотравья. Моховой ярус крайне разрежен (проективное покрытие 1–5%), единично встречаются *Brachythecium reflexum*, *B. populeum*; лишайники отсутствуют.

Синэкология. Сообщества ассоциации распространены на высотах 200–400 м над уровнем моря, преимущественно на склонах ЮЗ и ЮВ экспозиций, приурочены к хорошо увлажненным местообитаниям относительно высокого почвенного богатства в ряду сообществ ольхового стланика. Широко распространены на Южной Камчатке (Нешатаева, 2002б). Отмечены на берегах Курильского озера, в басс. р. Озерная, в окрестностях пос. Озерновский, в центральной части Южно-Камчатского заказника (на склонах вулкана Кошелева, на мысе Сивучий), на вулканическом плато Толмачевский дол, на берегах оз. Толмачева. Описаны в Кроноцком заповеднике (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Субасс. 1. **typicum** — диагностические признаки соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. 2. **phegopteridosum** — букovníковая. Сообщества субассоциации характеризуются высоким обилием букovníка (*Phegopteris connectilis*) и присутствием видов мезофильного высокотравья: *Aruncus dioicus*, *Veratrum oxysepalum*, *Cirsium kamtschaticum*. Сообщества ассоциации встречаются на высотах около 400 м, приурочены к крутым склонам (крутизна около 30°). Сообщества ассоциации являются переходными к сообществам разнотравных и разнотравно-вейниковых ольховников.

Группа асс. 3. ***Alneta kamtschaticae calamagrostidosae*** — ольховники вейниковые.

Асс. 5. ***Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii*** — ольховник вейниковый.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются доминированием в травяном ярусе вейника (*Calamagrostis langsdorffii*), покрытие 40–50%, и довольно низким флористическим разнообразием. С высокой константностью встречаются: *Trientalis europaea*, *Maianthemum dilatatum*, *Rubus sachalinensis*, *Sorbus sambucifolia*. Моховой ярус отсутствует, отмечены лишь единичные особи *Brachythecium reflexum* на лежащих стволах и гнилой древесине.

Синэкология. Вейниковые ольховники широко распространены в Кроноцком заповеднике на высотах 450–800 м над уровнем моря (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Субасс. 5.1. **typicum** — признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. 5.2. **dryopteridosum** — щитовниковая. Сообщества субассоциации отличаются высоким постоянством и обилием щитовника (*Dryopteris expansa*). Описаны в Кроноцком заповеднике под названием «асс. *Alnetum kamtschaticae dryopteridoso-calamagrostidosum*» (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Субасс. 5.3. **athyriosum** — кочедыжниковая. Сообщества субассоциации характеризуются содоминированием в травяном ярусе крупного папоротника кочедыж-

ника (*Athyrium filix-femina*). Описаны в Кроноцком заповеднике под названием «асс. *Alnetum kamtschaticae athyrroso-calamagrostidosum*» (Голубицкая, Нешатаева, 1994), отмечены на Южной Камчатке (Нешатаева, 2002б).

Группа асс. 4. *Alneta kamtschaticae fruticosa* — ольховники кустарниковые.

Диагностические признаки. Хорошо выражен подлесок из мезофильных или психромезофильных кустарников: спиреи, рябинника, реже рододендрона золотистого.

Асс. 6. *Alnetum kamtschaticae spiraeosum beauverdianae* — ольховник спиреевый.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются развитым подлеском из спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana*), покрытие 20–40%. Сомкнутость ольхового стланика 0,5–0,6. В травяном ярусе обильен вейник (*Calamagrostis langsdorffii*), встречаются: *Trientalis europaea*, *Dryopteris expansa*, *Cirsium kamtschaticum*, *Aruncus dioicus*, *Viola selkirkii* и др. Моховой ярус крайне разрежен, единично отмечены: *Brachythecium populeum*, *B. reflexum* и др.

Синэкология. Сообщества ассоциации распространены на высотах 300–500 м над уровнем моря. Встречаются в местообитаниях среднего увлажнения и трофности. Приурочены преимущественно к южным склонам небольшой крутизны (5–15°). Имеют широкое распространение на Восточной и Западной Камчатке.

Субасс. 6.1. *typicum* — диагностические признаки субассоциации совпадают с признаками ассоциации.

Субасс. 6.2. *varioherbosum* — разнотравная. Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в травяном ярусе видов группы мезофильного разнотравья (*Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Solidago spiraeifolia*, *S. kurlensis*, *Viola selkirkii*, *Artemisia arctica* и др.). Встречаются на высотах 500–800 м, граничат с участками субальпийских лугов. Описаны на Восточной Камчатке под названием «асс. *Alnetum kamtschaticae spiraeoso-varioherbosum*» (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Асс. 7. *Alnetum kamtschaticae rhododendrosom aurei* — ольховник рододендроновый.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются высоким обилием и проективным покрытием рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*). Константны виды субальпийских лугов: *Spiraea beauverdiana*, *Rhododendron kamtschaticum*, *Artemisia arctica*, *Parageum calthifolium*, *Solidago paramuschirensis*. В составе сообществ ассоциации отсутствуют виды групп высокотравья и гигромезофильного разнотравья, не встречен также майник. Флористический состав сообществ ассоциации имеет некоторое сходство с сообществами горных кустарничковых тундр, что является следствием их пограничного положения и частичного перекрытия высотных ареалов видов.

Синэкология. Сообщества ассоциации распространены на высотах 800–900 м над уровнем моря и встречаются на верхней границе пояса стлаников. Приуро-

чены преимущественно к западным и северо-западным склонам средней крутизны. Они также могут встречаться в переходной полосе, на верхней границе пояса стлаников, где зачастую образуют сочетания с сообществами субальпийских лугов. Встречаются в относительно бедных условиях местообитания.

Группа асс. 5. *Alneta kamtschaticae hylocomiosa* — ольховники зеленомошные.

Диагностические признаки. Сообщества группы отличаются наличием развитого мохового яруса, образованного лесными зелеными мезофильными мхами. Приурочены к наиболее бедным условиям местообитания в экологическом ряду ольховников. По особенностям видового состава и строению фитоценозов являются переходными к зеленомошным сообществам кедрового стланика, которые встречаются в сходных условиях местообитания. Характеризуются низким флористическим разнообразием. Группа описана в Кроноцком заповеднике (Голубицкая, Нешатаева, 1994) на верхнем пределе распространения пояса стлаников. В Южно-Камчатском заказнике зеленомошные ольховники встречаются очень редко.

Асс. 8. *Alnetum kamtschaticae hylocomiosum* — ольховник зеленомошный.

Диагностические признаки. Сообщества ассоциации характеризуются развитым моховым ярусом и участием в кустарниковом ярусе рябины бузинолистной и спиреи Бовера. По флористическому составу зеленомошные ольховники сходны с группой низкотравно-зеленомошных кедровостлаников (Нешатаева, 1988а).

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны в Кроноцком заповеднике под названием *Alnetum kamtschaticae hylocomiosum* на высотах около 700 м над ур. моря на склонах северных экспозиций (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Синморфология. Сомкнутость ольхового стланика 0,7. В кустарниковом ярусе также отмечены *Sorbus sambucifolia* и *Spiraea beauverdiana*. В травяно-кустарничковом ярусе обилен плаун годичный (*Lycopodium annotinum*) — 10%, встречаются *Rubus sachalinensis* (5%), *Calamagrostis langsдорffii* (5%), *Trientalis europaea* (3%), *Stellaria fenzlii* (1%). Развит мощный моховой ярус (общее покрытие 60%), преобладают *Dicranum scoparium* (30%), *Polytrichastrum alpinum* (20%), *Brachythecium reflexum* (5%), *Rhizomnium magnifolium* (5%). Из лишайников единично отмечена *Cladonia squamosa*.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к хорошо дренированным относительно бедным местообитаниям, встречаются в нижних частях склонов северных экспозиций и на скалистых обрывах.

Субасс. 8.1. *typicum* — типичная. Диагностические признаки субассоциации совпадают с признаками ассоциации.

Субасс. 8.2. *gymnocarpiosum* — голокучниковая.

Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе голокучника (*Gymnocarpium dryopteris* — 40%), развитым моховым ярусом и участием в кустарниковом ярусе рябины бузинолистной и спиреи Бовера. По флористическому составу голокучниково-зеленомошные ольховники сходны с группой низкотравно-зеленомошных кедровостлаников.

Распространение. Голокучниково-зеленомошные ольховники встречаются крайне редко. Описаны нами на о. Большой Саманг (Журильское озеро).

Субасс. 8.3. *fruticulosum* — кустарничковая. Сообщества субассоциации отличаются разреженным стланиковым ярусом (0,4–0,5) и участием тундровых кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Phyllodoce caerulea* и др.). Высота ольхового стланика не превышает 1–1,5 м. Распространены на высотах 700–800 м над уровнем моря на границе с горно-тундровыми сообществами. Встречаются редко. Описаны в Кроноцком заповеднике под названием «асс. *Alnetum kamtschaticae fruticulosum-hylocomiosum*» (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

### Основные закономерности размещения сообществ ольхового стланика на Камчатке

Сообщества ольховника образуют субальпийский пояс стлаников совместно с сообществами кедрового стланика. Произрастая в сходных экологических условиях на одних и тех же высотах и склонах одинаковой экспозиции и крутизны, ольховый и кедровый стланики довольно редко образуют смешанные сообщества; границы между фитоценозами двух формаций обычно хорошо выражены. Оба вида стлаников являются мощными эдификаторами, однако их средообразующее воздействие различно. Кедровый стланик сильно затеняет подкрановое пространство, под его пологом встречаются лишь немногие теневыносливые виды. Хвоя кедрового стланика разлагается медленно, формируется мощная (8–10 см) кислая подстилка, под ней — оторфованные грубогумусные почвы. Ольховый стланик обладает почвоулучшающим воздействием: его лиственный опад разлагается быстро, в почве образуется муллевый гумусовый горизонт. Клубеньки на корнях ольховника содержат симбионтные нитробактерии, обогащающие почву азотом. Световой режим под кронами ольховника изменяется в течение года, он более благоприятен для поселения других видов.

На высотах 600–800 м над уровнем моря преобладают вейниковые и манниковые (с *Glyceria alnasteretum*) ольховники. Вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis landsdorffii*) является наиболее характерным видом для ольховников Камчатки и встречается с высоким проективным покрытием. Вейниковые ольховники являются центральной ассоциацией, встречающейся в средних условиях увлажнения и почвенного богатства.

На нижней границе пояса стлаников (400–500 м) ольховники представлены папоротниковыми и высокотравными сообществами. Папоротниковые ольховники с господством в травяном ярусе мезофильных папоротников (*Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *A. americanum*, *Phegopteris connectilis*) встречаются в наиболее благоприятных условиях местообитания — на пологих, хорошо увлажненных склонах южных экспозиций, обычно приурочены к нижней границе распространения сообществ формации (рис. 14).

На высотах около 500–600 м над уровнем моря в составе ольховниковых сообществ появляются мезофильные кустарники: *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea*



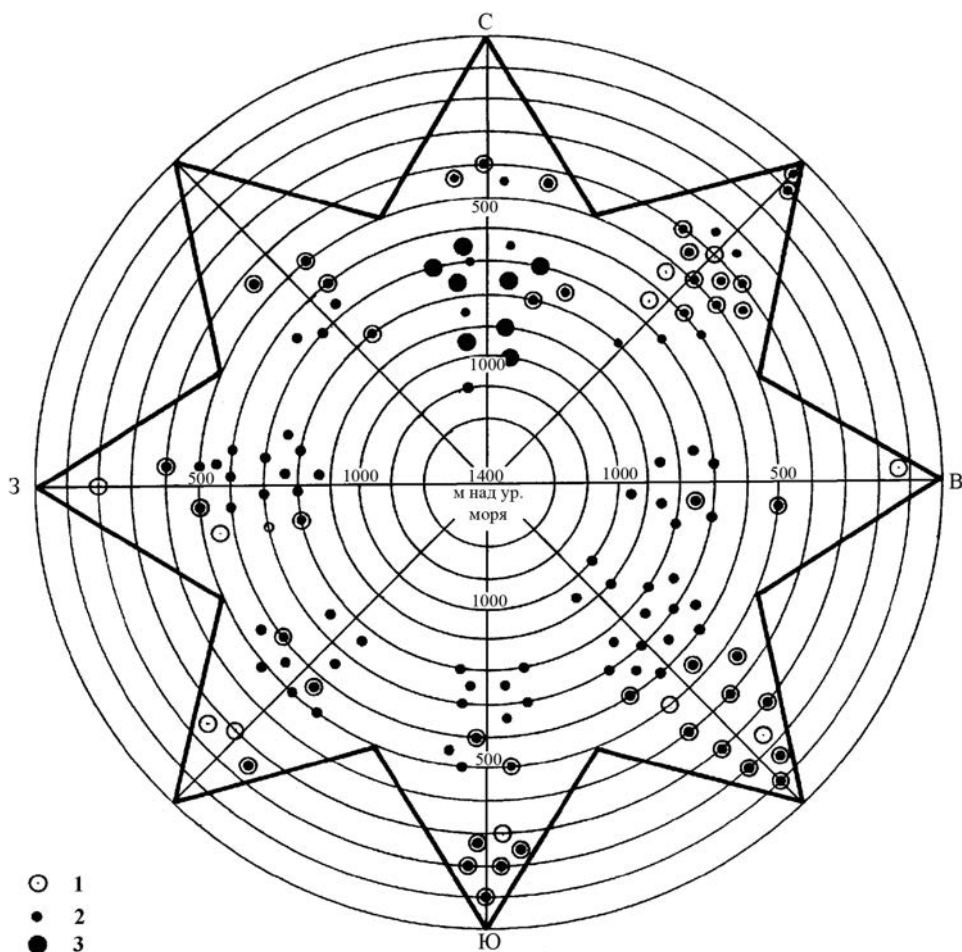


Рис. 14. Размещение групп ассоциаций ольховников в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции склонов.

1 — ольховники папоротниковые, 2 — ольховники вейниковые, 3 — ольховники зеленомошные.

*beauverdiana* и виды высокотравья и мезофильного разнотравья, заходящие под полог ольховника с соседних субальпийских луговин. В отличие от других ассоциаций высокотравные и разнотравные ольховники не встречаются на склонах северных экспозиций, предпочитая южные и юго-восточные.

В наиболее суровых условиях местообитания, на высотах 700–1000 м, на склонах северных экспозиций встречаются зеленомошные ольховники. Они обычно приурочены к верхней части пояса стлаников, предпочитая хионофильные

местообитания, где летом долго задерживается снег (Голубицкая, Нешатаева, 1985). Зеленомошные ольховники с господством в моховом ярусе *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum commune* являются весьма своеобразной группой ассоциаций, по флористическому составу и экологическим особенностям местообитаний являющейся переходной к сообществам кедрового стланика и встречающейся довольно редко. Высотные границы распространения ольховников на Камчатке зависят от географической широты, близости океана и экспозиции склонов. Верхняя граница распространения сообществ формации в центральных районах Камчатки находится на высотах около 900–1000 м, нижняя — в южных и восточных субокеанических районах на склонах южной, юго-восточной и восточной экспозиции доходит почти до уровня океана. Здесь ольховники нередко проникают под полог каменноберезовых лесов. Напротив, на западных, северо-западных и северных склонах наблюдается повышение нижней границы распространения ольховников до высот около 400 м (Голубицкая, Нешатаева, 1994).

Кедровый стланик имеет более широкую экологическую амплитуду, чем ольховник, и проникает в горные тундры, встречаясь на высотах до 1400 м над уровнем моря. Ольховники, как правило, предпочитают хорошо увлажненные склоны приморских экспозиций; кедровые стланики обычно приурочены к сухим склонам, каменистым осыпям. На крайнем юге Камчатки ольховник заходит в приморские тундры мыса Лопатка, образуя приземистые куртины шпалерной формы роста. Кедровые стланики встречаются только на склонах гор и хорошо дренированных береговых валах.

На Южной Камчатке на верхней границе пояса стлаников (750–900 м над ур. моря) довольно широко распространены комплексные сообщества, представляющие собой сочетания различных сообществ, относящихся к разным ассоциациям, формациям и типам растительности. Такие сочетания нередко занимают значительные площади в горных районах полуострова. Нами (Нешатаева, 2002б) описаны различные типы сочетаний, из которых наиболее часты следующие:

1. Сочетания ольховника рододендрового (асс. *Alnetum kamtschaticae rhododendrosium aurei*) и лишайниково-диапенсиево-голубичной горной тундры (асс. *Vaccinietum uliginosii diapensioso-lichenosum*).

2. Сочетания ольховника мертвопокровного, шикшево-голубичной горной тундры (асс. *Vaccinietum uliginosii empetrosum*) и отдельных куртин спиреи (*Spiraea beauverdiana*) и рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*).

3. Сочетания сообществ ольховника, рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*) и рододендрона золотистого.

4. Сочетания ольховника и рододендрово-голубичных тундровых сообществ.

5. Сочетания ольховника вейникового (асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii*) и дереново-лжегравилатовых отундровелых лугов (*Chamaepericlymenum suecicum* + *Parageum calthifolium*).

Для всех перечисленных типов сочетаний характерно присутствие куртин низкорослого (до 30 см) ольховника с проективным покрытием 25–60%, которые сохраняют ценотическую структуру и флористический состав, присущие чистым сообществам ольхового стланика. Это свидетельствует о том, что в этих условиях ольховник сохраняет свое эдификаторное влияние на подчиненные ярусы и образует самостоятельные фитоценозы (либо фрагменты фитоценозов) на верхней границе своего экологического ареала. Фрагменты фитоценозов отличаются как флористической, так и структурной неполночленностью. При увеличении высоты над уровнем моря куртины ольховника становятся все более разреженными, постепенно ослабевает эдификаторное воздействие ольховника на другие ярусы и он входит в состав сообществ горных тундр, утрачивая свою ценотическую обособленность. Подобные сообщества, где в верхнем ярусе доминирует ольховник, а в нижних представлены различные фрагменты горно-тундровых фитоценозов, характерны для подзоны южных тундр и определяют ее специфику на юге Чукотского полуострова (Васильев, 1956; Секретарева, 1999). В этих регионах подобные сообщества представляют собой зональный тип растительности. На Камчатке же они встречаются только в горных районах, на границе ольховников с горными тундрами.

#### 4.4.3. Сообщества рябины бузинолистной — формация *Sorbeta sambucifoliae*

На верхней границе лесного пояса и в поясе стлаников иногда встречаются небольшие участки кустарниковых рябинников из рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.). Нередко они образуют сомкнутые беднотравные и травяные сообщества. По видовому составу рябинники травяные сходны с сообществами ольхового стланика. В рябиновых сообществах часто встречаются: *Calamagrostis langsdorffii*, *Spiraea beauverdiana*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea* и др. Сообщества формации изучены на Камчатке очень слабо.

Асс. 1. *Sorbetum sambucifoliae calamagrostidosum langsdorffii* — рябинник вейниковый.

Сообщества ассоциации характеризуются доминированием в травяном ярусе вейника (*Calamagrostis langsdorffii*), покрытие 40–50%. С высокой константностью встречаются: *Trientalis europaea*, *Maianthemum dilatatum*, *Spiraea beauverdiana*, *Rubus sachalinensis*. Моховой ярус не выражен, единично отмечены: *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*. Сообщества ассоциации отмечены на Южной Камчатке и на п-ове Камчатского Мыса.

Асс. 2. *Sorbetum sambucifoliae spiraeosum beauverdianae* — рябинник спиревый.

Сообщества ассоциации характеризуются подлеском из спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana*), покрытие 20–40%. Сомкнутость рябины бузинолистной 0,6–0,7. В травяном ярусе отмечены: *Calamagrostis langsdorffii*, *Trientalis europaea*, *Dryop-*

*teris expansa*, *Cirsium kamtschaticum*, *Aruncus dioicus*, *Viola selkirkii* и др. Моховой ярус разрежен, единично встречаются: *Brachythecium populeum*, *B. reflexum* и др. Сообщества ассоциации отмечены в стланиковом поясе в Кроноцком заповеднике и на Южной Камчатке (в бассейнах рек Банная и Сарайная).

#### 4.4.4. Сообщества кустарниковых ив

Сообщества крупных кустарниковых ив (*Salix pulchra*, *S. glauca*, *S. lanata*, *S. hastata*, *S. bebbiana*, *S. alaxensis*, *S. pseudopentandra*), образующих сомкнутые заросли, высота которых составляет 0,5–1,6 м, распространены на всей территории Северо-Востока России, в лесотундре, южных и северных гипоарктических тундрах, а также в горных районах севера Дальнего Востока. Кустарниковые ивняки Чукотки и тундровой зоны Якутии изучены довольно хорошо (Секретарева, 1979, 1982, 1989, 1990, 1991, 1992, 1994, 1995; Перфильева и др., 1992; Синельникова, 2001, и др.). Классификация сообществ кустарниковых ив с использованием флористических критериев разработана для Восточной Чукотки (Секретарева, 1989, 1990, 1991, 1992), о. Врангеля (Секретарева, 1994) и Центральной и Западной Чукотки (Синельникова, 2001). Для континентальных районов Корякии и Магаданской области классификация кустарниковых ивняков не разработана, некоторые сведения о них приведены в работах, дающих общую характеристику растительности некоторых районов (Васильев, 1956; Докучаева, 1985; Королев, 1987; Заславская, 1989, и др.).

Эколого-фитоценотическая классификация кустарниковых ивняков востока Чукотского полуострова была разработана Н.А. Секретаревой (1979, 1982). Ею охарактеризовано распространение сообществ кустарниковых ив, отмечены основные закономерности их экологической приуроченности и приведена классификационная схема отдельно для сомкнутых ивняков и для мозаичных сообществ кустарниковых ив. По данным Н.А. Секретаревой (1979), гипоаркто-субальпийские кустарниковые ивняки включают в себя три группы формаций: ивняки луговые, ивняки заболоченные и ивняки луговинно-тундровые.

На Камчатке кустарниковые ивняки встречаются в субальпийском и лесном поясах. На территории полуострова широко распространены кустарниковые ивняки из *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*, *S. alaxensis*, *S. hastata*, *S. pseudopentandra*. Сравнительно редко встречаются сообщества, образованные *S. glauca*, *S. lanata* и *S. bebbiana*.

Формация *Saliceta pulchrae* — ивняки из ивы красивой. Кустарниковые ивняки из *S. pulchra* ssp. *parallelinervis* распространены на Камчатке наиболее широко, отмечены в виде сплошных зарослей по берегам ручьев и озер, по окрайкам болот, опушкам каменисто-березняков, в субальпийском поясе в ложбинах среди зарослей ольхового и кедрового стлаников, в горных кустарничковых тундрах, в верховьях рек и на горных склонах выше границы леса. Наиболее часто сооб-

щества формации встречаются в лесном и стланиковом поясах, где *S. pulchra* ssp. *parallelinervis* является одним из самых обычных видов, но может встречаться также и в поясе горных тундр, поднимаясь до высоты 1350 м над уровнем моря. Отдельные распластанные кустики ивы параллельножилковой были отмечены в верхней полосе горно-тундрового пояса на высоте 1710 м (Якубов, Черныгина, 2004).

Асс. *Salicetum pulchrae equisetiso-calamagrostidosum langsdorffii* — ивняк хвощово-вейниковый. Сообщества ассоциации характеризуются сомкнутым (0,9–1,0) кустарниковым ярусом высотой 1–1,3 м, образованным *S. pulchra* ssp. *parallelinervis*, и разреженным травяным ярусом (до 10–15%) из *Calamagrostis langsdorffii* и *Equisetum arvense*, с участием *Thalictrum minus*, *Delphinium brachycentrum*, *Veratrum oxysepalum*, *Polemonium campanulatum*, *Galium boreale*, *Rubus arcticus*. Моховой ярус не выражен. Сообщества ассоциации встречаются на верхней границе пояса стлаников, на высотах 900–1000 м над уровнем моря, приурочены к пологим склонам бессточных котловин на плоских вершинах горных хребтов и вулканических плато. Отмечены нами на Ключевском доле, в горах Срединного и Козыревского хребтов, в окрестностях с. Эссо.

Асс. *Salicetum pulchrae varioherbosum* — ивняк разнотравный. Сообщества ассоциации характеризуются развитым травяным ярусом (40–50%), образованным видами мезофильного разнотравья: *Saussurea pseudo-tilesii*, *Geranium erianthum*, *Veratrum oxysepalum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Galium boreale*, *Equisetum arvense* и др. Кустарниковый ярус образован из *S. pulchra* ssp. *parallelinervis* высотой 0,9–1,0 м и сомкнутостью 0,8. Характерен разреженный (сомкнутость 0,1) ярус низких кустарников высотой 30–50 см, в котором встречаются *Rhododendron aureum* (10%) и *Lonicera caerulea* (1%). Моховой ярус разрежен (покрытие 3%), отмечены: *Polytrichum commune* (1%), *P. juniperinum*, *Brachythecium* sp. (1%), *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, *Abietinella abietina*. Сообщества ассоциации описаны нами в Ключевской группе вулканов на высотах 1000–1050 м, приурочены к пологим склонам подножий холмов.

На Чукотке и в континентальных районах Аляски распространены зеленомошные осоково-ивнячковые тундры с доминированием *Salix pulchra*, которые являются одним из самых распространенных сообществ в зональной субарктической тундре (Васильев, 1956). В кустарниковом ярусе иногда встречается также *Betula exilis*, в травяно-кустарничковом ярусе обильны: *Vaccinium uliginosum*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*. Моховой ярус образован *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomentypnum nitens*. В системе эколого-флористической классификации такие сообщества отнесены Н.В. Синельниковой (2001) к асс. *Carici lugentis-Salicetum pulchrae* Sinelnikova 2001. Эта ассоциация описана на Чукотке и довольно близка к асс. *Carici lugentis-Salicetum lanatae* Sekretareva 1995, описанной на о. Врангеля; сообщества последней отличаются участием мезофильного разнотравья и злаков (Секретарева, 1995).

Формация *Saliceta alaxensis* — ивняки из ивы аляскинской. Сообщества формации распространены на восточном побережье Камчатки, на скалистых полуостровах, далеко вдающихся в океан, а также на севере полуострова. Отмечены нами на п-ове Камчатского Мыса и Кроноцком полуострове. Приурочены к галечникам горных рек и старым моренам в окрестностях ледников. Сообщества формации встречаются в лесном и субальпийском поясах, на высотах до 1000 м над ур. моря. Ива аляскинская образует сомкнутые монодоминантные кустарниковые сообщества высотой до 2,5–3 м, нередко мертвопокровные или редкотравные. В сопредельных районах распространены на Командорских островах, в Корьякии, на Восточной Чукотке (Секретарева, 1990) и Западной Чукотке, в бассейнах рек Анадырь, Амгуэма и Омолон (Синельникова, 2001).

Асс. *Salicetum alaxensis purum* — ивняк чистый. Сообщества ассоциации описаны нами на речных галечниках рек Быстрая, Мутная, Медвежья на полуострове Камчатского Мыса на высотах около 100–200 м над ур. моря. Сообщества ассоциации характеризуются высокой сомкнутостью (до 0,9) кустарникового яруса, высота которого около 2,5–3 м. Травяной ярус не выражен, отмечены единичные экземпляры *Solidago spiraeifolia*, *Artemisia opulenta*, *Poa platyantha* и др. Подстилка практически отсутствует, так как сообщество ежегодно подвергается воздействию весеннего паводка.

Асс. *Salicetum alaxensis calamagrostidosum langsdorffii* — ивняк вейниковый. Сообщества ассоциации характеризуются сомкнутым (0,8–0,9) кустарниковым ярусом высотой 2,5–3 м (максимальная высота 3,5 м, средний диаметр стволов у основания 8 см, максимальный 15 см), образованным *Salix alaxensis* (80%) с участием *S. pulchra* ssp. *parallelinervis* (покрытие 5–10%), и наличием хорошо развитого травяного яруса (покрытие до 50–60%) с преобладанием *Calamagrostis langsdorffii* (30%) и участием видов гигромезофильного крупнотравья (*Filipendula camtschatica*, *Heracleum lanatum*), высокотравья (*Veratrum oxysepalum*, *Cirsium kamtschaticum*, *Aruncus dioicus*) и мезофильного лугового разнотравья (*Saussurea pseudo-tilesii*, *Geranium erianthum*, *Chamerion angustifolium*, *Equisetum arvense*, *Galium boreale*, *Viola epipsiloides*). Возраст ивы 25–40 лет. Моховой ярус не выражен. На лежащих стволах и подстилке единично отмечены *Pohlia wahlenbergii* и *Brachythecium* sp. Сообщества ассоциации описаны нами на п-ове Камчатского Мыса в поймах горных рек (Быстрая, Первая Речка). Они встречаются на песчаных прирусловых валах высотой 1–1,5 м над урезом воды в межень. Почва малогумусная маломощная аллювиальная, подстилаемая крупнозернистым песком с включением щебня и крупных камней.

Распространение. Пойменные ивняки из ивы аляскинской, распространенные на востоке Чукотского полуострова, описаны Н. А. Секретаревой (1989) в качестве особой ассоциации *Chamerio latifolii-Salicetum alaxensis* Sekretareva 1989, которая объединяет луговые ивняки с участием с высокой константностью следующих видов: *Chamerion latifolium*, *Trisetum spicatum*, *Leymus interior*, *Bromopsis*

*pumpelliana*, *Aster sibiricus*, *Bistorta vivipara* и др. Сообщества этой ассоциации весьма характерны для галечных пойм Чукотки и представляют собой одну из начальных стадий зарастания молодого речного аллювия (Секретарева, 1989). На Западной Чукотке Н.В. Синельниковой (2001) описана асс. *Vaccinium uliginosii-Salicetum alaxensis* Sinelnikova 2001, объединяющая пойменные кустарниковые ивняки с участием гипоарктических кустарничков. Высота кустарникового яруса, образованного *Salix alaxensis* с участием других видов кустарниковых ив, здесь составляет 1,3 м. Между куртинами ив обильны кустарнички: *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*. Моховой ярус разрежен. Сообщества ассоциации близки к сообществам асс. *Empetro subholarctici-Salicetum pulchrae-alaxensis* Sekretareva 1991, описанной на востоке Чукотского полуострова, в составе которых участвуют мезофильное разнотравье, злаки и осоки (Секретарева, 1991).

Формация *Saliceta pseudopentandrae* — ивняки из ивы ложнопятыпятичичиной. Сообщества *Salix pseudopentandra* изредка встречаются по надпойменным террасам рек, по берегам озер, на опушках долинных лиственничников и белеберезняков, окрайках осоковых болот. Приурочены к лесному поясу, отмечены на высотах до 700 м над уровнем моря. *S. pseudopentandra* образует сомкнутые кустарниковые сообщества высотой до 2 м, изредка встречается в виде низких деревьев до 2,5 м высотой.

Формация *Saliceta glaucae* — ивняки из ивы сизой. Сообщества *S. glauca* отмечены на приморских кустарничковых тундрах, опушках камненоберезняков, в поясе горных тундр — на каменистых склонах и лавовых потоках. Встречаются в лесном, стланиковом и горно-тундровом поясах на высотах до 1600 м над уровнем моря, где ива сизая приобретает простратную форму роста. Ценозоообразователем является *S. glauca*, образующая зеленомошные и злаково-разнотравные ивняки.

Синтаксономия. В системе эколого-флористической классификации F.A. Daniels (1995) в составе класса *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. et Tx. 1943 выделил союз *Pyrolo grandiflorae-Salicion glaucae* Daniels 1995, куда относятся ассоциации разнотравных и злаковых ивняков океанических и субокеанических районов Аляски, Чукотки и Алеутских островов. Союз *Salicion glaucae* Looman 1986 включает крупнотравные и злаковые ивняки Канады, которые не имеют общих видов с камчатскими и чукотскими ивняками. Н. В. Синельникова (2001) выделила для Центральной и Западной Чукотки союз *Aulacomnio-Salicion glaucae* Sinelnikova 2001, который объединяет зеленомошные кустарниковые ивняки континентальных и субконтинентальных районов северо-востока Сибири. В кустарниковом ярусе сообществ этого союза могут встречаться: *Salix glauca*, *S. pulchra*, *S. lanata*, *S. hastata*, *S. alaxensis*, *S. tschuktschorum* и другие виды ив. Для подчиненных ярусов характерными видами являются мхи: *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum elongatum*, *Rhytidium rugosum*, *Tomen-*

*typnum nitens*, *Racomitrium canescens*. По нашему мнению, такой состав диагностических видов подчеркивает полидоминантный характер тундровых ивняков и их довольно широкую экологическую амплитуду. На Западной Чукотке в составе этого союза Н.В. Синельниковой (2001) выделены две ассоциации с преобладанием *Salix glauca*: асс. *Vaccinio uliginosii-Salicetum glaucae* Sinelnikova 2001, объединяющая пойменные ивняки из ивы сизой с редким моховым ярусом и участием кустарничков, и асс. *Festuco altaicae-Salicetum glaucae* Sinelnikova 2001, включающая склоновые зеленомошные ивняки из ивы сизой.

Формация *Saliceta hastatae* — ивняки из ивы копьевидной. Сообщества формации встречаются в долинах рек, на лугах, на опушках каменноберезняков и белоберезняков, реже в поясе горных тундр, где приурочены к влажным ложбинам. Сообщества формации чаще встречаются в лесном поясе, более редко в стланиковом и горно-тундровом, отмечены на высотах до 1200 м над уровнем моря (Якубов, Чернягина, 2004).

Распространение. Сообщества формации *Saliceta lanatae* встречаются на Камчатке довольно редко. Отмечены в районах Срединного хребта в поясе стлаников и в северных районах полуострова и на о. Карагинский на приморских равнинах. Сообщества *Salix lanata*, как правило, приурочены к окрайкам болот, берегам рек и ручьев. На востоке Чукотского полуострова Н.А. Секретаревой (1989) описаны три ассоциации с высоким обилием *S. lanata*: асс. *Carici stantis-Salicetum lanatae* Sekretareva 1989, асс. *Carici membranaceae-Salicetum lanatae* Sekretareva 1989 и асс. *Petasito frigidi-Salicetum lanatae* Sekretareva 1989. Сообщества этих ассоциаций представляют собой заболоченные ивняки, для которых характерно участие болотных видов. В них с высокой константностью встречаются: *Carex stans*, *C. membranacea*, *Eriophorum polystachyon*, *Petasites frigidus*, *Arctagrostis latifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Saxifraga hirculus* и др.

Формация *Saliceta bebbianaе* — ивняки из ивы Бейба. Сообщества *Salix bebbiana* встречаются, как правило, в лесном поясе, на лесных опушках, на лугах, реже в кустарничковых тундрах. Отмечены на высотах до 650 м над уровнем моря (Якубов, Чернягина, 2004).

#### 4.4.5. Ерники

Группа формаций *Betuletosum nanae* — карликовые березнячки (ерники). Группа объединяет сообщества, в которых доминантами и эдификаторами являются кустарниковые березки. Ерниковые формации широко распространены в Якутии (Добрецова, 1961; Лукичева, 1963), Магаданской обл. (Докучаева, 1985), на Охотском побережье, Камчатке и Чукотке. На Дальнем Востоке встречаются формации березы овальнолистной (*Betula ovalifolia*), березы кустарниковой (*B. fruticosa*), березки растопыренной (*B. divaricata*) и березки тощей (*B. exilis*). Наиболее южной является формация березы овальнолистной, характерная для



области широколиственных лесов и встречающаяся на Приханкайской равнине, на побережье Японского моря, в долине р. Усури и на Средне-Амурской низменности, изредка в пределах Зейско-Буреинской равнины (Огуреева, 1966). Формация березы овалнолистной отличается высоким флористическим разнообразием и значительным участием в составе сообществ видов лугового разнотравья. Для северной Якутии и средней тайги Амурской обл. отмечена формация березы кустарниковой (*Betuleta fruticosae*). Для нее характерно значительное участие осок в травяном ярусе ерниковых сообществ (Лукичева, 1963; Огуреева, 1966). В Алтае-Саянской горной области и в горах Тувы (нагорье Сангилен) описаны сообщества формации *Betuleta rotundifoliae* с доминированием *Betula rotundifolia* (Седельникова, Седельников, 1983). В горных районах и на севере Дальнего Востока распространены формации березки тощей и березки растопыренной (Миддендорфа). Наиболее бедным флористическим составом отличаются моховые ерники из березки растопыренной.

Формация *Betuleta exilis* — ерники из березки тощей. Сообщества формации достигают наибольшего распространения в переходной полосе (шириной около 500 м) между приморскими тундрами и аапа-болотами на приморских равнинах. Описаны на Восточной Камчатке, в Кроноцком заповеднике (Нешатаев, Храмцов, 1994). Ерниковые сообщества встречаются на дренированных участках в низовьях рек Кроноцкая, Мель, Лебяжья, Тихая, Богачевка и др. Увлажнение сезонно-грунтовое. Характерен крупнобугорковатый микрорельеф. Бугорки (высота 50–70 см, диаметр около 1 м) занимают около 80% площади. На вершинах бугорков преобладает ерник (*Betula exilis*), встречаются кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*) и лишайники (*Cladonia arbuscula*, *C. mitis*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*). В межбугорковых микропонижениях отмечены виды переувлажненных местообитаний: *Andromeda polifolia*, *Iris setosa*, *Potentilla fruticosa*, *Salix glauca*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum* sp. и др. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 60–80%, мохово-лишайникового 25–40%.

Асс. *Betuletum exilis hylocomioso-fruticosum* — ерник мохово-кустарничковый.

Синморфология. Развита кустарниковый ярус из ерника (высота 40–45 см), покрытие *Betula exilis* достигает 35–40%. С высоким обилием и постоянством встречаются также кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*). Развита моховой ярус (25–40%), образованный зелеными мхами (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*, *D. scoparium* и др.). Лишайники отмечены единично.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах от 15 до 100 м на приморских равнинах, иногда приурочены к окрайкам приморских болот.

Асс. *Betuletum exilis herboso-fruticosum* — ерник травяно-кустарничковый.

Синморфология. В сообществах ассоциации кустарниковый ярус менее сомкнут, чем в сообществах первой ассоциации, и не превышает 20–25%. В травя-

но-кустарничковом ярусе фон образуют *Vaccinium uliginosum* и *Empetrum nigrum*, при участии *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*, *Loiseleuria procumbens*. Из трав (общее покрытие 10–20%) встречаются: *Saussurea pseudo-tilesii*, *Festuca altaica*, *Carex koraginensis*, *Iris setosa*, *Calamagrostis purpurea* и др. Мохово-лишайниковый ярус развит слабо.

Синэкология. Сообщества ассоциации занимают местообитания, переходные между травяно-кустарничковыми тундрами и зеленомошными ерниками. Отмечены на приморских равнинах и в низкогорьях на высотах около 100 м над уровнем моря. Иногда фрагментарно встречаются в горно-тундровом поясе на высотах 800–900 м. Описаны в Кроноцком заповеднике (Нешатаев, Храмцов, 1994).

Формация *Betuleta divaricatae* — ерники из березки растопыренной (Миддендорфа). Кроме ерников из березки тощей, в северных районах полуострова распространены ерниковые сообщества, образованные березкой растопыренной (Миддендорфа) — *Betula divaricata* (syn.: *B. middendorffii*). Сообщества формации *Betuleta divaricatae* (syn.: *Betuleta middendorffii*) распространены небольшими участками и образуют заросли по опушкам лиственничников, по крайкам болот, иногда встречаются в долинах рек и ручьев. Преимущественно распространены в лесном поясе, единично отмечены на высотах около 700–800 м над уровнем моря. Ерники формации *Betuleta middendorffii* описаны Г.Н. Огуревой (1966) на юге Дальнего Востока, где они распространены в горных районах и на предгорных равнинах. Она выделяет 7 ассоциаций («типов ерников»), объединенных в 3 группы ассоциаций: ерники кустарничково-зеленомошные, ерники кустарничково-сфагновые и ерники с участием подгольцовых кустарников *Pinus pumila* и *Rhododendron aureum*. Выделенные группы ассоциаций довольно близки к камчатским ерниковым сообществам из березки растопыренной (Миддендорфа), распространенным на севере полуострова (в Карагинском и Тигильском р-нах Корякского автономного округа). По нашим наблюдениям, на севере Камчатки встречаются сообщества асс. *Betuletum divaricatae fruticulosum-hylocomiosum* и асс. *Betuletum divaricatae fruticulosum-sphagnosum*, которые до сих пор исследованы крайне слабо и требуют специального изучения.

### Прочие кустарниковые формации

Кроме перечисленных выше, на Камчатке также отмечены другие кустарниковые формации, встречающиеся изредка и небольшими участками.

В долинах рек и по крайкам пойменных низинных болот отмечены сообщества гигромезофильных кустарников: рябинника рябинолистного (*Sorbaria sorbifolia*) — формация *Sorbarieta sorbifoliae* и спиреи иволистной (*Spiraea salicifolia*) — формация *Spiraeeta salicifoliae*. Эти сообщества распространены в пойме р. Камчатка.

По крайкам приморских болот на Восточной Камчатке и во влажных ложбинах горно-тундрового пояса встречаются сообщества лапчатки кустарниковой

(*Potentilla fruticosa*) — формация *Potentilleta fruticosae*. Сообщества формации отмечены в Кроноцком заповеднике и в районе Ключевской группы вулканов.

В долинах рек, по лесным опушкам, полянам, на вырубках и гарях встречаются сообщества жимолости сизой (*Lonicera caerulea*) — формация *Lonicereta caeruleae*, шиповника тупоушкового (*Rosa amblyotis*) — формация *Roseta amblyotis* и шиповника иглистого (*Rosa acicularis*) — формация *Roseta acicularis*. Распространены в районах Центральной Камчатки, Срединного хребта и Ключевской группы вулканов.

На приморских песчаных береговых валах отмечены галопсаммофитные кустарниковые сообщества шиповника морщинистого (*Rosa rugosa*) — формация *Roseta rugosae*, распространенная на тихоокеанском побережье. Сообщества формации отмечены в Кроноцком заповеднике и Южно-Камчатском природном парке.

Эти кустарниковые сообщества встречаются довольно редко, спорадически, не играют существенной роли в сложении растительного покрова полуострова и в настоящей книге мы их подробно не рассматриваем.

#### 4.4.6. Обобщенные эколого-фитоценотические ряды лесных и стланиковых сообществ Камчатки

Для сравнительной характеристики формаций лесной и стланиковой растительности Камчатки нами составлена обобщенная схема эколого-фитоценологических рядов их ассоциаций по методу В.Н. Сукачева (1930). На схеме показано положение циклов ассоциаций лесных и стланиковых сообществ на комплексных осях основных прямодействующих факторов и отражены экологические ареалы формаций (рис. 15). В ряду *A* — усиление дренажа и уменьшение трофности; в ряду *B* — увеличение застойного увлажнения и уменьшение трофности; в ряду *C* — нормальный дренаж и повышенная трофность; в ряду *D* — увеличение проточного увлажнения и трофности.

Сообщества объединены в циклы ассоциаций с учетом их флористического сходства, условий местообитания и состава доминантов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Синтаксономический состав циклов ассоциаций приведен в табл. 43. Проведенный эколого-фитоценотический и синтаксономический анализ групп ассоциаций лесных и стланиковых сообществ Камчатки, обобщенной схемы эколого-фитоценологических рядов (рис. 15) и данных табл. 43 показал следующее.

1. Для каменноберезняков, хвойнолесных и стланиковых формаций характерно наличие зеленомошных и зеленомошно-мелкотравных сообществ (циклы асс. *Hylocomiosa*, *Nanoherbosa*).

2. Отсутствие зеленомошных и зеленомошно-мелкотравных сообществ белоберезняков можно объяснить тем, что при смене нарушенных хвойных лесов парковыми белоберезняками происходит значительное осветление напочвенного по-

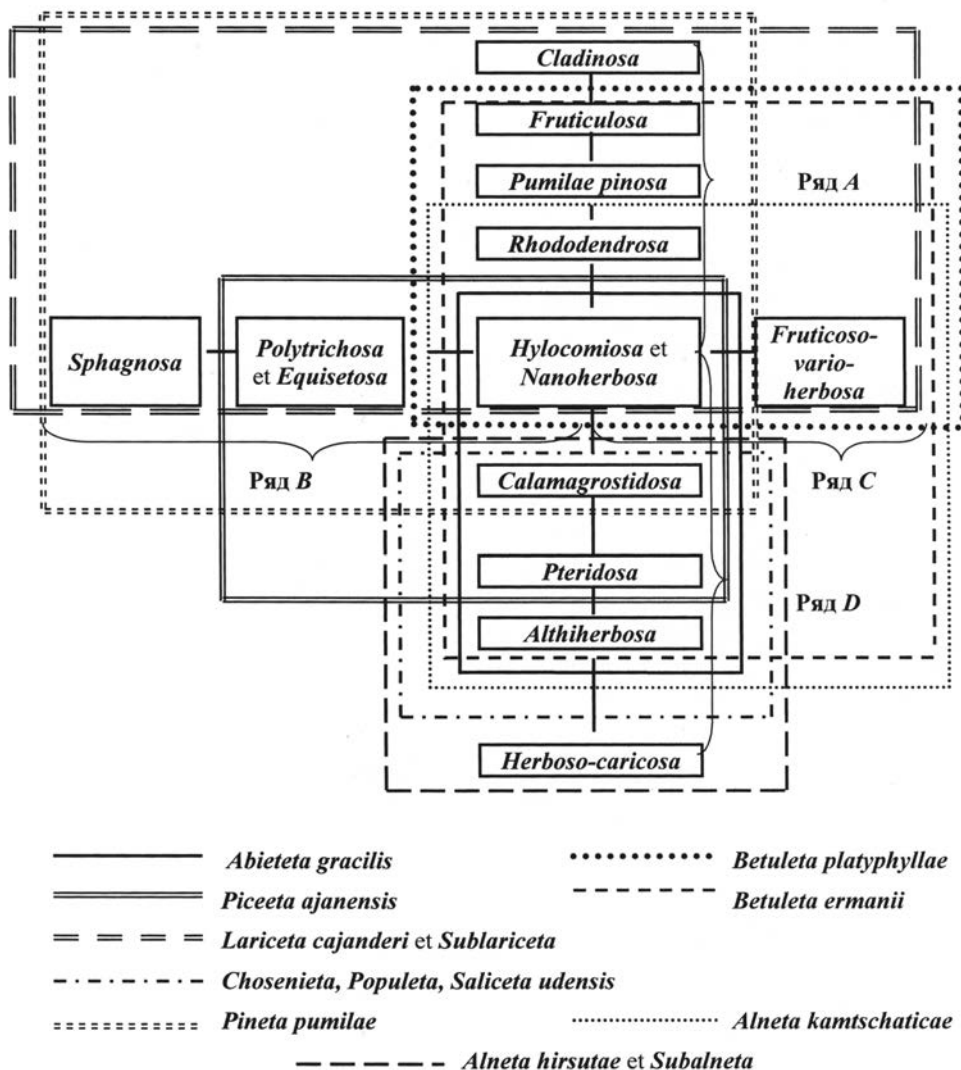


Рис. 15. Обобщенная схема эколого-фитоценологических рядов лесных и стланиковых сообществ Камчатки.

крова, вследствие чего мелкотравно-зеленомошные ельники и лиственничники замещаются кустарниково-разнотравными белоберезняками (цикл асс. *Fruticoso-varioherbosa*).

3. Наиболее широкой экологической амплитудой обладают лиственничники, единственные из камчатских лесных формаций образующие лишайниковые сообщества (цикл асс. *Cladinosa*), они также заходят на верховые болота, где листвен-

Таблица 43

Синтаксономический состав формаций и циклов ассоциаций лесной и стланиковой растительности

Формации Циклы ассоциаций	<i>Piceeta ajanensis</i>	<i>Abietet gracilis</i>	<i>Lariceta cajanderi et Sublariceta</i>	<i>Betuleta platyphyllae</i>	<i>Betuleta ermanii</i>	<i>Chosenieta, Populeta suaveolentis, Saliceta udensis</i>	<i>Alneta hirsuta et Subalneta</i>	<i>Pineta pumilae</i>	<i>Alneta kamtschaticae</i>
<i>Cladinosa</i>			<i>Laricetum cladinosum L. vaccinio- so-cladino- sum</i>					<i>Pinetum pumilae cladinosum</i>	
<i>Fruiculosa</i>			<i>L. ledosum Sublaricetum uliginosi vacciniosum</i>	<i>Betuletum platyphyllae vaccinioso- empetrosum B.p. ledoso- vacciniosum B.p. junipero- sum</i>	<i>Betuletum ermanii empetroso- vacciniosum</i>			<i>P.p. hyloco- mioso-fruti- culosum P.p. herboso- fruticulosum</i>	
<i>Pumilae pinosa</i>			<i>L. ledoso- pumilae- pinosum</i>	<i>B.p. pumilae- pinosum</i>	<i>B.e. nanoher- boso- pumilae- pinosum</i>				
<i>Rhododendrosa</i>								<i>P.p. hyloco- mioso-rhodo- dendrosum</i>	<i>Alnetum kam- tschaticae rho- dodendrosum</i>
<i>Sphagnosa</i>			<i>L. sphagne- tum magno- laricosum</i>					<i>P.p. girgen- sohnii-sphag- nosum</i>	
<i>Polytrichosa</i>	<i>Piceetum ajanensis polytrichoso- sum</i>							<i>P.p. chamae- morubosum</i>	

Продолжение таблицы 43

Формации Циклы ассоциаций	<i>Piceeta ajanensis</i>	<i>Abieteta gracilis</i>	<i>Lariceta cajanderi et Sublariceta</i>	<i>Betuleta platyphyllae</i>	<i>Betuleta ermanii</i>	<i>Chosenieta, Populeta suaveolentis, Saliceta udensis</i>	<i>Alneta hirsutae et Subalneta</i>	<i>Pineta pumilae</i>	<i>Alneta kamtschatica</i>
<i>Equisetosa</i>	<i>P. a. equisetosum</i>		<i>L. equisetosum sylvatici</i> <i>L. spiraeosoequisetosum arvensis</i>					<i>P. p. equisetosum</i>	
<i>Hylocomiosa</i>	<i>P. a. hylocomiosum</i> <i>P. a. herbo-so-hylocomiosum</i>		<i>L. vaccinoso-hylocomiosum</i>					<i>P. p. hylocomiosum</i> <i>P. p. hylocomioso-sorbosum</i>	<i>A. k. hylocomiosum</i>
<i>Nanoherbosa</i>	<i>P. a. nanoherbosum</i>	<i>Abietum dryopterido-somaianthemosum</i>	<i>L. nanoherboso-hylocomiosum</i>		<i>B. e. cornosomaianthemosum</i>			<i>P. p. nanoherbosum</i>	<i>A. k. maianthemosum</i>
<i>Fruiticoso-varioherbosa</i>	<i>P. a. fruiticoso-herbosum</i>		<i>L. fruiticoso-varioherbosum</i>	<i>B. p. fruiticoso-varioherbosum</i>	<i>B. e. fruiticoso-varioherbosum</i>				
<i>Calamagrostidosa</i>	<i>P. a. althiherbosum *</i>				<i>B. e. calamagrostidosum</i> <i>B. e. alnosum</i> <i>B. e. sorbosum</i>	<i>Salicetum calamagrostidosum</i>	<i>Alnetum hirsutae calamagrostidosum</i> <i>A. h. calamagrostidoso-lysi-chitosum</i>	<i>P. p. calamagrostidosum</i> <i>P. p. spiraeosum</i>	<i>A. k. calamagrostidosum</i> <i>A. k. spiraeosum</i>
<i>Pteridosa</i>	<i>P. a. pteridosum **</i>						<i>A. h. pteridosum</i>	<i>P. p. pteridosum</i>	<i>A. k. dryopteridosum</i>

Окончание таблицы 43

Формации	<i>Piceeta ajanensis</i>	<i>Lariceta cajanderi et Sublariceta</i>	<i>Betuleta platyphyllae</i>	<i>Betuleta ermanii</i>	<i>Chosenieta, Populeta suaveolentis, Saliceta udensis</i>	<i>Alneta hirsuta et Subalneta</i>	<i>Pineta pumilae</i>	<i>Alneta kamtschaticae</i>
Циклы ассоциаций		<i>A. althiherbosum</i>		<i>B.e. filipendulosum</i>	<i>Chosenietosum urticosum</i> <i>S. urticosum</i> <i>C. filipendulosum</i> <i>S. filipendulosum</i> <i>Populetum filipendulosum</i>	<i>A.h. filipendulosum</i>		<i>A.k. glyceriosum</i> <i>A.k. althiherbosum</i>
<i>Herboso-Caricosa</i>						<i>Subalnetum herbosocaricosum</i>		

Примечание. \* — сообщества ассоциации имеют разреженный древесный ярус с большой примесью березы, встречаются очень редко, небольшими участками в комплексе с высокоствольными березняками (Манько, Ворошилов, 1978); \*\* — сообщества ассоциации встречаются очень редко, ассоциация выделена провизорно и детально не описана.

ница становится содоминантом сфагновых мхов (асс. *Sphagnetum magno-laricosum*); но в то же время лиственничники отсутствуют в местообитаниях с проточным увлажнением и не образуют влажнотравных (гигрофильнотравяных) сообществ ряда *D*.

4. Особенностью камчатских ельников является практически полное отсутствие сфагновых ассоциаций и очень слабая представленность влажнотравных (гигрофильнотравяных) ассоциаций ряда *D*.

5. Топольевые, чозениевые, ивовые (из *Salix udensis*) и ольховые (из *Alnus hirsuta*) леса в отличие от хвойных лесов и производных от них белоберезняков и осинников занимают преимущественно местообитания с обильным проточным увлажнением в поймах и долинах рек (ольховые редколесья встречаются также на обводненных окрайках болот). Образуемые ими сообщества характеризуются высоким обилием вейника, крапивы, шеломайника и других влаголюбивых и требовательных к почвенному богатству видов (ряд *D*, циклы асс. *Calamagrostidosa*, *Althiherbosa*, *Herboso-Caricosa*).

6. Для камчатских каменноберезовых лесов на нормально дренированных местообитаниях наиболее характерны кустарниково-разнотравные сообщества (цикл асс. *Fruticoso-varioherbosa*), в то время как в северных районах полуострова и в горах распространены низкотравные сообщества (цикл асс. *Nanoherbosa*).

7. Кустарниково-разнотравные каменноберезняки во многом схожи с корреспондирующими ассоциациями белоберезняков, лиственничников и ельников, отличаясь от них отсутствием ряда видов таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Moneses uniflora*, *Goodyera repens*), а также *Hylocomium splendens*, высокой встречаемостью группы луговых мезофитов и рядом других флористических особенностей.

8. Кустарничковый (*Fruticulosa*), мелкотравный (*Nanoherbosa*) и зеленомошный (*Hylocomiosa*) циклы ассоциаций хотя и представлены в каменноберезняках, но встречаются редко: на севере полуострова или в горах, на верхнем пределе распространения каменноберезняков, где они граничат с сообществами кедрового и ольхового стлаников.

9. Для камчатских каменноберезняков характерно отсутствие лишайниковых и сфагновых сообществ.

10. Каменноберезняки представлены в ряду *D* и часто встречаются в ложбинах стока и на склонах с проточным увлажнением, в том числе и в поясе хвойных лесов.

11. Стланиковые формации, в отличие от высокоствольных лесов, включают сообщества с высоким обилием рододендрона золотистого (цикл асс. *Rhododendrosa*), что объясняется их высотным положением на границе с горно-тундровым поясом, а также аккумуляцией стланиками снега и приуроченностью ольховников к хионофильным местообитаниям; наличие папоротниковых ассоциаций (цикл асс. *Pteridosa*) сближает кедровые стланики с сообществами ельников, а ольховые стланики — с пойменными ольшаниками из ольхи пушистой.



12. Экологическая приуроченность сообществ кедрового и ольхового стлаников, как правило, различна: кедровые стланики преобладают в рядах *A* и *B*, а ольховники — в рядах *C* и *D*. Различно и их средообразующее воздействие: ольховники обогащают почву азотом вследствие наличия у них на корнях симбиотических азотфиксирующих микроорганизмов, способствуя образованию дерновых и муллевых почв, в то время как кедровые стланики своим кислым хвойным опадом, мощной подстилкой и сильным затенением, препятствующим прогреву почвы, способствуют формированию грубогумусных и торфянисто-грубогумусных почв, бедных элементами минерального питания.

#### 4.5. Тундровая растительность

Растительный покров тундр характеризуется первичным отсутствием деревьев, а также доминированием криофильных и гемикриофильных простратных и гемипростратных кустарничков, низких гемипростратных кустарников, а также толерантных к холодному климату мхов и кустистых лишайников — одной или нескольких из этих групп экоморф. Травы не входят в число облигатных компонентов тундровых сообществ, но могут играть значительную роль в их сложении. Характерные черты тундровой растительности — присутствие арктоальпийских видов и специфическая мозаичность покрова, связанная с криогенной динамикой грунтов (Юрцев и др., 1978, с. 11).

Горные тундры являются характерным компонентом ландшафтов особого горно-тундрового типа, распространенным в высокогорьях таежной зоны Сибири и Дальнего Востока. А.И. Толмачев (1948) выделил шесть типов ландшафтов высокогорий Земного шара, которые характеризуются различными господствующими типами растительности, что обусловлено разными сочетаниями физико-географических факторов. Для северных и умеренных широт Евразии он различал альпийский (с господством растительности альпийских лугов) и гольцовый (с преобладанием горно-тундровой растительности) типы высокогорий. В.Б. Сочава (1980) выделил в пределах высокогорий гольцового типа особую группу притихоокеанских гольцов, которые он отделил от сибирских и европейских гольцовых высокогорий. Специфика притихоокеанских районов обусловлена меридиональным простираем главнейших горных хребтов, влияющих на распределение ведущих экологических факторов (температурный режим, осадки, ветер, снежный покров и др.), в связи с чем закономерности широтной дифференциации растительного покрова в этих районах имеют особую специфику. Так, в умеренных широтах (40–60° с.ш.) тихоокеанской островной дуги (п-ов Камчатка, Курильские о-ва, о. Хоккайдо) высокогорные ландшафты расположены на более низких высотах над уровнем моря, чем в материковых районах на тех же широтах. По определению В.Н. Васильева (1944б), здесь верхняя граница леса, снижаясь, «уходит под воду». По мнению ряда авторов (Исаченко, 1985; Гришин, 1996, и др.),

высокогорность притихоокеанских ландшафтов является условной, поэтому многие географы относят их (вместе с равнинами и низкогорьями) к группе бореальных приокеанических (лесотундровых) ландшафтов, переходных к субарктическим.

Специфической особенностью высокогорий Камчатки является их вулканическое происхождение и наличие проявлений современного вулканизма, обуславливающего характер рельефа, процессы почвообразования и существенно влияющего на динамику растительности (Соколов, 1973; Манько, 1974б; Мелекесцев, 1980; Манько, Сидельников, 1989, и др.). Основными чертами высокогорий вулканических районов Камчатки являются: альпинотипный рельеф вулканических построек, местами с выраженными ледниковыми формами; выровненный рельеф обширных вулканических лавовых плато; наличие многолетней мерзлоты, развитие криогенных форм микрорельефа (бугорки, щебнистые и каменистые валики, солифлюкционные ступени) и связанное с этими явлениями перераспределение почвенной влаги, долгая суровая малоснежная зима и короткое прохладное лето. Многообразию и пестроте экологических условий определяют значительное фитоценологическое разнообразие горно-тундровой растительности. Основным типом растительных сообществ здесь являются кустарничковые горные тундры, представленные различными группами ассоциаций — от кустарничково-лишайниковых сообществ сухих, малоснежных и бедных каменистых местообитаний до кустарничково-моховых сообществ хорошо увлажненных местообитаний. Кроме кустарничковых тундр на сухих южных склонах с рыхлыми почвами распространены кобрезиевники, во влажных и хорошо дренированных многоснежных ложбинах и вдоль русел временных водотоков — высокогорные разнотравные лужайки, в нижней части горно-тундрового пояса встречаются ерники, кустарниковые ивняки, сообщества ольхового и кедрового стлаников. Болотная растительность представлена кустарничково-осоково-сфагновыми и осоково-пушицево-сфагновыми фитоценозами, встречающимися в западинах и бессточных котловинах.

По классификации А.И. Толмачева (1948), высокогорья Камчатки большей частью относятся к гольцовому типу. Характерным типом гольцовой растительности являются формации так называемых «нивелированных» кустарников и кустарничков, которые наиболее близки к тундровому типу растительности. Гольцовые ландшафты обычно развиваются в горах, не достигающих своими вершинами снеговой линии. Они формируются в условиях, характеризующихся суровыми зимами, недостатком зимних осадков, нередко застойным увлажнением и развитием многолетней мерзлоты (Толмачев, 1948; Сочава, Городков, 1956; Горчаковский, 1975; Седелников, 1976; Куваев, 1985). В то же время для наиболее океанических районов Камчатки (Южно-Камчатский заказник, вдающиеся в океан крупные полуострова восточного побережья — Шипунский, Кроноцкий, Камчатский) характерно широкое распространение субальпийских и альпийских лугов. Они, как правило, формируются во влажных, многоснежных районах. Субальпийские и альпийские луга существуют в условиях достаточного увлажнения и хорошего дренажа, многолетняя мерзлота отсутствует.

В.Б. Сочава (1965) относит горно-тундровую растительность Камчатки к пан-притихоокеанской группе, в которую входят восточносибирский гольцовый и подгольцовый комплекс (набор растительных формаций) и тихоокеанский гольцовый и подгольцовый комплекс. При этом тихоокеанский гольцовый и подгольцовый комплекс наиболее типичен для Камчатки. Он отличается высокой насыщенностью берингийскими флористическими элементами, для него характерно широкое распространение сообществ кедрового стланика и ольховника. Тихоокеанскому комплексу свойственно большее распространение и участие в растительном покрове горно-луговых сообществ, что придает гольцовым ландшафтам тихоокеанского типа некоторые субальпийские и альпийские черты (Сочава, Лукичева, 1953). Флористическое сходство горно-тундровых сообществ Камчатки и Восточной Сибири довольно велико, что позволило В.Б. Сочаве (1932) объединить их в единую Охотскую высокогорную флористическую провинцию. Таким образом, в горных районах п-ова Камчатка представлены высокогорья как сибирского, так и притихоокеанского гольцового типа, что связано с климатическими особенностями различных районов полуострова.

Тундровая растительность Камчатки до настоящего времени остается очень слабо изученной. Общую характеристику тундр полуострова впервые дал В.Л. Комаров (1912, 1940). Он выделил на Камчатке «сухие альпийские тундры» высокогорий и «растительность, сходную с растительностью верещатников» низкогорий и побережий и перечислил основные виды, в них встречающиеся. Э. Хультен (Hultsn, 1974) описал на Южной Камчатке сообщества кустарничковых тундр, называя их «кустарничковыми пустошами» («*dwarf shrub heath*»), и выделил в их составе две растительные группировки: зеленомошно-шикшево-голубичную «*Vaccinium-Empetrum-moss community*», распространенную в приморской зоне, и лишайниково-шикшево-голубичную «*Vaccinium-Empetrum-lichen community*», приуроченную к высотам 700–800 м над уровнем моря. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) в горах Центральной Камчатки выделял три группы тундровых сообществ: шикшевые тундры (*Empetreta*), голубичные тундры (*Vaccinieta*) и вересково-лишайниковые альпийские и субальпийские тундры (*Ericeta cladoniosa*), однако он не приводит ни их характеристики, ни конкретных описаний этих сообществ. Ю.Н. Нешатаев и В.Н. Храмцов (1994) относят горные тундры Кроноцкого заповедника к 11 формациям, объединенным в пять групп формаций и три типа растительности (Арктобореальный лишайниковый, Микротермно-психрофильно-кустарничковый и Мезофильно-бореально-кустарничковый), приморские тундры — к четырем формациям (Нешатаев, Храмцов, 1994). В наших работах (Нешатаева, 2000, 2002а) приведена эколого-фитоценотическая классификация горных и приморских тундр Южно-Камчатского государственного заказника, выделено 5 ассоциаций, отнесенных к двум формациям — *Vaccinieta uliginosii* и *Empetreta sibirici* (Нешатаева, 2002а).

В сопредельных районах севера Дальнего Востока близкие сообщества горных тундр описаны в верховьях р. Колымы на хр. Большой Анначаг В.Б. Доку-

чаевой (1980, 1985). Ею выделено 11 типов тундр: лишайниковые, кустарничково-лишайниковые, кустарничково-травяно-мохово-лишайниковые, кустарничково-мохово-лишайниковые, кустарничково-травяно-лишайниково-моховые, кустарничково-лишайниково-моховые, травяно-кустарничково-лишайниково-моховые, кустарничково-моховые, травяно-моховые, кустарничковые и кустарниковые.

За период наших исследований были изучены горные тундры Кроноцкого заповедника, Южно-Камчатского заказника, Ключевской группы вулканов. Кроме того, проведены маршрутные исследования горных тундр Срединного хр. в его восточной и западной частях (окрестности пос. Эссо, басс. р. Кихчик, гора Кабаниха), хр. Камчатского Мыса (п-ов Камчатский), на склонах Малкинского и Козыревского хребтов, вулкана Шивелуч, хр. Вацкажац и др. Всего было выполнено свыше 700 описаний горно-тундровых сообществ, как коренных, так и нарушенных под влиянием вулканических извержений. Приморские тундры изучены нами на юго-восточном побережье Камчатки (бухты Ходутка, Вестник), восточном побережье (Кроноцкий и Камчатский заливы), северо-восточном побережье (п-ов Камчатский, окр. пос. Крутоберегово, Карагинский р-н, окр. пос. Оссора), на западном побережье (в районе пос. Озерновский, в низовьях р. Камбальная, в устье р. Тигиль, на мысе Бабушкина) и на о. Карагинский.

Тундровые сообщества занимает около 25% площади полуострова и встречаются от приморских террас до верхнего предела распространения растительности в горах. Столь широкий высотный диапазон распространения обуславливает значительное флористическое богатство и неодинаковую горизонтальную и вертикальную структуру различных тундровых сообществ. Например, в 600 описаниях тундровых сообществ Кроноцкого заповедника было зарегистрировано 196 видов сосудистых растений, 69 видов лишайников и 45 видов мхов (Нешатаев, Храмцов, 1994). Среди них наибольшую фитоценотическую значимость имеют психрофильные кустарнички, мхи и лишайники, являющиеся основными ценообразователями тундровых сообществ.

Горно-тундровые сообщества широко распространены в горных районах полуострова на высотах от 900–1000 до 1600–1700 м над ур. моря (Ключевская группа вулканов) и занимают обширные площади на склонах гор, вулканических плато, седловинах, вершинах горных хребтов. Сообщества горных тундр в основном представлены микротермно-психрофильными кустарничковыми, кустарничково-моховыми и кустарничково-лишайниковыми тундрами. Приморские тундры встречаются на побережьях на высотах менее 100 м над ур. моря и представлены мезотермно-мезопсихрофильными кустарничковыми тундрами. Некоторые авторы рассматривают приморские тундры Камчатки как аналог верещатников, распространенных в приатлантических районах Северной Европы (Комаров, 1940; Hultsn, 1974; Хамет-Ахти, 1976, и др.). По нашему мнению, флористический состав и ценотическая структура приморских тундр Камчатки очень близки к соответствующим характеристикам горных тундр, что позволяет нам рассматривать их в составе тундрового типа растительности. На значительное сходство видового

состава и структуры приморских и горных тундр Восточной Камчатки указывают также Ю.Н. Нешатаев и В.Н. Храмцов (1994), которые, однако, не выделяют единого тундрового типа растительности, а относят тундровые сообщества Кроноцкого заповедника к трем различным типам растительности: Арктобореальному лишайниковому, Микротермно-психрофильно-кустарничковому и Мезофильно-бореально-кустарниковому. При таком синтаксономическом подразделении горно-тундровые сообщества относятся к двум первым типам растительности (классы формаций Арктобореальных лишайниковых тундр, Арктических лишайниковых тундр, Вечнозеленых кустарничковых тундр и Вечнозеленых психрофильных кустарников), а сообщества приморских тундр — ко второму и третьему типам растительности (классы формаций Листопадных кустарничковых тундр и Листопадных кустарников). В поясе горных тундр скалистые обнажения и каменистые россыпи часто лишены высшей растительности: здесь господствуют синузии эпилитных лишайников.

Анализ межвидовой сопряженности видов тундровых сообществ, имеющих среднюю встречаемость (III-IV классы), проведенный методом корреляционных плеяд, позволил выделить три плеяды взаимосопряженных видов. При этом наиболее константные виды тундровых сообществ (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др.) не были включены в обработку (Нешатаев, Храмцов, 1994).

**I плеяда** — арктоальпийских микротермных психрофитов, с пределах которой различаются три ядра: 1) ядро мезопсихрофитов, встречающихся на довольно развитых почвах в местообитаниях со средним и высоким снежным покровом — *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Carex koraginensis*, *Cassiope lycopodioides*, *Pedicularis verticillata*, *Phyllodoce caerulea*; 2) ядро низкорослых шпалерных вечнозеленых кустарничков и лишайников сухих малоснежных местообитаний — *Bryanthus gmelinii*, *Flavocetraria nivalis*, *Diapensia obovata*, *Dryas punctata*, *Thamnolia vermicularis*, *Tofieldia coccinea*; 3) ядро низкорослых психрофильных трав — *Erigeron koraginensis*, *Lloydia serotina*, *Thalictrum alpinum*.

**II плеяда** — арктоальпийских микромезотермных кустарничков и трав, в пределах которой различаются два ядра: 1) ядро арктоальпийских листопадных кустарничков бугорковатых тундр, встречающихся в слабозаснеженных дренированных местообитаниях — *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*; 2) ядро арктоальпийских травянистых мезопсихрофитов — *Bistorta vivipara*, *Festuca altaica*, *Hedysarum hedysaroides*.

**III плеяда** — травянистых мезотермных луговых мезофитов, встречающихся на развитых почвах низкогорий, в хорошо увлажненных многоснежных местообитаниях, в хионофильных сообществах тундровых луговин — *Geranium erianthum*, *Galium boreale*, *Solidago spiraeifolia*.

Полученные плеяды взаимосопряженных видов использованы при выделении низших синтаксонов тундровой растительности (с учетом доминирования тех или

иных видов в тундровых фитоценозах). При разработке эколого-фитоценотической классификации тундровых сообществ Камчатки мы учитывали классификационные единицы, ранее установленные для тундр Кроноцкого заповедника (Нешатаев, Храмцов, 1994), Южно-Камчатского заказника (Нешатаева, 2002а) и природного парка «Ключевская группа вулканов» (Нешатаева, Вяткина и др., 2005, 2006). Ниже приведена характеристика наиболее широко распространенных на полуострове тундровых сообществ.

### Эколого-фитоценотическая классификация тундровых сообществ полуострова Камчатка

Класс формаций *Salicetosa pulchrae* — бореальные и субарктические мезофитные листопадные кустарники

Группа формаций *Salicetosum pulchrae* — гигромезофитные кустарники

Формация *Saliceta pulchrae* — ивняки из ивы красивой

Формация *Potentilleta fruticosae* — лапчатки кустарниковой

Класс формаций *Betuletosa nanae* — арктобореальные, субарктические и арктовысокогорные микромезотермные листопаднокустарниковые тундры

Группа формаций *Betuletosum nanae* — карликовые березнячки (ерники)

Формация *Betuleta exilis* — ерники из березки тощей

Класс формаций *Rhododendretosa aurei* — подгольцовые микромезотермные психрофитные зимнезеленые кустарниковые тундры

Группа формаций *Rhododendretosum aurei* — подгольцовые вечнозеленые психромезо-фитные кустарниковые тундры

Формация *Rhododendreta aurei* — рододендрона золотистого

Класс формаций *Vaccinieta uliginosii* — *Empretetosa (Ericetosa)* — микротермно-мезопсихрофитно-кустарничковые тундры и пустоши

Группа формаций *Empretetosum* — эрикоидные вечнозеленые кустарничковые тундры и пустоши

Формация *Empetreta sibirici* — шикшевая

Формация *Vaccinieta uliginosii* — голубичная

Формация *Vaccinieta vulcanori* — *Empetreta sibirici* — голубично-шикшевая

Формация *Phylloceta caeruleae* — филлодоце голубой

Формация *Phylloceta aleuticae* — филлодоце алеутской

Формация *Loiseleurietta procumbentis* — луазелеурии лежачей

Формация *Arctoeta alpinii* — арктоуса альпийского

Формация *Rhododendreta camtschatici* — рододендрона камчатского

Группа формаций *Salicetosum arctici* — ивковые кустарничковые тундры

Формация *Saliceta arctici-sphenophyllae* — ивы арктической

Формация *Saliceta reticulatae* — ивы сетчатой

Формация *Saliceta sphenophyllae* — ивы клинолистной

Формация *Saliceta chamissonis* — ивы Шамиссо

Группа формаций *Dryadetosum* — дриадовые вечнозеленые кустарничковые тундры

Формация *Dryadeta punctatae* — дриады точечной

Класс формаций *Cladonietosa* — арктобореальные и высокогорные лишайниковые тундры и пустоши

Группа формаций *Cladinetosum* — арктобореальные кустистые кладониевые тундры и пустоши

Формация *Cladineta arbusculae-rangiferinae* — ягельные кладониевые тундры и пустоши

Группа формаций *Cetrarietosum nivalis* — арктовысокогорные лишайниковые тундры

Формация *Stereocauleta alpinii* — стереокаулена альпийского

Формация *Cetrarieta nivalis* — цетрарии приснежной

Формация *Alectorieta ochroleuca* — алекториевая

#### 4.5.1. Приморские тундры

Сообщества приморских тундр (В.Л. Комаров и Э. Хультен называли их верещатниками) распространены на морских и океанических побережьях и в низкогорьях, на хорошо дренированных местообитаниях. Обычно они приурочены к плоским вершинам приморских террас, приморским равнинам и пологим склонам прибрежных горных массивов. Приморские тундры встречаются на высотах от 10 до 50 м над ур. моря. В.Л. Комаров (1940) сближал сообщества шикшевых тундр с преобладанием *Empetrum nigrum* s.l. с растительностью «верещатников» (кустарничковых пустошей), распространенных в приморских районах Северо-Западной Европы. Он отмечал, что сообщества «верещатников» с преобладанием шикши, распространенные на старых приморских валах, речных и озерных террасах, резко выделяются по своему облику среди других приморских растительных группировок Камчатки.

В Кроноцком заповеднике приморские тундры распространены на приморских равнинах в низовьях рек Кроноцкая, Богачевка, Тюшевка. Ю.Н. Нешатаев и В.Н. Храмцов (1994) относят эти сообщества к пяти формациям: голубично-шикшевой, арктоусовой (с доминированием *Arctous alpina*), ерниковой (с преобладанием *Betula exilis*), дазифоровой (с преобладанием *Potentilla fruticosa*) и формации кустарничковых ивняков (с участием *Salix pulchra* s. str., *S. pulchra* ssp. *parallelinervis*, *S. hastata*). В Южно-Камчатском заказнике приморские тундры представлены сообществами шикшовников (формация *Empetreta sibirici*), распространенными преимущественно на западном побережье (Нешатаева, 2002а).

На охотоморском (западном) побережье Камчатки тундровые сообщества с преобладанием шикши и вересковых кустарничков имеют широкое распростра-

нение. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) отмечала, что «приморские шикшовники несут все характерные черты настоящих тундр, с типичным для них микрорельефом и пятнами голого грунта» (Тюлина, 2001, с. 238). Она называла их «тундроидные ассоциации, весьма сходные с альпийскими верещатниками» и подразделяла шикшовники на долинные и приводораздельные. На западном побережье Камчатки шикшовники встречаются по периферии приводораздельных каменноберезняков, на речных террасах и на дренированных возвышенных участках приморской полосы. Л.Н. Тюлина (1936а) впервые отметила, что в северных районах Западной Камчатки (в районах распространения кизильниково-майниковых и вейниково-папоротниковых каменноберезняков) шикшовники распространены намного шире и занимают значительно большие площади, чем на юге. Наиболее широко приморские шикшовники распространены от р. Тигиль до р. Ича, занимая здесь дренированные плоские водоразделы, которые на юге западного побережья Камчатки (от р. Ича до р. Большая) покрыты выпуклыми болотами-плащами. Шикшовники здесь встречаются лишь узкими полосами вдоль приводораздельных каменноберезняков. В долинах южных рек, расположенных южнее р. Колпакова, на месте шикшовников развиваются разнотравные луга. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) подчеркивала, что шикшовники имеют такое же зональное распространение, как и каменноберезняки, и представляют собой также фрагмент горной растительности, спустившейся на морские побережья. В.Л. Комаров (1937) также отмечал, что «обилие туманов роднит высокие горы с морским берегом».

На тихоокеанском (восточном) побережье Камчатки, отделенном горами Восточного хребта от центральных районов полуострова, осадков выпадает значительное количество (до 1200–1400 мм), обычны холодные морские туманы, часты сильные ветры, сдувающие снег с плоских приморских равнин. В этих суровых условиях древесная растительность не встречается. Первые каменноберезняки и пойменные леса появляются лишь в 10–25 км от побережья, в холмисто-увалистых предгорьях и речных долинах. Поэтому обширные площади приморских равнин покрыты тундровыми кустарничковыми сообществами. Таким образом, наблюдается инверсия тундровой растительности на побережья, сюда проникают тундровые сообщества и арктоальпийские виды, обычно распространенные на больших высотах в горах, в пределах горно-тундрового пояса.

По флористическому составу и строению сообществ приморские тундры сходны с горными кустарничковыми тундрами, отличаясь от последних отсутствием высокогорных видов и участием луговых мезофитов. Приморские тундры характеризуются доминированием кустарничков (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Arctous alpina*) и постоянным присутствием группы луговых видов (*Sanguisorba tenuifolia*, *Saussurea riederi*, *Geranium erianthum*, *Iris setosa*, *Festuca rubra*, *Deschampsia paramushirensis*, *Luzula multiflora* и др.). Мохово-лишайниковый ярус обычно разрежен (общее покрытие не превышает 5–10%), образован зелеными мхами-мезофитами (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*), нередко с единичным участием лишайников (*Cladina rangiferina*,



*C. stellaris*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aptosa* и др.). Обычно выражен бугорковатый микрорельеф. В недостаточно дренированных местообитаниях в составе сообществ появляются болотные виды (осоки, ситники, сфагновые мхи). Сообщества приморских тундр отнесены нами к двум формациям.

Формация *Empetreta sibirici* — шикшевая

Асс. *Empetretum vaccinosum* — голубично-шикшевая. В сообществах ассоциации хорошо развит травяно-кустарничковый ярус (общее покрытие 70–90%), преобладает *Empetrum nigrum* s.l. (25–50%), часто обильны: *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Vaccinium minus*, с высокой константностью присутствуют: *Festuca rubra*, *Deschampsia paramushirensis*, *Trientalis europaea*, *Chamerion angustifolium*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Luzula multiflora*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Saussurea riederi*, *Poa macrocalyx*, *Tilingia ajanensis*, *Pedicularis chamissonis* и др. (табл. 44). Встречаются приморские виды (*Ligusticum scoticum*, *Chamaepericlymenum suecicum*). Из мхов единично отмечены: *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* sp. На пробных площадях встречены единичные экземпляры кустарников: *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera caerulea*, *Alnus kamtschatica*. Сообщества ассоциации приурочены к торфянисто-грубогумусным слоисто-пепловым почвам. Встречены на западном побережье заказника, в окрестностях пос. Озерновский, в устьях Первой, Второй и Третьей речек, а также в устье р. Камбальная, на склонах горы Береговая Коврижка. Отмечены на приморских террасах, приморских склонах и на дренированных приморских равнинах п-ова Лопатка. Иногда приморские тундры встречаются небольшими участками на заросших дюнах или на минеральных буграх среди приморских болот.

Формация *Arctoeta alpinii* — арктоуса альпийского

Сообщества формации занимают невысокие ровные участки, встречаясь на высотах от 20 до 600–700 м над ур. моря, и представлены двумя ассоциациями, отличающимися высотной приуроченностью и флористическими особенностями.

Асс. *Arctoetum alpinii herboso-fruticosum* — травяно-кустарничково-арктоусовая. Сообщества ассоциации встречаются на приморских низменностях в низовьях крупных рек. Описаны на восточном побережье Камчатки (Кроноцкий заповедник). Приурочены к древним морским террасам с бедными песчаными хорошо дренированными почвами. Микрорельеф выражен слабо. Обычны невысокие плоские бугорки диаметром 50–70 см, высотой около 20 см. Травяно-кустарничковый ярус высотой около 5–15 см, характерна мозаичность: пятна кустарничков чередуются с лишайниковыми синузиями. Изредка встречаются группы кустарничковых ив высотой до 30 см (*Salix pulchra* s. str., *S. pulchra* ssp. *parallelinervis*, *S. glauca*). Отдельными разреженными группами произрастают кустарники (*Potentilla fruticosa*, *Lonicera caerulea*, *Spiraea beauverdiana*), достигающие здесь 20–25 см высоты. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 50–60%. В сообществах формации доминирует *Arctous alpina*, с высоким покрытием встре-

Таблица 44

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Empetretum vacciniosum*

Ярусы, виды	Номера описаний												С	Ср. покрытие, %
	319	549	546	591	308	537	538	317	550	323	529	337		
<b>Кустарники и подрост деревьев, покрытие, %</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>23</b>	<b>14</b>	<b>16</b>		<b>30</b>	<b>3</b>	<b>11</b>	<b>11</b>		<b>11</b>
<i>Potentilla fruticosa</i>		+	1	1-2	1-2		2			1	+		III	2
<i>Salix glauca</i>	1-2		+			1	1		3		1		III	3
<i>Lonicera edulis</i>	1-2	1				2	1-2		1-2				III	2
<i>Pinus pumila</i>		+			+							+	II	+
<i>Rosa amblyotis</i>						1			2		1		II	1
<i>Juniperus sibirica</i>					3								I	1
<i>Rhododendron aureum</i>												1	I	+
<i>Spiraea beauverdiana</i>												2	I	1
<i>Salix pulchra</i>		1											I	+
<i>Betula ermanii</i>											1-2		I	+
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>60</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>60</b>		<b>73</b>
<i>Betula exilis</i>	2-3	2	2-3	1-2		2-3	3-4	2	2	3	2-3	2	V	10
<i>Vaccinium uliginosum</i>	2-3	1	2	1-2	3	2-3	3-4	3-4	3	3	2-3	2-3	V	14
<i>Empetrum nigrum</i>	3	3	3	3-4	2-3	2-3	3	2-3	2	2-3	2	2	V	14
<i>Ledum decumbens</i>		2-3	1	2	2-3	2-3	3	2		1	2-3	1	V	7
<i>Arctous alpina</i>		3-4	3	2	1-2	1-2	1					3	III	7
<i>Vaccinium minus</i>		1	1-2	1				1-2	1-2		1		III	2
<i>Salix chamissonis</i>		1	2			1	2	1					III	2
<i>S. arctica</i>			2	1	1-2							1-2	II	2
<i>Loiseleuria procumbens</i>			1-2	3	1			2					II	3
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	2	1-2	1	1-2	1-2	+	1	1	2		1		V	4
<i>Sanguisorba officinalis</i>	2	1	+	1	1		1	1		1	1	1-2	V	3
<i>Leymus mollis</i>	1-2	1-2	2	1-2	1-2	2	2	1					IV	4
<i>Artemisia arctica</i>	2-3		+		1	+		1		1-2	1	1-2	IV	3
<i>Bistorta vivipara</i>	2	1	1		1		1	1	2		1		IV	3
<i>Festuca altaica</i>	1	1	+		1			1		1	1		III	2
<i>Carex koraginensis</i>		1	1		1			1-2	1			1	III	2
<i>Solidago spiraeifolia</i>	2		+		1			+		1		1	III	1
<i>Geranium erianthum</i>	1				1	1			1-2	1	+		III	1
<i>Rubus arcticus</i>						1	1		1-2	1	1	1-2	III	2
<i>Galium boreale</i>	1-2		1		1	1		1-2	2	1			III	2
<i>Iris setosa</i>	1			1			1		2			3	III	3
<i>Hedysarum hedysaroides</i>			1	1-2	1		1	1		1			III	2
<i>Calamagrostis deschampsoides</i>	1		+			1	+				1	1	III	1



Окончание таблицы 44

Ярусы, виды	Номера описаний												С	Ср. покрытие, %
	319	549	546	591	308	537	538	317	550	323	529	337		
<b>Мхи, покрытие, %</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>10</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>60</b>		<b>33</b>
<i>Pleurozium schreberi</i>			2	2-3	2	2	3-4			4	3	2	IV	10
<i>Dicranum scoparium</i>	2-3					2	1-2		3	2-3			III	4
<i>D. majus</i>				2-3							1	2	II	2
<i>Polytrichum jensenii</i>											1	1-2	I	1
<i>Sanionia uncinata</i>										1	1		I	1
<i>Racomitrium lanuginosum</i>		1											I	+
<i>Polytrichum commune</i>	2-3								4				I	4
<i>Mnium</i> sp.					1-2						2		I	1
<i>Dicranum bergeri</i>			1		3								I	2
<i>Racomitrium canescens</i>								1-2					I	+
<i>Sphagnum russowii</i>												2-3	I	1
<b>Лишайники, покрытие, %</b>	<b>30</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>30</b>	<b>30</b>		<b>20</b>	<b>30</b>		<b>30</b>	<b>10</b>	<b>20</b>		<b>18</b>
<i>Cladina arbuscula</i>		2	2	2-3	2		1	1		1			III	4
<i>Cetraria islandica</i>	2-3		+	2-3				2		3		2	III	5
<i>Cladina rangiferina</i>	2		+	2			1	1					III	2
<i>Stereocaulon paschale</i>				1-2				1-2				2-3	II	2
<i>Cladonia elongata</i>	2			1			1			1			II	1
<i>Thamnolia vermicularis</i>		1		1				2					II	1
<i>Cladonia gracilis</i>			1		3								I	2
<i>Cladina stellaris</i>										1			I	+
<i>Cetraria laevigata</i>			2	2									I	1
<i>Peltigera aphthosa</i>				2									I	1
<i>Cladonia furcata</i>											2		I	1
<i>Cetraria cucullata</i>		1-2											I	+
<i>Cladonia crispata</i>				1									I	+
<i>Cetraria nigricans</i>		1-2											I	+
<i>C. delisei</i>					1								I	+
<i>Cladonia macrophyloides</i>								1					I	+

Примечание. Для видов дано проективное покрытие в баллах: + — менее 1%, 1 — 1–5%, 2 — 5–10%, 3 — 10–25%, 4 — 25–50%, 5 — 50–75%, 6 — 75–100%.

чаются кустарнички (*Empetrum nigrum*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*). С покрытием 10–20% отмечены луговые мезофиты и виды приморских лугов: *Leymus mollis*, *Fritillaria camtschatcensis*, *Oxytropis erecta*, *Hedysarum hedysaroides*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Sanguisorba officinalis*, *Lathyrus*

*pilosus*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (20–25%) мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum strictum*) встречаются единично, их общее покрытие не превышает 10%. Среди лишайников (10–15%) преобладают ягели (*Cladonia arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*), отмечены: *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Peltigera aphtosa*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia uncialis*, *C. coccifera*, *C. elongata* и арктоальпийские виды *Thamnolia vermicularis*, *Flavocetraria nivalis*.

Акц. ***Arctoetum alpinii cladinoso-fruticulosum*** — лишайниково-кустарничково-арктоусовая. Сообщества ассоциации встречаются на высотах около 900–1000 м над уровнем моря и приурочены к крутым, ветробойным склонам, вершинам хребтов, перевальным гребням. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает арктоус, с высоким покрытием встречаются: *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*. Характерны виды тундровых травянистых психромезофитов: *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Artemisia arctica*, *Bistorta vivipara* и др. Развита лишайниковый ярус (40%), образованный *Cladonia arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*. Значительного покрытия достигают арктоальпийские виды: *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca* и др. Мхи встречаются единично.

#### 4.5.2. Горные тундры

Горно-тундровые сообщества широко распространены в горных районах полуострова на высотах от 900–1000 до 1600–1700 м над ур. моря (Ключевская группа вулканов) и занимают обширные площади на склонах гор, вулканических плато, седловинах, вершинах горных хребтов. Горные тундры в основном представлены кустарничковыми, кустарничково-моховыми и кустарничково-лишайниковыми сообществами. По данным Ю.Н. Нешатаева и В.Н. Храмцова (1994), в Кроноцком заповеднике горные тундры отличаются значительным синтаксономическим разнообразием и относятся к пяти группам формаций: 1) Ягельные лишайниковые тундры, 2) Кустистые арктические лишайниковые тундры, 3) Эрикоидные кустарничковые тундры, 4) Дриадовые вечнозеленые кустарничковые тундры, 5) Листопадные кустарничковые тундры. В Южно-Камчатском заказнике сообщества горных тундр представлены четырьмя ассоциациями (табл. 45), отличающимися особенностями видового состава, строением фитоценозов и высотной приуроченностью (Нешатаева, 1988в, 2000; Нешатаева, Нешатаев, 1993).

Формация ***Vaccinieta uliginosii*** — голубичная

Сообщества формации характеризуются доминированием *Vaccinium uliginosum* s. str. (на высотах до 1100–1200 м над ур. моря) либо *V. uliginosum* var. *vulcanorum* (на высотах 1200–1750 м над ур. моря). Голубика вулканическая была описана В.Л. Комаровым как особый вид *V. vulcanorum* Ком. Она представляет собой низкорослый (5–10 см) подушковидный кустарничек, прижатый к поверхности

субстрата. Листья округлые, мелкие (около 0,5 см), ягоды крупные, шаровидные (диаметром около 0,5 см). Отмершие листья не опадают, а остаются на зиму на ветвях (Хохряков, Мазуренко, 1981). Встречается на щебнистых и каменистых склонах и вулканических плато высокогорий в приокеанических районах Дальнего Востока (Охотия, Камчатка, Корякия, Амгунский р-н Хабаровского края), широко распространена в горных тундрах, где является одним из основных ценообразователей. Одни авторы признают этот вид (Хохряков, Мазуренко, 1981; Якубов, Чернягина, 2004), другие статус этого вида оспаривают (Виноградова, Юрцев, 1980; Ворошилов, 1982). По нашему мнению, голубика вулканическая довольно хорошо отличается морфологически и экологически от голубики обыкновенной и заслуживает выделения в качестве подвида или разновидности.

Распространение. Сообщества голубичных тундр широко распространены в горных тундрах Камчатки. Они совместно с голубично-шикшевыми тундрами образуют основной фон горно-тундровой растительности на высотах от 400–500 м над уровнем моря (в приокеанических районах) до 900–1200 м над уровнем моря (в центральных районах полуострова). На верхней границе своего распространения голубичные тундры граничат с дриадово-диапенсиевыми, дриадовыми, луазелеуриевыми и лишайниковыми тундрами сухих малоснежных местообитаний и филлодоциевыми и рододендроновыми тундрами хорошо дренированных нивальных местообитаний. В сообществах голубичных тундр часто выражен бугорковатый микрорельеф, имеющий мерзлотное происхождение. Бугорки имеют высоту 30–40 см, диаметр около 0,5–0,7 м. В составе сообществ преобладают кустарнички: доминирует *Vaccinium uliginosum* s.l., с высокой константностью встречаются: *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope lycopodioides*, *Salix arctica*. Из трав константны: *Artemisia arctica*, *Bistorta vivipara*, *Saussurea pseudo-tilesii*, однако их покрытие незначительно. Развит мохово-лишайниковый ярус с участием ягелей (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*) и кустистых лишайников родов цетрария (*Cetraria laevigata*, *C. ericetorum*, *C. islandica*, *C. cucullata*, *C. nivalis*) и стереокаулон (*Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *S. tomentosum*).

Асс. *Vaccinietum uliginosii empetrosum* — шикшево-голубичная. Сообщества ассоциации распространены на высотах 700–900 м над ур. моря. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают кустарнички: *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*. С высокой константностью встречаются: *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana*, *Parageum calthifolium*, *Sieversia pentapetala*, *Salix paramuschirensis*, *Carex oxyandra* ssp. *pauzhetica*, *Artemisia arctica*. Часто выражен регулярно-бугорковатый микрорельеф. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 5–30%) преобладают кустистые лишайники (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria laevigata*, *Cladonia uncialis*). Из мхов единично встречаются: *Dicranum bonjeanii*, *D. scoparium*, *D. bergeri*, *Polytrichastrum alpinum* и др. В составе тундровых сообществ отмечены единичные особи и небольшие куртинки ольхового стланика, общее покрытие которых от 1 до 20%. Высота ольховника здесь не превышает 50 см, диаметр куртин около 0,5 м.

Таблица 45

Диагностическая таблица сообществ ассоциаций горных тундр  
Южно-Камчатского заказника (формация *Vaccinieta uliginosii*)

Ярусы, виды	Ассоциации			
	<i>Vaccinietum empetrosum</i>	<i>V. cladinosum</i>	<i>V. empetroso- cladinosum</i>	<i>V. diapensioso- lichenosum</i>
	Высота над уровнем моря, м			
	700–900	400–500	200–300	900–1000
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>30–40</b>	<b>30–50</b>	<b>20–30</b>	<b>15–20</b>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	V D	V D	V D	V D
<i>Empetrum nigrum</i>	V D	V D	V D	V D
<i>Arctous alpina</i>	V D	III	V	
<i>Vaccinium minus</i>	V D	V		
<i>Sieversia pentapetala</i>	III	IV SD	I	
<i>Parageum calthifolium</i>	III	III		
<i>Rhododendron aureum</i>	IV	I		
<i>Spiraea beauverdiana</i>	III			
<i>Salix kurilensis</i>	IV	I		
<i>Carex oxyandra</i> ssp. <i>pauzhetica</i>	III	I		
<i>Artemisia arctica</i>	IV	II		
<i>Alnus kamtschatica</i>	IV	II		
<i>Phyllodoce aleutica</i>	II	V SD		
<i>Salix arctica</i>	II	V D		
<i>Loiseleuria procumbens</i>	II	IV	I	
<i>Geranium erianthum</i>		IV		
<i>Salix chamissonis</i>		IV		
<i>Carex hakkodensis</i>		IV		
<i>C. koraginensis</i>		IV		
<i>Diphasiastrum alpinum</i>		IV	III	
<i>Pinus pumila</i>			III	
<i>Lonicera caerulea</i>			IV	
<i>Festuca altaica</i>	I	I	III	
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>			III	
<i>Antennaria dioica</i>			III	
<i>Ophelia tetrapetala</i>			III	
<i>Solidago paramuschirensis</i>			III	
<i>Artemisia furcata</i>			III	III
<i>Salix reticulata</i>				V
<i>Diapensia obovata</i>				V
<i>Arctica nana</i>				V
<i>Campanula chamissonis</i>				IV

Окончание таблицы 45

Ярусы, виды	Ассоциации			
	<i>Vaccinietum empetrosum</i>	<i>V. cladinosum</i>	<i>V. empetroso- cladinosum</i>	<i>V. diapiensioso- lichenosum</i>
	Высота над уровнем моря, м			
	700–900	400–500	200–300	900–1000
<i>Carex ktausipali</i>				IV
<i>Bistorta vivipara</i>				IV
<i>Oxytropis revoluta</i>				IV
<i>Lloydia serotina</i>				IV
<i>Pedicularis lanata</i>				III
<i>P. amoena</i>				III
<i>P. capitata</i>				III
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>10–20</b>	<b>40–60</b>	<b>70–80</b>	<b>20–25</b>
<i>Cladina rangiferina</i>	V D	V D	V D	V D
<i>Cetraria laevigata</i>	V D	V D	V	
<i>Cladina arbuscula</i>	V D	II	II	V D
<i>Cladonia uncialis</i>	V D	III	V	
<i>Cladina mitis</i>	II	V D	IV	
<i>C. stellaris</i>	II	IV	V D	
<i>Cladonia</i> spp.	V	V	V	V
<i>Cetraria islandica</i>	V	III	III	V
<i>Pleurozium schreberi</i>		V	III	
<i>Sanionia uncinata</i>		V	III	
<i>Dicranum</i> spp.	II	V	IV	
<i>Racomitrium canescens</i>		IV		IV
<i>Stereocaulon paschale</i>			V	
<i>Cetraria cucullata</i>				V
<i>C. nivalis</i>				V
<i>Thamnolia vermicularis</i>				V
<i>Stereocaulon alpinum</i>				V
<i>Alectoria nigricans</i>				V
<i>A. ochroleuca</i>				V
<i>Polytrichastrum alpinum</i>				IV
<i>Cynodontium strumiferum</i>				IV

Примечание. D — доминант, SD — содоминант. Римскими цифрами обозначены классы константности.



Асс. *Vaccinietum uliginosii cladinosum* — лишайниково-голубичная (табл. 46). Сообщества ассоциации описаны на вулканических плато в окрестностях Курильского озера, на высотах 400–500 м над ур. моря. Приурочены к выровненным участкам склонов вулкана Ильинский, плоским вершинам гряд, пологим ложбинам. Характеризуются развитым лишайниковым ярусом (35–50%), в котором преобладают кустистые лишайники рода *Cladina*. Почвы грубогумусные слоисто-пепловые, подстилаемые вулканокластическими отложениями (пемзой, шлаком). Выражен кочкарный микрорельеф — кочки (40% площади) диаметром 50 см, высотой 20 см. Местами отмечены пятна обнаженного шлака (до 30% площади). В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 30–50%) преобладает *Vaccinium uliginosum*, часто обильны: *Empetrum nigrum*, *Sieversia pentapetala*, *Phyllodoce aleutica*, *Salix arctica*. С высокой константностью встречаются: *Diphasiastrum alpinum*, *Loiseleuria procumbens*, *Parageum calthifolium*, *Geranium erianthum*, *Salix chamissonis*, *Carex hakkodensis*, *C. koraginensis*. Отмечено единичное возобновление кедрового стланика (высотой 15 см). Хорошо развит мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие 40–60%), в котором преобладают лишайники (*Cladina rangiferina*, *C. mitis*, *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *Cladonia gracilis*, *C. bellidiflora*, *C. coccifera*, *C. pyxidata* и др.). Покрытие мхов не превышает 5–10%, встречаются: *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum majus*, *D. bonjeanii*, *Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*, *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Cynodontium strumiferum*, единично отмечены печеночные мхи.

Асс. *Vaccinietum uliginosii empetroso-cladinosum* — лишайниково-шикшево-голубичная. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 200–300 м над ур. моря, в поясе стлаников. Описаны в окрестностях Курильского озера (хр. Дикий Гребень, урочище Тундра Жареная). Отличаются от лишайниково-голубичных тундр меньшим флористическим разнообразием фитоценозов, отсутствием группы высокогорных видов, участием группы луговых и лесных мезофитов. В составе сообществ обычно присутствует возобновление кедрового стланика (высотой 20 см), единично отмечена жимолость (*Lonicera caerulea*). Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 25%) образован шикшей (*Empetrum nigrum*) — 10–15% и голубикой (*Vaccinium uliginosum*) — 5–7%, с высокой константностью участвуют: *Festuca altaica*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Artemisia furcata*, *Antennaria dioica*, *Diphasiastrum alpinum*, *Solidago paramuschirensis*. Единично отмечены: *Pyrola faurieana*, *Bistorta vivipara*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex hakkodensis*, *Loiseleuria procumbens*. Развита мощная лишайниковая ярус (покрытие 70–80%), доминирует *Cladina stellaris* (60–70%), участвуют: *C. rangiferina* (5%), *Stereocaulon paschale* (5%), *Cladina mitis*, *Cetraria laevigata*, *Cladonia uncialis*. Мхи отмечены единично. По нашему мнению, сообщества ассоциации являются длительнопроизводными, возникшими на месте кедровых стлаников, и существуют в стланиковом поясе благодаря периодическим вулканогенным (пожары, горячие пеплопады) либо

Таблица 46

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Vaccinietum uliginosii cladinosum*

Ярусы, виды	Номера описаний														С	Ср. покрыв- тие, %
	256	314	275	305	621	634	636	641	175	295	513	626	174	287		
<b>Кустарники, по- крытие, %</b>	<b>3</b>	<b>8</b>	<b>11</b>			<b>8</b>	<b>3</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>10</b>	<b>18</b>		<b>IV</b>	<b>7</b>
<i>Pinus pumila</i>										+					I	+
<i>Juniperus sibirica</i>								1	1						I	+
<i>Alnus kamtschatica</i>							1			1					I	+
<i>Salix pseudopen- tandra</i>	1	2	2									2-3	3		II	4
<i>Rhododendron aureum</i>			1			2		2			1				II	2
<b>Травяно-кустар- ничковый ярус, %</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>V</b>	<b>43</b>
<i>Vaccinium uligi- nosum</i>	3	3	3	2-3	1-2	1-2	2	2-3	2-3	2	1	2-3	2-3	3	V	17
<i>Empetrum nigrum</i>		1-2	1		1-2	2		3	1-2	2	1-2			2	IV	6
<i>Phyllodoce caerulea</i>	2	1-2	3	3-4	1-2	2	2-3	2	2-3	2-3	1-2	1-2	1-2	3	V	16
<i>Cassiope lycopo- dioides</i>	1	1-2	2	3-4		1-2	1-2	1-2	1-2	2	2-3	4		3	V	13
<i>Artemisia arctica</i>	1	1	1	2-3	2	1	2-3	2	2	1	1-2	+	2	2	V	8
<i>Carex koraginesis</i>	2-3		1-2	2	1-2	1-2	1	1-2		2	1-2			1	IV	7
<i>Saussurea pseudo- tilesii</i>	1-2	1	1	2	2-3	2	2	1-2	1-2	1			1	2	V	7
<i>Oxytropis revoluta</i>	1	1	1-2	2-3		1	1-2			1	2	2	1		IV	6
<i>Bistorta vivipara</i>	2	1	1	2	1		1			2			1	1-2	IV	3
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>	2			1				1-2	1-2				1	1	III	3
<i>Anemone narcissi- flora ssp. sibirica</i>	1	1	1-2	2		1	1	1		1		+			IV	3
<i>Salix arctica</i>					2-3	2-3	2-3	2-3	1	1-2	2-3			2	III	11
<i>Pedicularis verticillata</i>	1		2	1-2	1	1		1		1-2					III	3
<i>Festuca altaica</i>	1		1		1-2	1-2	+			1				1	III	2
<i>Diphasiastrum alpinum</i>				+		1	+			1	2		+		III	1
<i>Diapensia obovata</i>		1	1							1-2	1-2	1-2			II	3
<i>Agrostis kudoii</i>					1-2	1-2	1			1-2					II	3
<i>Juncus beringensis</i>	2			2			1			2	1-2			2	III	3
<i>Carex podocarpa</i>		2							2			1-2	1-2		II	3
<i>Loiseleuria procumbens</i>						2	1-2	3						2	II	3





Окончание таблицы 46

Ярусы, виды	Номера описаний														С	Ср. покрытие, %
	256	314	275	305	621	634	636	641	175	295	513	626	174	287		
<i>Peltigera aphthosa</i>				1-2			1								I	1
<i>Cladonia furcata</i>	1-2	1-2													I	2
<i>C. crispata</i>							2								I	1
<i>C. amaurocraea</i>							1-2								I	1
<i>C. ceratophora</i>								1							I	+
<i>Stereocaulon tomentosum</i>							1-2								I	1
<i>Cladonia coccifera</i>			2												I	1
<i>C. corneola</i>							1								I	+

Примечание. Для видов дано проективное покрытие в баллах: + — <1%, 1 — 1–5%, 2 — 5–10%, 3 — 10–25%, 4 — 25–50%, 5 — 50–75%, 6 — 75–100%.

антропогенным (рубки, пожары) воздействиям. При длительном отсутствии экзогенных влияний сообщества постепенно сменяются кустарничково-зеленомошными кедровостланиками.

Асс. *Vaccinietum uliginosii diapensioso-lichenosum* — лишайниково-диапенсиево-голубичная. Диагностическими признаками ассоциации являются отсутствие шикши *Empetrum nigrum* и видов субальпийского мезофильного разнотравья. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают: *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Salix reticulata*, *Diapensia obovata*. С высокой константностью встречаются: *Campanula chamissonis*, *Artemisia furcata*, *Carex ktausipali*, *Bistorta vivipara*, *Oxytropis revoluta*, *Lloydia serotina*, *Arctericia nana*, *Pedicularis lanata*, *P. amoena*, *P. capitata* и др. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 25–50%) образован кустистыми лишайниками (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*), константны также *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Asachinea chrysantha*, *Cladonia bellidiflora*, *C. coccifera*. Из мхов обычны: *Polytrichastrum alpinum*, *Racomitrium canescens*, встречается *Synodontium strumiferum*. Сообщества ассоциации преобладают на высотах 900–1000 м и обычно приурочены к каменистым субстратам (каменистость местообитаний достигает 20–50%).

В формировании сообществ ассоциации в южных приморских районах полуострова участвует *Alnus kamtschatica*. Здесь ольховник находится на верхнем пределе своего распространения и образует низкорослые (15–20 см) разреженные куртинки диаметром 35–50 см. На высотах более 900 м над уровнем моря ольховник имеет шпалерную форму роста, а на высотах около 1000 м практически исчезает (Нешатаева, 2002а).

Формация *Dryadeta punctatae* — дриады точечной

Асс. *Dryadetum punctatae lichenosum* — лишайниково-дриадовая (табл. 47).

Распространение. Сообщества ассоциации широко распространены в высокогорьях Восточной и Центральной Камчатки и Срединного хр. Они встречаются на высотах от 700 м над ур. моря (на приокеанических полуостровах со сниженной высотной поясностью растительности) до верхнего предела распространения растительности, который в Ключевской группе вулканов находится на высотах 1700–1750 м над ур. моря. Наиболее широко сообщества формации распространены на высотах около 1000 м над ур. моря (на Восточной Камчатке) и на высотах 1200–1300 м (Ключевская группа вулканов).

Синэкология. Приурочены к каменистым и щебнистым склонам, встречаются также на пологих и выпуклых формах мезорельефа, подверженных постоянному воздействию ветров и морозному выветриванию. Местообитания сухие, бесснежные или крайне малоснежные, каменистые, со скелетными маломощными почвами. В вулканических районах сообщества ассоциации обычно приурочены к участкам с близким подстиланием или выходами старых вулканических лав и лавовым останцам.

Синморфология. Наиболее характерными видами сообществ ассоциации являются *Diapensia obovata* и *Dryas punctata*. С высокой константностью встречаются также *Bryanthus gmelinii*, *Cassiope lycopodioides*, *Hierochloë alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Tofieldia coccinea*, *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*, *Oxytropis revoluta*, *O. pumilio* и др. Вертикальная структура одноярусная. Основной фон создают низкорослые кустарнички, высота которых не превышает 3–5 см. Они прижаты к поверхности почвы и чередуются с дернинками мхов, синузиями лишайников, пятнами голого грунта, щебнем и выходами камней или лав. Общее проективное покрытие растительности обычно не превышает 40–50%. Для сообществ ассоциации характерно значительное участие эпигейных макролишайников (*Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Thamniolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale* и др.). Из мхов (общее покрытие 10–20%) встречаются: *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum piliferum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ditrichum flexicaule*, *Conostomum tetragonum*, *Loeskyrnum badium*, *Sanionia uncinata* и др. (Нешатаева, Вяткина и др., 2006). Микрорельеф выражен слабо и преимущественно образован подушками диапенсии, выходами камней и пятнами голого грунта, имеющими криогенный характер.

Формация *Phyllodoce caeruleae* — филлодоце голубой

Сообщества формации приурочены к хорошо дренированным многоснежным местообитаниям, часто к щебнистым склонам узких долин горных ручьев, присклоновым западинам и ложбинам. В сомкнутом (75–80%) травяно-кустарничковом ярусе доминирует филлодоце голубая (*Phyllodoce caerulea*), обилён рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*). Константны также ивки (*Salix shamis*

Таблица 47

Геоботаническая характеристика сообществ асс. *Dryadetum punctatae lichenosum*

Ярусы, виды	Номера описаний					С	Ср. по- крытие, %
	517	539	603	231	909		
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>60</b>	<b>V</b>	<b>44</b>
<i>Dryas punctata</i>	3-4	2-3	3	3	4	V	22
<i>Oxytropis pumilio</i>		1-2	1-2	2	3	IV	7
<i>Loiseleuria procumbens</i>	1-2	2	3	1		IV	7
<i>Agrostis kudoii</i>	2	1		+	+	IV	2
<i>Carex koraginensis</i>	1-2		1-2	+	+	IV	2
<i>Oxytropis revoluta</i>	2	1-2		+	+	III	3
<i>Festuca rubra</i>	1-2			+	1-2	III	2
<i>Hierochloë alpina</i>	1-2		1		+	III	2
<i>Castilleja pallida</i>	1			+	+	III	1
<i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>vulcanorum</i>		3	3			II	7
<i>Salix arctica</i>		2	2			II	3
<i>Oxytropis exserta</i>	1		2			II	2
<i>Cassiope lycopodioides</i>		1-2	1-2			II	2
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>	1-2	1				II	2
<i>Empetrum nigrum</i>			1-2	1		II	2
<i>Artemisia furcata</i>				+	2	II	2
<i>Diapensia obovata</i>			2	+		II	2
<i>Salix reticulata</i>		2		+		II	2
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	2				+	II	2
<i>Rhododendron aureum</i>	1	1				II	1
<i>Aster sibiricus</i>	1				1	II	1
<i>Pulsatilla nuttalliana</i>				1	1	II	1
<i>Artemisia glomerata</i>	1				+	II	1
<i>Bryanthus gmelinii</i>	1			+		II	1
<i>Minuartia arctica</i>		1			+	II	1
<i>Pedicularis verticillata</i>			1		+	II	1
<i>Androsace capitata</i>				+	+	II	+
<i>Bromopsis pumpelliana</i>				+	+	II	+
<i>Erigeron thunbergii</i>				+	+	II	+
<i>Lloydia serotina</i>				+	+	II	+
<i>Potentilla vulcanicola</i>				+	+	II	+
<i>Sanguisorba officinalis</i>				+	+	II	+
<i>Artemisia arctica</i>	2					I	2
<i>Leontopodium kamtschaticum</i>					2	I	2
<i>Saxifraga cherlerioides</i>	2					I	2
<i>Festuca altaica</i>	1-2					I	1
<i>Leymus interior</i>	1-2					I	1
<i>Salix tschuktschorum</i>	1-2					I	1
<i>Tofieldia coccinea</i>			1-2			I	1
<i>Salix sphenophylla</i>					1	I	1
<i>Antennaria dioica</i>	1					I	1

Окончание таблицы 47

Ярусы, виды	Номера описаний					С	Ср. покрытие, %
	517	539	603	231	909		
<i>Kobresia myosuroides</i>					1	I	1
<i>Oxytropis kamtschatica</i>					1	I	1
<i>Campanula lasiocarpa</i>	1					I	1
<i>Carex melanocarpa</i>		1				I	1
<i>Oxytropis ochotensis</i>				1		I	1
<i>Phyllodoce caerulea</i>	1					I	1
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>					+	I	+
<i>Carex rupestris</i>					+	I	+
<i>Arctous alpina</i>				+		I	+
<i>Bistorta vivipara</i>					+	I	+
<i>Crepis chrysantha</i>					+	I	+
<i>Pedicularis lanata</i>				+		I	+
<i>Saxifraga funstonii</i>					+	I	+
<i>Silene repens</i>					+	I	+
<i>Senecio tundricola</i>					+	I	+
<b>Мхи, покрытие, %</b>	<b>1</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>3</b>	<b>10</b>	<b>IV</b>	<b>11</b>
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+		2	+	1	III	2
<i>R. canescens</i>				1	1	II	1
<i>Polytrichum piliferum</i>				+	1	II	1
<i>P. alpinum</i>	+				1	II	1
<i>Dicranum scoparium</i>		2				I	1
<i>D. spadiceum</i>				+		I	+
<i>Drepanocladus badius</i>					+	I	+
<i>Ptilidium ciliare</i>				+		I	+
<b>Лишайники, покрытие, %</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>20</b>	<b>5</b>	<b>V</b>	<b>37</b>
<i>Stereocaulon alpinum</i>	2–3	2	3	1		IV	8
<i>Cetraria nivalis</i>		1–2	3	2	1	IV	7
<i>Thamnolia vermicularis</i>		1	2	2	1	IV	4
<i>Cladina arbuscula</i>	1–2	2		1		III	3
<i>Cetraria cucullata</i>			1	2	1	III	3
<i>C. islandica</i>	1–2	1–2				II	2
<i>C. laevigata</i>	1			1		II	1
<i>Bryocaulon divergens</i>				+	+	II	+
<i>Bryoria nitida</i>				+	+	II	+
<i>Cetraria nigricans</i>			2			I	2
<i>Alectoria nigricans</i>			1–2			I	1
<i>Cladonia gracilis</i>	1–2					I	1
<i>Alectoria ochroleuca</i>			1			I	1
<i>Asachinea chrysantha</i>				1		I	1
<i>Peltigera scabrosa</i>	1					I	1
<i>Cladonia uncialis</i>				+		I	+
<i>Ochrolechia frigida</i>					+	I	+

Примечание. Для видов дано проективное покрытие (в баллах): + — <1%, 1 — 1–5%, 2 — 5–10%, 3 — 10–25%, 4 — 25–50%, 5 — 50–75%, 6 — 75–100%.



*sonis*, *S. reticulata*), голубика, шикша и виды тундрового мезофильного разнотравья, характерные и для субальпийских и альпийских лужаек: *Mertensia pubescens*, *Luzula multiflora*, *Juncus beringensis*, *Parnassia palustris*, *Rhodiola rosea*, *Pedicularis verticillata*, *Hedysarum hedysaroides*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Poa malacantha*, *Astragalus alpinus* и др. Мохово-лишайниковый ярус обычно разрежен, встречаются: *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Climacium dendroides* и другие виды зеленых мхов-мезофитов. Лишайники представлены единично, характерны виды рода *Peltigera* (*P. rufescens*, *P. didactyla*, *P. leucophlebia*, *P. aphtosa*, *P. scabrosa*, *P. malacea*), *Cetraria islandica*, *Lobaria linita* и др. (Нешатаева, Вяткина и др., 2005, 2006).

Формация *Rhododendreta aurei* — рододендрона золотистого

Сообщества формации экологически и флористически довольно близки к филлодоцевым тундрам и приурочены преимущественно к хионофильным местообитаниям. Они встречаются на высотах 1000–1300 м, на пологих подветренных склонах, где скапливается снег, и в западинах. Отмечены на склонах в долины ручьев. В травяно-кустарничковом ярусе обилён вечнозеленый кустарник *Rhododendron aureum* (покрытие до 60%), достигающий здесь высоты 25 см и не образующий собственно кустарничкового яруса. Из низких и простратных кустарников отмечены также *Betula exilis*, *Salix arctica*, *S. shamissonis*, *S. reticulata*. Из кустарничков встречаются: *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, достигающие высоты 20 см. С высоким покрытием отмечены виды мезофильного тундрового разнотравья: *Hedysarum hedysaroides*, *Mertensia pubescens*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Valeriana capitata*, *Juncus beringensis*, *Poa malacantha* и др. Мохово-лишайниковый ярус разрежен (до 10%) и образован: *Brachythecium reflexum*, *B. starkei*, *Polytrichum juniperinum*, *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides* и др. Лишайники отмечены единично.

Группа формаций *Salicetosum arctici* — ивковые кустарничковые тундры.

Группа объединяет формации *Saliceta reticulatae*, *S. chamissonis*, *S. sphenophyllae*, *S. arctici* — ивковые тундры с преобладанием ивы сетчатой, ивы Шамиссо, ивы клинолистной и ивы арктической. Сообщества группы формаций характеризуются высоким обилием карликовых ив (*Salix arctica*, *S. reticulata*, *S. chamissonis*, *S. sphenophylla*), имеющих, как правило, простратную или шпалерную форму роста. Их высота обычно не превышает 15–25 см, поэтому самостоятельного яруса кустарниковые ивы здесь не образуют, а входят в состав травяно-кустарничкового яруса, в отличие от ивы параллельножилковой (*Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*), которая имеет высоту до 1 м и кустарниковую форму роста и образует кустарниковые сообщества на высотах 900–1000 м над ур. моря. Сообщества группы формаций обычно приурочены к выровненным участкам горных плато, пологим склонам или плоским западинам. В пределах формации можно выделить 4 ассоциации, отличающиеся по составу и соотношению видов и по особенностям экологической приуроченности.

Асс. *Salicetum arcticum vaccinioso-lichenosum* — лишайниково-голубично-ивковая (табл. 48). Сообщества ассоциации описаны в Ключевской группе вулканов на высотах 1200–1300 м. (Нешатаева, Вяткина и др., 2006). Приурочены к хорошо дренированным склонам западной и юго-западной экспозиций и крутизной 10–12°. Для них характерен выраженный бугорковатый микрорельеф: бугорки (60–70%) высотой 15 см и диаметром около 50 см и микропонижения (30–40%). Отмечены неглубокие зоогенные «канавки» шириной 30 см, длиной до 10 м — ходы сусликов-евражек (5%). В травяно-кустарничковом ярусе (40%) доминирует *Salix reticulata* (20%), встречаются: *S. chamissonis* (7–10%) и *S. sphenophylla* (1%). С высоким покрытием отмечена голубика вулканическая (*Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*) (10%). Из кустарничков встречаются также *V. minus* (2%), *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*, *Dryas punctata*. Из трав обильна осока *Carex kamtschatica* (3%), отмечены: *Festuca altaica* (2%), *Calamagrostis sesquiflora*, *Hierochloë alpina*, *Hedysarum hedysaroides*, *Pedicularis capitata*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (70%) доминируют лишайники (50%). Среди них преобладает *Stereocaulon alpinum* (30%), обильны: *Cladonia arbuscula*, *C. uncialis*, *Lobaria linita*, *Cetraria laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Peltigera leucophlebia*, *Thamnolia vermicularis* и др. Из мхов (15%) наиболее обильны: *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (5%), *Dicranum elongatum* (3%), *D. majus* (2%), *Aulacomnium turgidum* (3%), *Sanionia uncinata* (3%). Встречаются также: *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi* и др.

Асс. *Salicetum reticulatae-chamissonis vaccinioso-hylocomiosum* — мохово-голубично-ивковая. Сообщества ассоциации описаны на верхнем плато Ключевского дола, отмечены на высотах 1250–1300 м на склонах западной экспозиции небольшой крутизны (5–10°). Приурочены к хорошо увлажненным местообитаниям слабопроточного режима. Микрорельеф мелкокочковатый, отмечены моховые кочки (60%) высотой около 13 см, диаметром 40 см и междучочия (40%). Почва слоисто-пепловая торфянистая на многолетней мерзлоте. Глубина залегания мерзлоты 65 см. В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) преобладают карликовые ивы и кустарнички. Из них наиболее обильны: *Salix shamissonis* (25%), *S. reticulata* (15%) и голубика вулканическая (10%). Обычны также злаки: *Festuca altaica* (3%), *Calamagrostis sesquiflora* (1%), осоки (*Carex kamtschatica*, *C. koraginensis*) и травянистые психромезофиты: *Artemisia arctica* (1%), *Hedysarum hedysaroides* (1%), *Tilingia ajanensis*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Erigeron thundbergii* и др. Общее покрытие мхов 75%, из них наиболее обильны: *Aulacomnium palustre* (40%), *Hylocomium splendens* (15%), *Polytrichum juniperinum* (5%), *Dicranum majus* (5%), *D. acutifolium* (3%), отмечены также *Racomitrium lanuginosum* (1%), *R. canescens* (1%), *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichastrum alpinum* и др. Покрытие лишайников 15–20%, среди них преобладают: *Lobaria linita* (5%), *Peltigera leuco-*

Таблица 48

Геоботаническая характеристика сообществ  
асс. *Salicetum arcticum vaccinioso-lichenosum*

Ярусы, виды	Номера описаний											С	Ср. покрытие, %
	606	667	670	184	533	112	609	630	197	607	510		
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>30</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>45</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>V</b>	<b>35</b>
<i>Salix arctica</i>	3	2-3	3-4	3	1	2-3	3	2-3	2	2-3	1-2	V	13
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1-2	3-4	3	1-2		3	2	2	2-3	2		V	10
<i>Phyllodoce caerulea</i>	2-3	2	2	1-2	2-3	1	1	2	3			V	7
<i>Cassiope lycopodioides</i>		2	2	2	1	1	2		2	2	1	V	5
<i>Loiseleuria procumbens</i>	2-3			1	2	2	1			2	1-2	IV	4
<i>Oxytropis revoluta</i>	2			1-2		2	2-3		1	1	2	IV	4
<i>Artemisia arctica</i>	1-2	2	1-2	1-2	2	+		1	2			IV	4
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	2	2-3	1-2	1-2		+			1	1		IV	3
<i>Empetrum nigrum</i>		3	3			1		1-2			1	III	4
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>		1-2	1	1	1						1	III	2
<i>Diapensia obovata</i>									2-3	2	3	II	3
<i>Carex podocarpa</i>					3				2		1-2	II	3
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>			+	3	2		1					II	3
<i>Pedicularis verticillata</i>	2		1-2		1					1		II	2
<i>Juncus beringensis</i>		1				2	1-2		1			II	2
<i>Carex koraginensis</i>			1-2	1-2				1-2		1		II	2
<i>Diphysastrum alpinum</i>	1	1-2			1		1					II	1
<i>Gentiana glauca</i>	1			1	+				1			II	1
<i>Hierochloë alpina</i>	1		1							1		II	1
<i>Lagotis glauca</i>				1				1	1			II	1
<i>Artemisia glomerata</i>	1					1				1		II	1
<i>Racomitrium lanuginosum</i>						1-2				1-2		I	1
<i>Poa arctica</i>						1		1-2				I	1
<i>Bryanthus gmelinii</i>					2							I	1
<i>Campanula lasiocarpa</i>	1									1		I	1
<i>Pedicularis oederi</i>							1-2					I	+
<i>Primula cuneifolia</i>					+				1			I	+
<i>Bistorta vivipara</i>				1								I	+
<i>Calamagrostis deschampsoides</i>								1				I	+
<i>Equisetum pratense</i>								1				I	+
<i>Castilleja pallida</i>	1											I	+
<i>Trisetum spicatum</i>								1				I	+
<i>Luzula wahlenbergii</i>							1					I	+

Окончание таблицы 48

Ярусы, виды	Номера описаний											С	Ср. покрытие, %
	606	667	670	184	533	112	609	630	197	607	510		
<i>Antennaria dioica</i>	1											I	+
<i>Lloydia serotina</i>									1			I	+
<i>Saxifraga nelsoniana</i>				1								I	+
<i>Luzula multiflora</i>					+							I	+
<i>Tofieldia coccinea</i>						+						I	+
<i>Parrya nudicaulis</i>									+			I	+
<i>Rhododendron aureum</i>											+	I	+
<b>Мхи, покрытие, %</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>10</b>		<b>10</b>	<b>10</b>		<b>5</b>		<b>5</b>		<b>IV</b>	<b>21</b>
<i>Dicranum scoparium</i>										1–2		I	+
<i>Pleurozium schreberi</i>		2	2									I	1
<i>Dicranum majus</i>							2					I	1
<i>Aulacomnium palustre</i>					2							I	1
<i>Dicranum spadiceum</i>	2											I	1
<i>Sanionia uncinata</i>						1–2						I	+
<b>Лишайники, покрытие, %</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>10</b>	<b>7</b>	<b>15</b>	<b>25</b>	<b>30</b>	<b>V</b>	<b>21</b>
<i>Cladina arbuscula</i>	2	2	2	1	1–2	2	2	2	2	3	2–3	V	7
<i>Cetraria islandica</i>	1	2		1	1	2	2	1	2	1	2–3	IV	4
<i>Stereocaulon paschale</i>	1			1	2	2	1			1		III	2
<i>Thamnia vermicularis</i>	+		2			1	1			+		III	1
<i>Cladina rangiferina</i>	1			1	2					1–2		II	2
<i>Cladonia gracilis</i>	+				1–2						2	II	1
<i>Cetraria nivalis</i>											2–3	I	1
<i>C. delisei</i>						2						I	1
<i>Cladonia ectocyna</i>					1–2							I	+
<i>C. furcata</i>									1–2			I	+
<i>C. ceratophora</i>									1–2			I	+
<i>Cetraria nigricans</i>										1–2		I	+
<i>Cladina stellaris</i>							1					I	+
<i>Cladonia uncialis</i>										1		I	+
<i>Peltigera aphthosa</i>					+							I	+

Примечание. Для видов дано проективное покрытие (в баллах): + — <1%, 1 — 1–5%, 2 — 5–10%, 3 — 10–25%, 4 — 25–50%, 5 — 50–75%, 6 — 75–100%.

*phlebia* (3%), *P. aphtosa* (1%), *Stereocaulon alpinum* (3%), *Thamnia vermicularis* (2%) (Нешатаева, Вяткина и др., 2006).

Асс. *Salicetum reticulatae caricoso kamtschaticae-hypnosum* — осоково-гипново-ивковая. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 1200–1300 м, опи-

саны на территории природного парка «Ключевская группа вулканов» (Нешатаева, Вяткина и др., 2005, 2006). Приурочены к ровным участкам вулканических плато и слабополгим склонам, крутизна которых не превышает 2–3°. Местобитания характеризуются мелкобугорковым микрорельефом, почвы слоисто-пепловые торфянисто-глеевые, подстилаемые многолетней мерзлотой (глубина залегания мерзлоты 50 см). В летний период, вследствие постепенного оттаивания мерзлоты, характерно постоянное грунтовое слабопроточное увлажнение. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Salix reticulata* (20%) и *Carex kamtschatica* (20%), обильны: *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* (3%), *Thalictrum alpinum* (3%), *Vaccinium minus* (1%), *Hedysarum hedysaroides* (1%). Сообщества ассоциации характеризуются выраженной горизонтальной и вертикальной структурой. На бугорках и грядах отмечены карликовые ивы (*Salix reticulata*, *S. arctica*, *S. chamissonis*, *S. pulchra*), кустарнички (*Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*, *V. minus*, *Cassiope lycopodioides*), осоки (*Carex kamtschatica*, *C. saxatilis*, *C. gynocrates*, *C. koraginensis*), виды тундрового разнотравья (*Thalictrum alpinum*, *Oxytropis ochotensis*, *Pedicularis lanata*). По краям и склонам бугорков и гряд встречены осоки, ивы, *Pedicularis sudetica*, *Erigeron thundbergii*, *Senecio tundricola*, *Valeriana capitata*, *Parnassia palustris*. В микропонижениях отмечены осоки, *Eriophorum polystachyon*, *Lagotis glauca*, *Bistorta vivipara*. В пределах травяно-кустарничкового яруса выражены два подъяруса. 1-й подъярус высотой 20–25 см образуют злаки (*Festuca altaica*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Poa malacantha*, *Hierochloë alpina*), осоковые (*Kobresia myosuroides*, *Carex koraginensis*, *C. kamtschatica*), мытники (*Pedicularis sudetica*, *P. lanata*), *Saussurea pseudo-tilesii*, *Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis ochotensis*, *Parnassia palustris*, *Valeriana capitata*. 2-й подъярус (7–8 см) образован карликовыми ивами, голубикой вулканической, василистником альпийским и остролодочником перевернутым (*Oxytropis revoluta*). В мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи (60%). Среди мхов обильны: *Tomentypnum nitens* (20%), *Dicranum acutifolium* (10%), *D. bonjeanii* (1%), *Aulacomnium palustre* (7%), *A. turgidum* (5%), *Hylocomium splendens* (5%), *Ptilidium ciliare* (5%), *Meesia uliginosa* (5%), *Ditrichum flexicaule* (3%), *Loeskyupnum badium* (3%), *Limprichtia revolvens* (3%), *Bryum* sp. (3%) и др. Лишайники отмечены единично (менее 1%). На пятнах обнаженного влажного грунта встречаются колонии водорослей (*Nostoc* sp.).

Асс. ***Salicetum chamissonis hylocomiosum*** — гипново-ивковая. Сообщества ассоциации приурочены к нивальным местобитаниям. Встречаются на высотах 1200–1300 м в плоских наклонных ложбинах, где накапливается и долго задерживается снег. Описаны в Ключевской группе вулканов, на перевале с Ключевского дола в верховья р. Козыревская (Нешатаева, Вяткина и др., 2006). Микрорельеф кочковатый, высота кочек 20 см, кочки моховые, занимают 10% площади фитоценоза. Межкочия глубиной 20 см составляют 5%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Salix chamissonis* (35%), встречаются: *S. reticulata* (3%), *Vaccinium minus* (5%), *Rhododendron aureum*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope lycopo-*

*dioides*. Из трав обильны: *Carex kamtschatica* (10%), *C. koraginensis* (3%), *Festuca altaica* (5%), *Hedysarum hedysaroides* (3%). Встречаются также *Juncus beringensis*, *Valeriana capitata*, *Parnassia palustris*, *Bistorta vivipara*, *Poa platyantha* и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи (80%), среди них доминирует *Aulacomnium palustre* (75%), отмечены: *Dicranum majus* var. *orthophyllum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum warnstorffii* и др. Общее покрытие лишайников — 10%, из них наиболее обильны: *Peltigera leucophlebia* (5%), *P. didactyla* (3%), *P. malacea* (2%).

Класс формаций ***Cladonietosa*** — арктобореальные и высокогорные лишайниковые тундры и пустоши

К этому классу формаций относятся сообщества двух групп формаций: группы арктобореальных кустистых кладониевых (ягельных) тундр и группы арктических и арктовысокогорных (алекториевых, стереокаулоновых и цетрариевых) лишайниковых тундр. Сообщества лишайниковых тундр обычно встречаются на крутых, обдуваемых склонах гор, на высотах более 1400–1500 м над уровнем моря (вулканы Кроноцкий, Крашенинникова, Ушковский и др.). Сообщества арктовысокогорных лишайниковых тундр занимают небольшие площади в горах Камчатки, встречаясь на верхнем пределе растительности. Они приурочены к примитивным щебнистым и каменистым почвам с малым количеством мелкозема, часто выражены криогенные хрящевато-каменистые «медальоны» либо солифлюкционные «ступени», практически лишённые растительности и занимающие до 75–80% площади. Многолетняя мерзлота в конце лета залегает на глубине около 40–50 см. Проективное покрытие лишайников и кустарничков обычно не превышает 20–25%. Среди лишайников преобладают: *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Asahinea chrysantha*, *Cetraria nivalis*, *Cornicularia divergens*, *Thamnolia vermicularis* и др. Сосудистые растения встречаются разреженно, не имеют значительного покрытия в сообществах. Здесь произрастают простратные кустарнички: *Diapensia obovata*, *Dryas punctata*, *Cassiope lycopodioides*, *Loiseleuria procumbens*, *Salix erythrocarpa*, *S. arctica*, *S. reticulata*, *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* и др. Из трав константны: *Oxytropis pumilio*, *O. revoluta*, *Minuartia arctica*, *M. verna*, *Novosieversia glacialis* и др. На солифлюкционных медальонах единично отмечены: *Gentiana algida*, *Saxifraga nivalis*, *S. purpurascens*, *S. serpyllifolia*, *Lagotis glauca*, *Oxygraphis glacialis* (Нешатаева, Вяткина и др., 2005, 2006).

Лихенофлора горных тундр довольно разнообразна и включает более 130 видов, обитающих преимущественно на почве (более 80 видов) и каменистом субстрате (более 50 видов). Около 20 видов отмечено на веточках тундровых кустарников: *Betula exilis*, *Rhododendron aureum*, *Salix* spp. (в основном *S. pulchra*) и на *Vaccinium uliginosum*. Три вида лишайников встречаются на старых оленьих рогах, из них наиболее обычна *Lecanora dispersa*. К числу паразитов относятся лишайники: *Epilichen scabrosus* (на *Baeomyces placophyllus*), *Carbonea vitellinaria* (на *Candelariella vitellina*) и часто встречающийся на видах рода *Peltigera* лихено-

фильный гриб *Illosporium carneum*. Видовое разнообразие лишайников на пробных площадях значительно варьирует (от 4 до 60 видов и более) и зависит от высоты над уровнем моря, степени увлажнения, особенностей фитоценоза и наличия доступных лишайникам субстратов (Нешатаева, Вяткина и др., 2006).

В пределах высотного ряда от 1000 до 1600 м над ур. моря прослежено изменение видового состава лишайнофлоры. На высотах 1000–1100 м отмечено менее 60 видов лишайников, в пределах 1100–1200 м — более 70 видов. Наиболее богаты тундры высотного интервала 1200–1300 м, где выявлено более 90 видов. При дальнейшем увеличении абсолютной высоты разнообразие видов лишайников уменьшается. Так, на высотах 1300–1400 м встречено более 80 видов, тогда как на высотах 1500–1600 м — менее 60 (Нешатаева, Вяткина и др., 2005). Подобная закономерность прослеживается и при рассмотрении в пределах высотного ряда разнообразия эпигейных или эпилитных лишайников. В то же время эпифиты на кустарничках встречаются практически только на высотах до 1100 м. Среди напочвенных лишайников можно выделить лишь немногие виды, явно тяготеющие к нижней части обследованного высотного ряда: *Cladonia scabriuscula*, *C. stygia*, *C. subfurcata*, *Peltigera neopolydactyla* и *Stereocaulon paschale*. Выявлена также группа видов, тяготеющих к верхней части высотного ряда: *Baeomyces rufus*, *Cladonia cervicornis*, *Dibaeis baeomyces*, *Solorina crocea*, *Stereocaulon saviczii*, *S. symphycheilum*. Эти виды обычно приурочены к криогенным пятнам обнаженного грунта, распространенным на больших высотах. Около 15 видов отмечено на высотах 1100–1400 м: *Cetraria kamezatica*, *C. muricata*, *Cladonia squamosa*, *C. uliginosa*, *Nephroma expallidum*, *Ochrolechia frigida*, *Peltigera lepidophora* и др. Большинство видов приуроченности к высотным интервалам не имеет. Среди видов, встречающихся на всех высотах (от 1000 до 1600 м), наиболее обычны: *Alectoria nigricans*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. furcata*, *C. gracilis* ssp. *vulnerata*, *C. macroceras*, *C. pyxidata*, *C. uncialis* ssp. *biuncialis*, *Dactylina arctica*, *Psoroma hypnorum*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnolia vermicularis* var. *vermicularis* и большинство видов рода *Peltigera* (Нешатаева, Вяткина и др., 2006).

Наибольшее число видов лишайников (более 100) встречается в напочвенном покрове и на каменистых субстратах сухих местообитаний. Только на почве здесь отмечено более 70 видов. Исключительно в каменистых кустарничково-лишайниковых тундрах найдены виды, приуроченные преимущественно к криогенным пятнам: *Baeomyces placophyllus*, *B. rufus*, *Cetraria kamezatica*, *C. muricata*, *C. nigricans*, *Pannaria pezizoides*, *Solorina crocea*, *Trapeliopsis granulosa*, некоторые виды рода *Stereocaulon*. В местообитаниях среднего увлажнения (кустарничково-моховые тундры) и избыточно увлажненных (осоково-кустарничково-моховые тундры) видовой состав лишайников менее разнообразен — в каждом из этих типов местообитаний выявлено около 60 видов, в том числе до 50 видов — на почве. Из них специфичны: *Cladonia cyanipes*, *C. scabriuscula*, *C. stygia*, *C. subfurcata*, *Peltigera neopolydactyla* и *Stereocaulon paschale*. Наименьшее число видов характер-

но для нивальных сообществ многоснежных местообитаний, где встречено около 30 широко распространенных видов, из которых более 20 — на почве. Во всех типах тундровых местообитаний отмечены: *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. gracilis* ssp. *vulnerata*, *C. uncialis* ssp. *biuncialis*, *Dactylina arctica*, *Lobaria linita*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnotia vermicularis* var. *vermicularis* и большинство видов рода *Peltigera* (Нешатаева, Вяткина и др., 2005, 2006).

#### 4.5.3. Закономерности высотного размещения тундровых сообществ

На различных абсолютных высотах над уровнем моря в зависимости от температуры, степени увлажнения, особенностей снегового режима, глубины залегания многолетней мерзлоты, экспозиции и крутизны склона и др. формируются различные типы местообитаний тундровых сообществ (табл. 49). На высотах более 1500 м значительные площади заняты ледниками, снежниками-перелетками, а также скалами и осыпями, лишенными сомкнутой растительности, где преобладают эпилитные лишайники и встречаются лишь единичные особи сосудистых растений-криофитов.

В большинстве районов полуострова в пределах горно-тундрового пояса господствующими являются кустарничковые сообщества. В нижней полосе горно-тундрового пояса, граничащей с поясом стлаников, распространены голубичные и шикшево-голубичные тундры. В средней полосе преобладают ивковые тундры, а на верхнем пределе тундровой растительности встречаются сообщества дриадово-диапенсиевых и лишайниковых тундр. При этом в различных районах Камчатки границы высотных поясов, подпоясов и полос будут заметно отличаться. Закономерности распределения тундровых сообществ заметно меняются от обширных полуостровов, сильно вдающихся в океан (полуострова Кроноцкий, Камчатского Мыса, Озерной), до водораздельных вершин Восточного хребта, что связано с изменением климатических условий при продвижении от Тихого океана в глубь полуострова.

На восточном побережье Камчатки (Кроноцкий заповедник) тундровые сообщества довольно разнообразны. Они занимают значительные площади в горно-тундровом высотном поясе растительности, расположенном на высотах 700–1100 м (между стланиковым поясом и поясом холодных гольцовых пустынь). Наибольшие абсолютные высоты (1100–1200 м) и хионофобные местообитания занимают лишайниковые и дриадово-диапенсиевые тундры. К средним высотам (800–1000) м приурочены голубичные и ивковые тундры. На нижней границе горно-тундрового пояса (600–800 м) распространены голубично-шикшевые, арктоусовые и ерниковые тундры. К наиболее многоснежным местообитаниям на различных высотах (от 600 до 1100 м) приурочены хионофильные сообщества филодоцевых и рододендроновых тундр (Нешатаев, Храмцов, 1994).

В приокеанических районах высотные границы горных тундр значительно снижены. Например, на полуострове Кроноцкий существенно сужена полоса гор-



Таблица 49

## Ординация сообществ тундрового пояса в осях нивальности и степени дренажа

С У-Д	Под-пояс	Ступени нивальности местообитаний					
		хионофобные	умеренно нивальные	субнивные	нивные	крайне нивальные	
Сильно-дренированные	И	<i>Alectorieta ochroleuca</i>	<i>Kobresietum cladinosum</i>				
		<i>Cetrarieta nivalis</i> <i>Stereoscauleta alpini</i> <i>Dryadetum punctatae lichenosum</i>					
Нормально-дренированные	Ш-Г	<i>Cladineta</i> <i>Vaccinietum uliginosii diapensioso-lichenosum</i> <i>Arctoaetum alpinii cladinoso-fruticulosum</i>	<i>Kobresietum saussureosum</i>				
		<i>Salicetum arcticum vaccinoso-lichenosum</i> <i>Salicetum reticulatae-shamissonis vaccinoso-lichenosum</i> <i>Vaccinietum uliginosii cladinosum</i> <i>Vaccinietum uliginosii empetroso-cladinosum</i> <i>Arctoaetum alpinii herboso-fruticulosum</i>	<i>Salicetum reticulatae-shamissonis vaccinoso-hylocomiosum</i>				
Недостаточно и слабо-дренированные	Ш-Г			<i>Rhododendreta aurei</i> <i>Parageetum geraniiosum</i>	<i>Parageetum rhododendrosium kamtschaticae</i>	<i>Parageetum sibalidosum nivalis</i>	
				<i>Salicetum reticulatae caricoso kamtschaticae-hyponosum</i>		<i>Hypneta</i>	
С проточным увлажнением	Ш-Г				<i>Phylloceta caerulea</i>	<i>Hypneta</i>	
					<i>Juncetum beringensis salicosum chamissonis</i> <i>Juncetum beringensis caricosum hakkodensis</i>		

Примечание. С У-Д — ступени увлажнения-дренажа, И — полоса ивковых тундр, Ш-Г — шикшово-голубичных тундр.

ных тундр, идущих от вершин прибрежных уступов, где они встречаются уже на небольших высотах (200–300 м), чередуясь с сообществами ольхового стланика, и доходят до края ледников ледникового узла, расположенного в районе гор Алней и Отдельная, где языки ледников спускаются до высот 800–900 м. В районах горных систем Восточного хребта (хребты Валагинский, Тумрок) кедровые и ольховые стланики поднимаются довольно высоко, чередуясь с участками голубично-шикшевых и лишайниково-кустарничковых тундр. Наиболее хорошо пояс горных тундр выражен здесь на высотах 900–1100 м. Иной характер распределения горно-тундровых сообществ отмечен в урочище Гамченский дол, где развиты обширные плоские шлаковые поля. Здесь отмечено формирование полигональных поверхностей на шлаковых полях с сильно разреженной растительностью арктического типа (Нешатаев, Храмцов, 1994). В районах вулканов Большой Семячик и Тауншиц характерно широкое развитие арктоусовых, филлодоциевых и лишайниковых тундр, распространенных в различных местообитаниях, отличающихся снеговым режимом. Приморские низинные тундры с преобладанием ерника, шикши, голубики и арктоуса отмечены на невысоких террасах и плоских приморских равнинах в низовьях рек Кроноцкая, Мутная, Богачевка.

В горных районах Ключевской группы вулканов на высотах 900–1100 м распространены голубичные тундры. На верхней границе своего распространения голубичные тундры граничат с дриадово-диапенсиевыми и кустарничково-лишайниковыми тундрами сухих малоснежных местообитаний и с филлодоциевыми и рододендроновыми тундрами нивальных местообитаний. На высотах 1200–1400 м преобладают ивковые тундры, приуроченные к выровненным участкам горных плато, пологим склонам или плоским ложбинам. Дриадово-диапенсиевые тундры встречаются на высотах от 1200 м до верхнего предела растительности (1600–1700 м). Широко распространены на высотах 1200–1300 м, приурочены к каменистым и щебнистым склонам, участкам с близким подстиланием или выходами вулканических лав. Встречаются на выпуклых формах мезорельефа, постоянно подверженных воздействию ветров и морозному выветриванию. Местообитания сухие, малоснежные, каменистые, со скелетными маломощными почвами. Филлодоциевые тундры приурочены к хорошо дренированным многоснежным местообитаниям, к склонам узких долин горных ручьев, присклоновым западинам и ложбинам. Рододендроновые тундры встречаются на высотах 1000–1300 м, на пологих подветренных склонах, где скапливается снег, и в западинах. Они экологически и флористически довольно близки к филлодоциевым тундрам и также приурочены преимущественно к хионофильным местообитаниям. Высокогорные лишайниковые тундры занимают небольшие площади на верхнем пределе распространения растительности. Они встречаются на крутых, обдуваемых склонах гор, на высотах более 1400–1500 м. Приурочены к примитивным щебнистым и каменистым почвам с малым количеством мелкозема, где выражены криогенные хрящевато-каменистые «медальоны» или солифлюкционные «ступени», лишайные растительности.

#### 4.6. Луговая растительность

На полуострове Камчатка в долинах и поймах рек встречаются крупнотравные (шеломайниковые, крестовниковые) гигромезофитные луга и пойменные (канареечниковые и вейниковые) луга. На приморских низменностях и морских побережьях распространены приморские псаммогалофитные луга. В лесном поясе на безлесных участках (поляны, опушки, залежи, вырубки) встречаются разнотравные мезофитные луга. В стланиковом поясе небольшими участками распространены субальпийские луга; в пределах горно-тундрового пояса отмечены своеобразные хионофильные травяные сообщества нивальных местообитаний (нивальные лужайки) и криоксеромезофитные сообщества кобрезиевников.

Луговая растительность отдельных районов Камчатки охарактеризована в многих работах (Hultsn, 1927, 1974; Павлов, Чижиков, 1937; Тюлина, 1936а, 2001; Липшиц, Ливеровский, 1937; Комаров, 1940; Степанова, 1965, 1985; Щербова, Степанова, 1969; Нешатаева, 1988б, 2002а; Нешатаева, Фадеев, 1988; Нешатаева, Нешатаев, 1993; Нешатаева, Фет, 1994б, и др.).

Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) на Западной Камчатке (от р. Сопочная до р. Плотникова) выделила четыре группы ассоциаций луговых сообществ: 1) вейниковые и осоково-вейниковые луга, 2) ширококотравные луга, 3) разнотравные луга и 4) приморские луга. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) подразделил луговую растительность Центральной Камчатки на пойменные (*Prata riparia*), лесные (*Prata silvatica*) и альпийские (*Prata alpina*) луга. На Южной Камчатке Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) выделял в равнинной части юго-западного побережья три луговые ассоциации: 1) *Thalictrum-Sanguisorba-Carex* ass. — ассоциация, соответствующая гипново-разнотравным лугам Л.Н. Тюлиной (1936а); 2) *Angelica ursina-Filipendula-Carex-Thalictrum* ass. — ассоциация, которую Л.Н. Тюлина (1936а) включает в группу ширококотравных лугов; 3) *Betula platyphylla-Thalictrum-Carex* ass.

Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937) охарактеризовал луга Большерецкого района, выделив группу сырых высокотравных лугов и группу вейниковых лугов. Все остальные высокотравные, разнотравные и разнотравно-дудниковые луга с участием дудника медвежьего (*Angelica ursina*) он относил к одной группе — высокотравной «ушке». Прочие разнотравные луга он рассматривал как одну группировку, характеризующуюся кочковатым микрорельефом и присутствием шикши (*Empetrum sibiricum*) и ряда других видов.

Детальная хозяйственная типология лугов Камчатской обл., основанная на эколого-топологических признаках, разработана К.Д. Степановой (1965, 1985). Ею выделен 41 тип лугов (тип лугов понимается в объеме группы ассоциаций), отнесенных к 7 классам и 15 подклассам, объединенным в три ландшафтные группы классов.

На Восточной Камчатке нами (Нешатаева, Фет, 1994б) изучена луговая растительность Кроноцкого заповедника. Сообщества лугов отнесены нами к шес-

ти формациям (вейниковые, разнотравно-гераниевые, дереновые, психрофильно-разнотравные, шеломайниковые и волоснецовые луга), в составе которых выделено 16 ассоциаций (Нешатаева, Фет, 1994б). На территории Южно-Камчатского заказника нами (Нешатаева, 2002а) описаны сообщества субальпийских лугов, гигрофильных высокотравных лугов, приморских лугов, долинных аллювиальных лугов, производных лугов на месте каменноберезняков и ольховых стлаников. В пределах тундрового пояса отмечены также своеобразные хионофильные сообщества и группировки нивальных лужаек.

### Эколого-фитоценотическая классификация луговой растительности Камчатки

Тип растительности *Festucetion pratensis* (*Prata*, *Prataherbosa*) — луговой

Класс формаций *Filipenduletosa camtschaticae* — гигромезофитные крупнотравные луга

Группа формаций *Filipenduletosum camtschaticae* — камчатские крупнотравные луга

Формация *Filipenduleta camtschaticae* — шеломайниковая

Группа асс. *Filipenduleta camtschaticae* — крупнотравные шеломайниковые луга

Асс. *Filipenduletum camtschaticae* — шеломайниковая

Группа асс. *Filipenduleta althiherbosa* — высокотравно-шеломайниковые луга

Асс. *Filipenduletum varioherbosum* — разнотравно-крупнотравная

Асс. *Filipenduletum calamagrostidosum* — вейниково-шеломайниковая

Класс формаций *Festucetosa pratensis* (*Prata genuina*) — настоящие луга

Группа формаций *Calamagrostidetosum langsdorffii* — сибирско-дальневосточные крупнозлаковые луга

Формация *Calamagrostideta langsdorffii* — вейника Лангсдорфа

Асс. *Calamagrostidetum langsdorffii* — лангсдорфовойвейниковая

Асс. *Calamagrostidetum langsdorffii cirsiosum kamtschaticae* — бодяково-вейниковая

Асс. *Calamagrostidetum langsdorffii varioherbosum* — разнотравно-вейниковая

Субасс. *typicum* — типичная

Субасс. *chamerosum angustifolii* — кипрейная

Субасс. *veratrosom oxysepali* — чемерицевая

Формация *Phalaroideta arundinaceae* — канареечниковые луга

Асс. *Phalaroidetum arundinaceae purum* — канареечниковая

Асс. *Phalaroidetum arundinaceae calamagrostidosum* — вейниково-канареечниковая

Группа формаций *Saussurieto-Geranietosum* — камчатские бореальные и субальпийские мезофитные разнотравные луга

Формация *Angeliceta ursinii* — дудника медвежьего

Группа асс. *Angeliceta ursinii thalictrosa* — василистниково-дудниковые разнотравные луга

Асс. *Angelicetum ursinii thalictrosom* — разнотравно-василистниково-дудниковая

Формация *Saussurieto pseudo-tilesii-Geranieta erianthis* — сосюреево-гераниевая

Асс. *Saussurieto-Geranietum thalictrosom* — сосюреево-гераниево-василистниковая

Субасс. *typicum* — типичная

Субасс. *lerchenfeldiosum* — луговиковая

Субасс. *thermopsidosum lupinoidis* — термопсисовая

Субасс. *sanguisorbosum tenuifolii* — кровохлебковая

Асс. *Saussurieto-Geranietum varioherbosum* — разнотравно-сосюреево-гераниевая

Субасс. *typicum* — типичная

Субасс. *festucetosum rubrae* — овсяницева

Субасс. *calamagrostidosum langsdorffii* — вейниковая

Субасс. *chamerosum angustifolii* — кипрейная

Субасс. *rhododendrosom aurei* — золотисторододендроновая

Группа формаций *Sanguisorbetosum tenuifolii* — бореальные и субальпийские гигромезофитные разнотравные луга

Формация *Irideta setosi* — ирисовые луга

Асс. *Iridetum sanguisorbosum* — кровохлебково-ирисовая

Формация *Sanguisorbeta officinalis-tenuifolii* — кровохлебковые луга

Асс. *Sanguisorbetum varioherbosum* — разнотравно-кровохлебковая

Класс формаций *Parageetosa calthifolii* — микротермные (субальпийские) мезофитные и гигромезофитные луга

Группа формаций *Parageetosum calthifolii* — субальпийские мезофитные луга

Формация *Parageeta* — лжегравилатовые луга

Асс. *Parageetum geranium* — гераниево-лжегравилатовая

Асс. *Parageetum rhododendrosom kamtschaticae* — камчатскорододендроново-лжегравилатовая

Асс. *Parageetum sibbaldiosum nivalis* — зиббальдиево-лжегравилатовая

Формация *Artemisieta arcticae* — полыни арктической

Группа формаций *Juncetosum beringensis* —  
субальпийские гигромезофитные луга

Формация *Junceta beringensis* — ситника берингийского

Асс. *Juncetum beringensis caricosum hakkodensis* — осоково-ситниковая

Класс формаций *Leymetosa mollis* (*Prata halophytica*) — приморские луга

Группа формаций *Leymetosum mollis* — приморские псаммогалофитные луга

Формация *Leymeta mollis* — волоснецовые луга

Асс. *Leymetum mollis* — волоснецовая

Асс. *Leymetum mollis lathyrosus japonicus* — чино-волоснецовая

Асс. *Leymetum mollis varioherbosum* — разнотравно-волоснецовая

Группа формаций *Chamaepericlymetosum suecici* — приморские  
галописхромезофитные луга

Формация *Chamaepericlymeta suecici* — дереновая

Асс. *Chamaepericlymetum varioherbosum* — разнотравно-дереновая

Подтип растительности *Kobresietium* — криоксеромезофитные луга

Класс формаций *Kobresietosa* — арктобореальные и высокогорные  
криоксеромезофитные луга

Группа формаций *Kobresietosum* — альпийские криоксеромезофитные  
кобрезиевые луга

Формация *Kobresieta myosuroidis* — кобрезии мышехвостниковой

Асс. *Kobresietum myosuroidis saussureosum pseudo-tilesii* — кобрезиевник сос-  
сюреевый

Асс. *Kobresietum myosuroidis cladinosum* — кобрезиевник лишайниковый

#### 4.6.1. Крупнотравные гигромезофитные луга

Класс формаций *Filipenduletosa camtschaticae* — крупнотравные  
гигромезофитные луга

Синтаксономия. В класс формаций крупнотравных лугов мы, вслед за Л.Н. Тюлиной (1936а), которая называла их «широкотравные луга», включаем высокоотравные сообщества с мощным покровом из крупных мезогигрофильных или гигромезофильных трав, относимых к экологической группе камчатского крупнотравья (Морозов, Белая, 1988). Эти сообщества представляют собой фитоценозы зарослевого типа, с выраженным доминированием одного-двух видов. Они распространены в долинах рек и ручьев, на сырых склонах и в западинах, приурочены к местообитаниям с проточным избыточным увлажнением. Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937) выделял долинные заросли шеломайника (*Filipendula*

*camtschatica*) в самостоятельную группу под названием сырого высокотравного луга (*Prata althoherbosa humidiuscula*). С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) относил крупнотравные шеломайнико-баранниковые луга Центральной Камчатки к группе асс. *Filipenduleto-Senecioneta macroherbosa*. Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) включал сообщества шеломайника в состав ассоциаций других формаций (каменноберезняков, пойменных лесов и высокотравных лугов). Сообщества гигромезофильных лугов Южной Камчатки он выделял в особую ассоциацию под названием «*Filipendula (camtschatica) — Calamagrostis (langsdorffii) — Sanguisorba (tenuifolia)*».

Распространение. В южных, юго-западных и юго-восточных районах Камчатки крупнотравные гигромезофильные луга распространены довольно широко, но занимают небольшие площади, обычно встречаясь узкими полосами вдоль рек и ручьев, а также на полянах в каменноберезняках.

Группа формаций *Filipenduletosum camtschaticae* —  
камчатские крупнотравные луга

Сообщества группы представлены одной формацией.

Формация *Filipenduleta camtschaticae* — шеломайниковая, или шеломайниковые луга. Формация описана под этим же названием на Западной Камчатке (Тюлина, 1936а, 2001) и на Восточной Камчатке, в Кроноцком заповеднике (Нешатаева, Фет, 1994б).

Группа асс. *Filipenduleta camtschaticae* — крупнотравные шеломайниковые луга.

К этой группе мы, вслед за Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001), относим ряд ассоциаций с мощным покровом из крупных гигромезофильных трав. Некоторые из этих ассоциаций являются ассоциациями зарослевого типа, маловидовые, одноярусные, с хорошо выраженным доминированием одного или двух-трех видов верхнего яруса. Другие более разнообразны по составу и сложению травостоя, с несколькими более или менее развитыми ярусами.

Асс. *Filipenduletum camtschaticae* — шеломайниковая.

Синморфология. Сообщества ассоциации образованы видами камчатского крупнотравья. Доминирует шеломайник (*Filipendula camtschatica*) — проективное покрытие 50–100%, иногда содоминирует крестовник (*Senecio cannabifolius*) — покрытие до 40%. С высокой константностью встречаются: *Cirsium camtschaticum*, *Veratrum oxyspalum*, *Viola biflora*, *Chrysosplenium kamtschaticum*. Присутствует группа гигромезофильных видов: *Heraclium lanatum*, *Glyceria alnasteretum*, *Trollius riederanus*, *Angelica genuflexa*, *Streptopus amplexifolius*, *Athyrium americanum* и др. (табл. 50). Моховой ярус представлен фрагментарно (общее покрытие 10–20%), образован преимущественно печеночными мхами (*Marchantia* sp. и др.). Из листостебельных мхов встречаются: *Brachythecium reflexum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Hypnum pallescens* и др. Видовой состав шеломайниковых сообществ

Таблица 50

Геоботаническая характеристика сообществ высокотравных гигрофильных лугов: асс. *Filipenduletum camtschaticae* Южно-Камчатского заказника

Ярусы, виды	Номера описаний				С
	528	529	580	503	
Высота над ур. моря, м	740	740	760	780	
Экспозиция склона	ЮЗ	ровно	ЮЗ	Ю	
Крутизна склона, градусы	5	0	10	40	
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	
<i>Filipendula camtschatica</i>	95	50	50	100	V
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	1	1	5	+	V
<i>Viola biflora</i>	+	1	1	1	V
<i>Veratrum oxyssepalum</i>	1	1	1		IV
<i>Senecio cannabifolius</i>		40	40		III
<i>Heracleum lanatum</i>		10	+		III
<i>Chrysosplenium kamtschaticum</i>		1	1	5	IV
<i>Trollius riederanus</i>	1	1			III
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsдорffii</i>	+		5		III
<i>Glyceria alnasteretum</i>		1		1	III
<i>Athyrium americanum</i>		1		+	III
<i>Angelica genuflexa</i>		+		+	III
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	
<i>Brachythecium reflexum</i>	10	+		7	IV
<i>Hypnum pallescens</i>	10	+			III
<i>Marchantia polymorpha</i>		30	1		III
<i>Plagiothecium denticulatum</i>			5	3	III

Примечание. На пробных площадях также отмечены: *Streptopus amplexifolius* — 529 (1); *Saxifraga nelsoniana* — 529 (1); *Epilobium alpinum* — 529 (1); *E.hornemannii* — 503 (+); *Aconitum maximum* — 580 (1); *Aruncus dioicus* — 580 (1); *Maianthemum dilatatum* — 580 (1); *Trientalis europaea* — 580 (1); *Angelica gmelinii* — 580 (+); *Botrychium robustum* — 580 (+); *Equisetum palustre* — 580 (1); *Athyrium filix-femina* — 503 (+); *Pohlia nutans* — 580 (1); *Bryum schleicheri* var. *latifolium* — 580 (1); *Plagiomnium pseudopunctatum* — 580 (1).

крайне однообразен и почти не отличается в долинных и внедолинных местообитаниях. Это объясняется, по-видимому, ценоотическими особенностями самого шеломайника. Этот вид образует высокий и сомкнутый травостой, достигающий высоты 2,2–2,3 м и более и создающий под своим пологом сильное затенение. Обычно в примеси к нему встречается крестовник коноплелистный (*Senecio cannabifolius*), а в долинах рек — крапива (*Urtica platyphylla*). На некоторых участках отмечены отдельные высокие экземпляры дудника медвежьего (*Angelica ursina*) и борщевика (*Heracleum lanatum*). Прочие виды угнетены и встречаются единично: купырь (*Anthriscus sylvestris*), бодяк (*Cirsium kamtschaticum*) и щавель



(*Acetosa lapponica*). Из злаков единично отмечены: *Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, *Milium effusum* и *Cinna latifolia*. В сильно разреженном нижнем подъярусе наиболее характерными спутниками шеломайника являются: *Geum macrophyllum*, *Ranunculus repens* и *Chrysosplenium kamtschaticum*. Иногда в поймах рек и ручьев под пологом шеломайника имеется 2-й ярус из хвоща (*Equisetum hyemale*). Моховой покров разрежен (менее 5%). Кое-где на поверхности почвы встречаются единичные моховые синузии из *Brachythecium salebrosum*.

Синэкология. Заросли шеломайника распространены в речных долинах, на полянах среди пойменных лесов, выходя частично и на первую надпойменную террасу, а также на склонах водоразделов — на опушках камменноберезовых лесов и на полянах среди камменноберезняков, по окрайкам болот, на днищах и склонах долин ручьев. Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937) указывает, что шеломайниковые сообщества тесно связаны с плодородным речным аллювием и наличием избыточного увлажнения. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) отмечает, что шеломайники довольно широко распространены и вне речных долин, но и там связаны с богатыми почвами, достаточно увлажненными и хорошо дренированными местобитаниями. Часто шеломайниковые поляны среди камменноберезняков приурочены к верховьям ложков и выходам ключей.

Синтаксономия. К.Д. Степанова (1985) относит сообщества ассоциации к «Лабазниковой с влаголюбивым разнотравьем, сырой» группе ассоциаций, которую включает в подкласс «Низинных пологосклоновых сырых с проточным увлажнением» лугов.

Группа асс. *Filipenduleta althiherbosa* — высокотравно-шеломайниковые луга.

Диагностические признаки. Характерной чертой сообществ этой группы ассоциаций является высокое обилие других видов камчатского крупнотравья: крестовника (*Senecio cannabifolius*), борщевика (*Heracleum dulce*), дудника медвежьего («медвежьего корня») — *Angelica ursina*.

Асс. *Filipenduletum varioherbosum* — разнотравно-крупнотравные луга.

Синморфология. В сообществах разнотравно-крупнотравных лугов иногда встречаются кустарники: *Rosa amblyotis* и *Lonicera caerulea* (высотой 1–1,5 м), их сомкнутость достигает 0,1–0,2. Травяной ярус высокий, сомкнутый, очень густой: общая высота 1-го подъяруса, образованного видами камчатского крупнотравья и злаками, составляет от 1,5 до 2 м. Над ним возвышаются зонты *Angelica ursina*, нередко достигающие более 2 м высоты. Сложение травостоя сомкнутое, плотное, с хорошо выраженными нижними подъярусами (высота 2-го подъяруса 0,8–1 м и 3-го подъяруса 20–30 см). Кроме *Angelica ursina* доминируют: *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Cirsium kamtschaticum*; иногда обилён также *Heracleum lanatum*. В 1-м подъярусе в примеси отмечены злаки: *Trisetum sibiricum*, *Calamagrostis langsdorffii*, иногда *Milium effusum*. Во 2-м подъярусе наиболее обычны: *Thalictrum minus*, *Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Veratrum oxysepalum*, *Geranium erianthum*, *Pedicularis resupinata*; единично отмечен

*Trillium camschatcense*. В 3-м подъярусе рассеянно встречаются: *Viola sacchalinensis*, *Ranunculus repens*, осоки. Моховой покров крайне разрежен.

Синэкология. Разнотравно-крупнотравные луга обычно встречаются на первой надпойменной террасе в речных долинах. Иногда они заходят на вторую надпойменную террасу. Вне речных долин сообщества ассоциации распространены по опушкам каменноберезнякам и плоским днищам долин небольших речек и ручьев.

Синтаксономия. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) выделяла эту ассоциацию в ранге группы ассоциаций под названием «смешанно-широкоотравные луга». Другие авторы (Павлов, Чижилов, 1937; Липшиц, Ливеровский, 1937; Комаров, 1940) называли эти сообщества «высокотравными лугами», не подразделяя их на ассоциации.

Асс. *Filipenduletum calamagrostidosum* — вейниково-шеломайниковая.

Диагностические признаки. Для сообществ ассоциации характерна значительная примесь злаков: *Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, *Phalaroides arundinacea*, иногда *Milium effusum*. Другие виды те же, что и в предыдущей ассоциации, но дудник медвежий встречается гораздо реже.

Синтаксономия. Эту ассоциацию Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) рассматривала как группу ассоциаций под названием «злаково-широкоотравные луга». Н.В. Павлов (Павлов, Чижилов, 1937) не разделял разнотравно-крупнотравные и вейниково-шеломайниковые сообщества, называя их «высокотравным лугом». Крупнотравные луга образуют целый ряд переходов к лугам с менее высоким и менее сомкнутым покровом, образованным видами мезофильного разнотравья. Эти сообщества мы, вслед за другими авторами (Тюлина, 1936а, 2001; Павлов, Чижилов, 1937; Липшиц, Ливеровский, 1937; Комаров, 1940; Степанова, 1965, 1985, и др.), относим к группе формаций разнотравных лугов.

Синэкология. Сообщества ассоциации образуют луга первой надпойменной террасы. В долинах рек западного побережья Камчатки эти сообщества являются одной из господствующих ассоциаций, встречаясь к югу от р. Сопочная. Они географически замещают разнотравно-крупнотравные луга. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) отмечает, что распространение злаково-широкоотравных лугов на западном побережье весьма сходно с распространением шеломайниковых каменноберезнякам.

#### 4.6.2. Настоящие луга

Класс формаций *Festucetosa pratensis* (*Prata genuina*) — настоящие луга

Группа формаций *Calamagrostidetosa* — сибирско-дальневосточные  
крупнозлаковые луга

Формация *Calamagrostideta langsdorffii* — вейника Лангсдорфа

Вейниковые луга обычно связаны с проточным увлажнением. Наиболее широко они распространены в долинах рек, в притеррасной части поймы и на пер-

вой надпойменной террасе. В речных долинах вейниковые сообщества обычно занимают небольшие площади, как правило, располагаясь на некотором удалении от русла реки, непосредственно за пойменными лесами. Видовой состав сообществ вейниковых лугов отличается однообразием, что отмечали еще В.Л. Комаров (1912, 1940), Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) и Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937). В.Л. Комаров (1940) относил к группе вейниковых лугов (*Calamagrostidetum*) все многообразие высокотравной долинной растительности. Напротив, Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1940) не выделял на Южной Камчатке чистых (монодоминантных) вейниковых ассоциаций, а включал их в асс. *Filipendula (camtschatica)* — *Calamagrostis (langsдорffii)* — *Sanguisorba (tenuifolia)* ass. Вероятно, это объясняется тем, что участки чистых вейниковых лугов здесь невелики. На юге полуострова они встречаются небольшими площадями на полянах среди пойменных лесов, занимают влажные понижения, ровные межгрядные участки. Вейниковые луга, встречающиеся вне речных долин, обычно характеризуются ровным или слабоволнистым микрорельефом. Травостой здесь также густой и монодоминантный, иногда характерна примесь чемерицы (*Veratrum oxysepalum*).

Вейниковые луга постепенно переходят либо в крупнотравные луга (с преобладанием шеломайника), либо в заболоченные осоково-вейниковые сообщества. В менее сырых местообитаниях появляется незначительная примесь других видов: борщевика (*Heracleum lanatum*), дудника коленчатосогнутого (*Angelica genuflexa*), крапивы (*Urtica dioica*), крестовника (*Senecio cannabifolius*). Сообщества вейниковых лугов отмечены также в нижних частях склонов и у подножий холмов и террас, сильно увлажненных выклинивающимися водами. Эти луга обычно встречаются в виде полян с густым травостоем среди каменисто-бережника или ольхового стланика. Сообщества вейниковых лугов также нередко встречаются в субальпийском поясе, в тальвегах горных речек и ручьев.

Асс. *Calamagrostidetum langsдорffii* — лангсдорфвейниковая.

Синморфология. Травяной ярус очень густой, сомкнутый (покрытие 100%), высотой до 1,5 м, образован *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii* (syn.: *Calamagrostis langsдорffii*) — покрытие 90–95%, с участием *Stellaria radians*. На некоторых участках в нижнем подъярусе единично присутствует *Galium trifidum*. Вейниковые луга постепенно переходят либо в крупнотравные луга, либо в заболоченные осоково-вейниковые сообщества (с участием *Carex sordida*, *C. cryptocarpa* и др.). На более сухих местах в сообществах вейниковых лугов характерна примесь крестовника (*Senecio cannabifolius*), иногда заметное участие принимает канареечник (*Phalaroides arundinacea*). В составе сообществ встречаются крапива (*Urtica platyphylla*) — 5%, борщевик (*Heracleum lanatum*) — 2%, дудник (*Angelica genuflexa*) — 1%, шеломайник (*Filipendula camtschatica*) — 1%. Моховой ярус отсутствует.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на аллювиальных почвах в прирусловой пойме крупных, средних и малых рек Камчатки. Как отмечает

К.Д. Степанова (1985), в поймах крупных рек вейниковые луга образуют относительно большие по площади массивы, а в поймах малых рек встречаются небольшие узкие полосы вейниковых травостоев вдоль прирусловых ивняков. Ежегодно вейниковые луга подвергаются затоплению полыми водами. Почва дерново-аллювиальная песчаная.

Синтаксономия. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) включает сообщества вейниковых лугов в группу ассоциаций «вейниковые и осоково-вейниковые луга». К.Д. Степанова (1985) относит вейниковые луга к *Вейниковой поемной речной* группе ассоциаций, входящей в подкласс *Прирусловых и средних лугов* класса *Поемных лугов*.

Асс. *Calamagrostidetum langsdorffii cirsiosum kamtschaticae* — бодяково-вейниковая.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются высокой сомкнутостью травяного яруса (до 90–100%). Доминирует вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*) с проективным покрытием 25–90%, обилён бодяк камчатский (*Cirsium kamtschaticum*) — 30–50%. С высокой константностью встречаются: *Trientalis europaea*, *Solidago paramushirensis*, *Angelica gmelinii*, *Spiraea beauverdiana*, *Alnus kamtschatica*, *Parageum calthifolium*, *Rhododendron aureum*, *Agrostis mertensii*, *Luzula multiflora* ssp. *kjellmanniana*. Прочие виды встречаются единично и представляют собой в значительной степени случайный набор, что характерно для нарушенных местообитаний (табл. 51). Моховой ярус крайне разрежен (до 1%) либо отсутствует. Отмечены лишь единичные экземпляры мхов: *Polytrichum commune*, *Polytrichastrum alpinum*, *Ceratodon purpureus*, *Brachythecium reflexum*, *Hypnum pratense*, *Oligotrichum hercynicum* и др.

Синэкология. Сообщества бодяково-вейниковых лугов распространены на Южной Камчатке на высотах 550–800 м над ур. моря в поясе стлаников, приурочены преимущественно к склонам западных, юго-западных и южных экспозиций.

Синдинамика. Бодяково-вейниковые луга обычно распространены в стланиковом поясе и встречаются на полянах среди сообществ ольхового стланика. Иногда сообщества ассоциации имеют производный характер и образуются на месте нарушенных гераниево-лжегравилатовых субальпийских лугов, шикшево-голубичных тундр и их сочетаний с ольховыми стланиками. Кроме того, бодяково-вейниковые сообщества образуются на месте вырубленных или сгоревших стланиковых сообществ. Бодяково-вейниковые луга нередко распространены на нарушенных местообитаниях — вдоль вездеходных дорог, на участках с нарушенным напочвенным покровом и поврежденной дерниной. Давность нарушений 20–50 лет. В центральной части Южно-Камчатского заказника площади, занимаемые этими сообществами, довольно значительны; антропогенное воздействие на растительность здесь прослеживается с 1960-х годов. В ходе восстановительных сукцессий на месте бодяково-вейниковых лугов развиваются исходные сообщества — ольховники, кедровостланики, субальпийские луга. Возраст сукцессии и

Таблица 51

Геоботаническая характеристика сообществ бодяково-вейниковых лугов:  
асс. *Calamagrostidetum langsdorffii ciriosum kamtschaticae*

Ярусы, виды	Номера описаний											С
	441	442	426	518	421	425	517	519	203	201	204	
Высота над ур. моря, м	770	750	545	620	780	690	642	600	40	20	50	
Экспозиция склона	3	3	Ю	ЮЗ	3	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	3	3	3	
Крутизна склона, градусы	2	3	15	15	2	10	15	10	5	5	10	
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>70</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>90</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>85</b>	<b>85</b>	<b>90</b>	
<i>Calamagrostis purpurea</i> s.l.	20	5	25	25	40	60	90	80	20	40	75	V
<i>Cirsium kamtschaticum</i>		+	35	50	30	+	5	+	20	10	5	V
<i>Trientalis europaea</i>		2		2	+	1	10	5	1	3	1	V
<i>Spiraea beauverdiana</i>	5	10		+		10		5		+	+	IV
<i>Angelica gmelinii</i>		+		1		+	+	1	+	1	+	IV
<i>Solidago paramuschirensis</i>			+	5		+	1	1	+	1	+	IV
<i>Geranium erianthum</i>	1		15		10				+	+		III
<i>Veratrum oxysepalum</i>			1		10				1	5	3	III
<i>Maianthemum dilatatum</i>				5	+		1		10	5	5	III
<i>Cacalia kamtschatica</i>				+	1				1	+	+	III
<i>Lonicera caerulea</i>						5	1	5	+	+	1	III
<i>Agrostis mertensii</i>	1	1		+		+						II
<i>Sieversia pentapetala</i>	5	1				+						II
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3	2										II
<i>Calamagrostis inexpansa</i>	3	50										II
<i>Empetrum nigrum</i>	1	1										II
<i>Carex oxyandra</i> ssp. <i>pauzhetica</i>	1	+										II
<i>Ptarmica macrocephala</i>	+		+									II
<i>Vaccinium minus</i>	+					+						II
<i>Aruncus dioicus</i>		1	+	1						+		II
<i>Rubus arcticus</i>		5			5							II
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>		+				+						II
<i>Thalictrum minus</i>			5		3							II
<i>Carex koraginensis</i>			1	1								II
<i>Pedicularis chamissonis</i>			+	+								II
<i>Viola langsdorffii</i>			+	1								II
<i>V. biflora</i>			+		1							II
<i>Rubus sachalinensis</i>				+			+				1	II
<i>Carex falcata</i>				+			+			+		II
<i>Sorbus sambucifolia</i>						10	1	5				II
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>									1	5		II
<i>Senecio cannabifolius</i>									30	5		II
<i>Phedopteris connectilis</i>									3		3	II

Окончание таблицы 51

Ярусы, виды	Номера описаний										С	
	441	442	426	518	421	425	517	519	203	201		204
<i>Viola selkirkii</i>				+					1	2		II
<i>Dryopteris expansa</i>									+	7	5	II
<i>Ligusticum hultenii</i>										+	+	II
<i>Stellaria fenzlii</i>										+	+	II
<b>Мхи, покрытие, %</b>	<b>1</b>	<b>5</b>		<b>1</b>		<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	1	1		1					+			III
<i>Brachythecium reflexum</i>						+	+	+	+	+		III
<i>Oligotrichum hercynicum</i>	1	2							+			II
<i>Hypnum pratense</i>							+	+	+			II
<i>Dicranum majus</i>									1	+	1	II
<i>Sanionia uncinata</i>									5	+	+	II

Примечание. На пробных площадях также отмечены: *Calamagrostis sesquiflora* — 441 (20); *Salix chamissonis* — 441 (2); *Luzula multiflora* ssp. *sibirica* — 441 (1); *Equisetum arvense* — 441 (1); *Deschampsia paramuschirensis* — 441 (1); *Primula cuneifolia* — 441 (+); *Luzula capitata* — 442 (+); *Hierochloë alpina* — 442 (1); *Salix reticulata* — 442 (+); *Luzula arcuata* ssp. *unalaschkensis* — 442 (+); *Artemisia arctica* — 426 (1); *Rhododendron camtschaticum* — 426 (+); *Iris setosa* — 426 (+); *Carex hakkodensis* — 426 (+); *Trollius riederanus* — 426 (+); *Allium ochotense* — 518 (+); *Equisetum palustre* — 421 (20); *Filipendula camtschatica* — 421 (+); *Fritillaria camtschatcensis* — 421 (+); *Coptis trifolia* — 517 (+); *Lycopodium annotinum* — 519 (1); *Chamerion angustifolium* — 203 (1); *Artemisia opulenta* — 203 (+); *Streptopus amplexifolius* — 204 (+); *Athyrium filix-femina* — 204 (5); *Festuca rubra* — 201: (10); *Rubus arcticus* — 201 (1); *Trillium camtschatcense* — 201 (1); *Trisetum sibiricum* — 201 (1); *Moehringia lateriflora* — 201 (1); *Ceratodon purpureus* — 518 (+); *Polytrichum commune* — 425 (1); *Pleurozium schreberi* — 203 (+); *Tilingia ajanensis* — 441 (1), 442 (+); *Campanula chamissonis* — 441 (1), 442 (1).

набор промежуточных стадий в каждом динамическом ряду будет различным в зависимости от типа исходного сообщества, степени нарушенности почвенного покрова и особенностей условий местообитания.

Синтаксономия. К.Д. Степанова (1985) относит бодяково-вейниковые сообщества к группе ассоциаций «Вейниковая с лесным разнотравьем», входящей в подкласс Низинных пологосклоновых влажных лугов класса Суходольных материковых лугов.

Асс. *Calamagrostidetum langsdorffii varioherbosum* — разнотравно-вейниковая.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются высоким постоянством видов мезофильного разнотравья. Общее проективное покрытие травяного яруса 80–90%. Доминирует вейник (*Calamagrostis langsdorffii*) — покрытие до 70%. Значительно участие разнотравья: с высоким обилием встречаются герань, иванчай, полынь (*Artemisia opulenta*) и фиалка (*Viola biflora*). Константны также *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Ligusticum scoticum* ssp. *hultenii*. Часто

встречаются виды камчатского крупнотравья: шеломайник (*Filipendula camtschatica*), крестовник (*Senecio cannabifolius*), борщевик (*Heracleum lanatum* ssp. *dulce*).

Синэкология. Сообщества разнотравно-вейниковых лугов распространены на приморских террасах (5–10 м над уровнем моря), они также встречаются в достаточно удаленных от моря местообитаниях с обильным проточным увлажнением. Эта ассоциация характерна для обоих побережий Камчатки.

Субасс. *typicum* — типичная. Диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. *chamerosum angustifolii* — кипрейная. Сообщества субассоциации отличаются высоким обилием иван-чая узколистного, или кипрея (*Chamerion angustifolium*), содоминирует вейник. Общее проективное покрытие травяного яруса 75–80%. Сообщества субассоциации широко распространены во всех районах Камчатки и приурочены к местообитаниям с хорошим увлажнением.

Субасс. *veratrosom oxysepali* — чемерицевая. В сообществах субассоциации доминирует чемерица острокольная (*Veratrum oxysepalum*), обильны вейник, иван-чай и др. Чемерицевые луга приурочены к хорошо увлажненным местообитаниям. Сообщества субассоциации встречаются на значительном расстоянии от моря, у подножий холмов, в нижних частях склонов. Сообщества субассоциации характерны для западного побережья Камчатки. Описаны нами в Тигильском районе (Нешатаева, Фадеев, 1988).

#### Формация *Phalaroideta arundinaceae* — канареечниковая

Сообщества формации встречаются довольно редко, большей частью в южных, юго-восточных и юго-западных районах полуострова, отмечены также в южной части Центральной долины Камчатки (Милюковский р-н, окрестности пос. Пушино). В северных районах Камчатской обл. канареечник отмечен в виде примеси в сообществах вейниковых лугов (Степанова, 1985). Канареечник образует монодоминантные сообщества, как правило, представляющие собой чистые заросли. Сообщества формации приурочены к аллювиальным почвам с проточным увлажнением. Встречаются в прирусловой пойме, по берегам озер, в заросших руслах пересохших протоков и на сырых термальных площадках близ выходов горячих ключей.

Асс. *Phalaroidetum arundinaceae purum* — канареечниковая. Сообщества ассоциации обычно представлены чистыми монодоминантными травостоями, образованными *Phalaroides arundinacea* (покрытие 95–100%). Иногда в сообществах в виде незначительной примеси отмечены единичные экземпляры вейника (*Calamagrostis langsdorffii*), крапивы (*Urtica platyphylla*), звездчатки (*Stellaria radians*) и крестовника (*Senecio cannabifolius*). Сообщества ассоциации имеют ограниченное распространение, встречаются небольшими участками в поймах рек и на термальных местообитаниях с проточным увлажнением.

Синтаксономия. К.Д. Степанова (1985) приводит эту ассоциацию под названием «группа ассоциаций Двукисточниковая, поемная, речная».

Асс. *Phalaroidetum arundinaceae calamagrostidosum* — вейниково-канареечниковая.

Синморфология. Травостой одноярусный, образован канареечником (*Phalaroides arundinacea*), содоминируют вейник (*Calamagrostis langsdorffii*) и осока (*Carex sordida*). В примеси единично встречаются: *Urtica platyphylla*, *Antriscus sylvestris* ssp. *aemula*, *Senecio cannabifolius*, *Filipendula camtschatica*, *Cirsium kamtschaticum*, *Equisetum pratense* и др. Высота травостоя до 180–200 см. Общее проективное покрытие — 80–90%. Мхи отсутствуют.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к аллювиальным местобитаниям, распространены в поймах рек.

Распространение. Сообщества ассоциации встречаются в долинах рек южной половины полуострова, описаны в поймах рек Плотникова, Авача, Камчатка (Мильковский р-н).

Синтаксономия. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) включает сообщества вейниково-канареечниковых лугов с участием крупных осок (*Carex rhynchophysa*, *C. cryptocarpa*) в группу ассоциаций *осоково-вейниковых заболоченных лугов*. К.Д. Степанова (1985) относит сообщества ассоциации к группе ассоциаций *Осоково-вейниково-двукусточниковая, поемная, речная*.

#### Группа формаций *Saussurieto-Geranietosum* — камчатские бореальные и субальпийские мезофитные разнотравные луга

Синтаксономия. В.Л. Комаров (1940) упоминает эти луга под названием «низкотравные луга перелесков и склонов», Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937) называет разнотравные луга «*Prata herbosa*», не определяя их положения в рельефе. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) относит разнотравные луга к формации *Diversiherbosa*, которую включает в группу лесных лугов (*Prata silvatica*). На Южной Камчатке Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) выделяет в равнинной части юго-западного побережья три луговых ассоциации: «*Thalictrum-Sanguisorba-Carex* ass.», «*Angelica ursina-Filipendula-Carex-Thalictrum* ass.» и «*Betula platyphylla-Thalictrum-Carex* ass.». Он считал разнотравные луга наиболее распространенной группой луговых сообществ на Южной Камчатке и выделял в качестве основной ассоциацию под названием «*Thalictrum minus — Sanguisorba tenuifolia — Carex* (sp. varia) ass.».

Л.Н. Тюлина (1936а) выделяет группу ассоциаций *Разнотравные луга*, представленную на Западной Камчатке подгруппой *Разнотравные луга с элементами ширококравья*, которая отличается от южнокамчатских разнотравных лугов постоянным присутствием в сообществах дудника медвежьего (*Angelica ursina*). К.Д. Степанова (1985) относит разнотравные луга к трем группам ассоциаций: *Мелкотравно-злаково-разнотравной*, *Мелкотравно-злаково-осоково-разнотравной* и *Мелкоосоково-разнотравной суховатой*, включая их в два подкласса — *Суходольные луга высоких террас и водоразделов* и *Суходольные луга равнин, пологих склонов гор и увалов*.



Диагностические признаки. По сравнению с сообществами крупнотравных лугов высота травостоя разнотравных лугов значительно ниже, верхние подъярусы имеют меньшую сомкнутость. Видовой состав сообществ разнотравных лугов отличается высоким разнообразием и представлен видами лугового мезофильного разнотравья. Видовая насыщенность сообществ в среднем составляет 25–30 видов, максимальная достигает 39 видов. Характерно участие в луговых сообществах кустарников *Lonicera caerulea* и *Rosa amblyotis* (на приморских склонах — *R. rugosa*).

Распространение. Разнотравные луга широко распространены в речных долинах, на верхних надпойменных террасах, часто перемежаясь с парковыми каменноберезняками. Гораздо реже они встречаются на лесных полянах и на склонах гор.

#### Формация *Angeliceta ursinii* — дудника медвежьего

Синтаксономия. Н.В. Павлов (Павлов, Чижилов, 1937) луга с высоким обилием *Angelica ursina* относил к «высокотравной ушке», хотя при этом он отмечал, что в непосредственной близости к поймам рек в этих сообществах наблюдается участие шеломайника (*Filipendula camtschatica*) и баранника (*Senecio cannabifolius*), а на более высоких террасах эти виды не отмечены. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) включала разнотравно-дудниковые луга с высоким обилием медвежьего корня в группу ассоциаций широколиственных лугов, а такие же луга с невысоким обилием *Angelica ursina* — в группу разнотравных лугов с элементами широколиственного разнотравья.

Распространение. Сообщества формации распространены на дренированных водоразделах и в предгорьях Западной Камчатки. По данным О.А. Чернягиной (устное сообщение), они единично отмечены также в Центральной долине Камчатки (Мильковский р-н, пос. Шаромы).

Группа асс. *Angeliceta ursinii thalictrosa* — василистниково-дудниковые разнотравные луга.

Диагностические признаки. По сравнению с сообществами крупнотравных лугов травостой здесь значительно ниже и верхние подъярусы менее сомкнуты. Для сообществ этой группы ассоциаций характерен богатый видовой состав. Обильны: *Thalictrum minus*, *Angelica ursina*, *Chamerion angustifolium* и другие виды мезофильного разнотравья. Характерно наличие кустарников (*Lonicera caerulea* и *Rosa amblyotis*). Кроме них встречаются также отдельные экземпляры боярышника (*Crataegus chlorosarca*), распространенного в районах, удаленных от морского побережья.

Синэкология. Разнотравные луга широко распространены в речных долинах, на верхних надпойменных террасах, часто перемежаясь там с парковыми каменноберезняками. Частично, по повышенным элементам мезорельефа, они заходят и на первую надпойменную террасу. В меньшей степени они распространены вне крупных речных долин, на лесных полянах и по плоским дренированным днищам и пологим склонам ложков.

Таблица 52

Геоботаническая характеристика разнотравно-дудниковых (1), вейниковых (2), шеломайниковых (3) и кровохлебковых (4) лугов Западной Камчатки

Ярусы, виды	Ассоциации							
	1		2	3	4			
	Номера описаний							
	468	475	482	302	303	905	495	494
<b>Деревья и кустарники, экз.</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>2</b>			<b>5</b>	<b>10</b>
<i>Alnus hirsuta</i> , подрост							5	
<i>Lonicera caerulea</i>	1		1	1				
<i>Rosa amblyotis</i>	5	5	1	1				
<i>Spiraea beauverdiana</i>								10
<i>Crataegus chlorosarca</i>	1	1	1					
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>95</b>	<b>95</b>	<b>100</b>	<b>75</b>	<b>95</b>	<b>80</b>
<i>Angelica ursina</i>	40	10	20		1	1		
<i>Veratrum oxysepalum</i>	20	5	2	10	<1		+	
<i>Thalictrum minus</i>	10	20	20		3	5		
<i>Pleurospermum uralense</i>	20	3			<1			
<i>Carex longirostrata</i>	10	20	1					
<i>Artemisia opulenta</i>	5	3	5		5			
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	3	+	5	1	10	1	+	
<i>Chamerion angustifolium</i>	2	5	3	10	<1			
<i>Calamagrostis langsдорфii</i>	1	1	<1	70	1			+
<i>Trisetum sibiricum</i>	1	1	<1	5	1	1		+
<i>Sanguisorba tenuifolia</i>	2	1	3	1		25	20	20
<i>Geranium erianthum</i>	2	5	3			3	10	
<i>Poa nemoralis</i>	2	+	+					
<i>Filipendula camtschatica</i>	2	1			80			
<i>Viola kamtschadalorum</i>	5	5	1		1	+	+	
<i>Poa radula</i>	1				<1			
<i>Rumex lapponum</i>	1	1	<1		1			
<i>Bromopsis canadensis</i>	+	<1	<1		<1			
<i>Pedicularis resupinata</i>	+	<1	+			1		
<i>Iris setosa</i>	+	<1					1	5
<i>Senecio cannabifolius</i>	+	+	<1				+	
<i>Galium boreale</i>	+	<1			+	+		
<i>Luzula plumosa</i>	+	+					+	+
<i>Filipendula palmata</i>	+					3		
<i>Picris camtschaticum</i>	+	<1	1					
<i>Sedum verticillatum</i>	+	+			+			
<i>Trientalis europaea</i>	+	1	<1	3	1	1	<1	<1
<i>Saussurea oxyodontha</i>	+	<1				1		
<i>Halenia corniculata</i>	+	<1	<1					
<i>Ptarmica macrocephala</i>	+	1				1	1	

## Продолжение таблицы 52

Ярусы, виды	Ассоциации							
	1			2	3	4		
	Номера описаний							
	468	475	482	302	303	905	495	494
<i>Carex microtricha</i>	+	5	1					
<i>Festuca rubra</i>	+	1	+			1	+	+
<i>Allium ochotense</i>	+	+		+	+			
<i>Antriscus aemula</i>	+				3			
<i>Solidago spiraeifolia</i>	+	<1	2				<1	
<i>Aconitum maximum</i>	+	+	<1			1		2
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	+	3	+					3
<i>Botrychium robustum</i>	+	+	+					
<i>Maianthemum dilatatum</i>		20	3				<1	5
<i>Carex falcata</i>		15		1				
<i>Poa plathyantha</i>		3						
<i>Angelica gmelinii</i>		1						
<i>Arabis hirsuta</i>		+						
<i>Dactylorhiza aristata</i>		+					+	
<i>Malaxis monophyllos</i>		+						
<i>Ranunculus propincus</i>		1	+					
<i>Platanthera ditmariana</i>		+	+					
<i>Lycopodium clavatum</i>		+	+					
<i>Moehringia lateriflora</i>		<1				1	<1	
<i>Gentianella auriculata</i>		<1	+			+	+	
<i>Viola epipsiloides</i>			+			1	3	
<i>Cacalia hastata</i>			+					
<i>Equisetum hiemale</i>			<1					
<i>Carex pallida</i>			3					
<i>C. vesicata</i>				2				+
<i>C. schmidtii</i>				20				
<i>Trillium camtschaticense</i>				5				
<i>Trillium camtschaticense</i>				1				
<i>Rubus arcticus</i>				<1				<1
<i>Geum fauriei</i>					2			
<i>Urtica dioica</i>					1			
<i>Heracleum dulce</i>					2			
<i>Angelica genuflexa</i>					<1	1	1	
<i>Parnassia palustris</i>						1	1	
<i>Luzula multiflora</i>						+	+	<1
<i>Carex lasiocarpa</i>						10		
<i>Platanthera tipuloides</i>						+		+
<i>Menyanthes trifoliata</i>						5		
<i>Cypripedium yatabeanum</i>						1		
<i>Equisetum arvense</i>						1	<1	
<i>Polemonium campanuloides</i>						1	+	

Окончание таблицы 52

Ярусы, виды	Ассоциации							
	1		2	3	4			
	Номера описаний							
	468	475	482	302	303	905	495	494
<i>Pedicularis verticillata</i>						+	+	
<i>Carex middendorffii</i>						+	20	10
<i>Oxycoccus palustris</i>						1	20	20
<i>Carex rariflora</i>							15	20
<i>Cornus suecica</i>							+	10
<i>Chamaedaphne calyculata</i>							1	R
<i>Calamagrostis neglecta</i>							<1	<1
<i>Coptis trifolia</i>							<1	3
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>&lt;1</b>	<b>5</b>	<b>&lt;5</b>	<b>25</b>	<b>75</b>
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	2	3	1	+		1	10	15
<i>Brachythecium starkei</i>	1		+		+			
<i>B. erythrorhizon</i>	<1							
<i>Plagiomnium</i> sp.	1		+			1		
<i>Dicranum majus</i>	<1			+				5
<i>Climacium dendroides</i>	<1					1	3	10
<i>Fissidens cristatus</i>	+	+	+					
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	+	+	+	+	+		
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	<1							
<i>Brachythecium salebrosum</i>		2	1	+	5	1		3
<i>Hepaticae</i>		+				+	+	5
<i>Polytrichum juniperinum</i>		+	+					
<i>Sanionia uncinata</i>		<1	+	+	+			
<i>Brachythecium reflexum</i>		<1	1					
<i>Plagiothecium denticulatum</i>								+
<i>Sphagnum warnstorffii</i>						1	3	5
<i>S. girgensohnii</i>						1	5	10
<i>S. angustifolium</i>						+	+	10
<i>Aulacomnium palustre</i>							1	5
<i>Calliergon stramineum</i>							+	1
<i>Pleurozium schreberi</i>								5

Примечание. На пробных площадях также встречены: *Phalaroides arundinacea* — 468 (R), *Milium effusum* — 468 (+), *Carex sordida* — 468 (R), *Aruncus dioicus* — 468 (+), *Ranunculus repens* — 468 (+), *Angelica gmelinii* — 475 (1), *Botrychium lunaria* — 475 (+), *Lilium debile* — 475 (+), *Elymus camtschadalorum* — 475 (+), *Trisetum spicatum* ssp. *molle* — 482 (<1), *Cerastium beringianum* — 482 (+), *Schizachne chinensis* — 482 (+), *Stellaria radians* — 303 (+), *Viola selkirkii* — 303 (+), *Listera cordata* — 905 (+), *Cardamine pratensis* — 905 (+), *Lysichiton camtschaticum* — 905 (+), *Carex angustior* — 905 (+), *Tuidium philibertii* — 468 (+), *Bryhnia novae-anglicae* — 475 (+), *Myuroclada maximoviczii* — 303 (+).

Асс. *Angelicetum ursinii thalictrosus* — разнотравно-василистниково-дудниковая.

Синморфология. Сообщества ассоциации довольно сходны с сообществами группы ассоциаций крупнотравных лугов, так как в их формировании участвуют некоторые виды крупнотравья. В сообществах ассоциации с высоким покрытием отмечен дудник медвежий (*Angelica ursina*) высотой до 2–2,5 м. Травостой сомкнутый. Доминируют виды мезофильного разнотравья, которые формируют 2-й подъярус (средняя высота 60–90 см): *Chamerion angustifolium*, *Artemisia opulenta*, *Thalictrum minus* (10–20%). Развита моховая покров (покрытие до 70%), из мхов обильны: *Brachythecium starkei*, *Pleurozium schreberi*, *Rhodobryum roseum* и др. (табл. 52).

Синэкология. Разнотравные луга с дудником медвежьим наиболее распространены на нормально дренированных местообитаниях по склонам ложков, на лесных опушках и на речных террасах. Микрорельеф ровный или слегка волнистый, кочки отсутствуют.

Формация *Saussurieta pseudo-tilesii* – *Geranieta erianthis* —  
соссюреево-гераниевая

Сообщества формации описаны в Кроноцком заповеднике под названием *Saussurieta-Geranieta* — соссюреево-гераниевые разнотравные луга (Нешатаева, Фет, 1994б). Широко распространены в лесном поясе — на приморских равнинах, в предгорьях, в речных долинах, на верхних надпойменных террасах, иногда чередуются с участками парковых каменноберезняков.

Асс. *Saussurieta-Geranietum thalictrosus* — соссюреево-гераниево-василистниковая.

Синморфология. Травостой сомкнутый (общее покрытие до 90%), его средняя высота 60–70 см. С наибольшей константностью и обилием встречаются: *Thalictrum minus* (15–20%), *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Artemisia opulenta*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Sanguisorba tenuifolia*. Кроме того, с высоким постоянством отмечены: *Moehringia lateriflora*, *Pedicularis resupinata*, *Cirsium kamschaticum*, *Carex falcata*, *Lilium debile*, *Angelica gmelinii*, *Senecio cannabifolius*, *Rubus arcticus*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea* и др. Моховой покров развит слабо, единично отмечены: *Brachythecium reflexum*, *Pleurozium schreberi* и др. (табл. 53).

Синэкология. Сообщества ассоциации распространены на лесных опушках, речных террасах и безлесных склонах гор на высотах от 100 до 700 м над уровнем моря. Микрорельеф довольно ровный, иногда слегка волнистый.

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны в Кроноцком заповеднике (Нешатаева, Фет, 1994б). В пределах ассоциации мы выделяем четыре субассоциации: subass. *typicum* (с преобладанием *Thalictrum minus*), subass. *lerchenfeldiosum* (с преобладанием *Lerchenfeldia flexuosa* и *Maianthemum dilatatum*), subass. *thermopsidosum lupinoidis* (с преобладанием *Thermopsis lupinoides*), subass. *sanguisorbosum tenuifolii* (с преобладанием *Sanguisorba tenuifolia*).



## Окончание таблицы 53

Ярус, виды	Номера описаний										С
	601	706	101	109	304	205	208	105	301	405	
<i>Anaphalis margaritacea</i>				1	+			1		2	II
<i>Lycopodium clavatum</i>			5			3				+	II
<i>Halenia corniculata</i>				+		1	+			+	II
<i>Luzula multiflora</i>	+				+		+			+	II
<i>Equisetum arvense</i>				1			+	+		+	II
<i>Galium boreale</i>				+		+			+	1	II
<i>Viola epipsiloides</i>			+					+	+		II
<i>V. sachalinensis</i>			+			1				+	II
<i>Hypericum kamtschaticum</i>				+		1				1	II
<i>Ptarmica kamtschatica</i>				1				+		+	II
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>						3	3			5	II
<i>Carex microtricha</i>			1				+			3	II
<i>Deschampsia paramuschirensis</i>				+	5	10				5	II
<i>Vaccinium minus</i>							+		+	10	II
<b>Моховой ярус, покрытие, %</b>	<b>3</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>+</b>	<b>+</b>	<b>1</b>	<b>15</b>	
<i>Brachythecium reflexum</i>	1	+	1		+	+					III
<i>Pleurozium schreberi</i>						+			1	10	II
<i>Sanionia uncinata</i>	1			5		+					II
<i>Dicranum majus</i>				2		+				+	II
<i>Hepaticae</i>				3		+				5	II
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>					+	+			+		II
<i>Polytrichum juniperinum</i>					1	+				+	II
<i>Ptilidium ciliare</i>						+			+	+	II

Примечание. На пробных площадях также встречены: *Bistorta vivipara* — 601 (1), 208 (+); *Salix udensis* — 601 (+); *Malaxis monophyllos* — 101 (+), 405 (+); *Botrychium boreale* — 101 (+); *B. robustum* — 601 (+); *Poa nemoralis* — 601 (3); *Calamagrostis sesquiflora* — 109 (1); 208 (5); *Viola langsдорфii* — 109 (+); *Bromopsis pumpelliana* — 109 (1), 405 (1); *Viola biflora* — 101 (+), 205 (+); *Poa alpigena* — 101 (+), 208 (+); *Arabis hirsuta* — 304 (+); *Filipendula kamtschatica* — 304 (1), 105 (1); *Poa macrocalyx* — 304 (+), 405 (+); *Cacalia kamtschatica* — 304 (+); *Athyrium filix-femina* — 304 (+); *Ophelia tetrapetala* — 205 (+), 405 (3); *Luzula rufescens* var. *macrocarpa* — 205 (+), 208 (+); *Agrostis* sp. — 205 (+), 405 (+); *Empetrum nigrum* — 208 (+), 301 (+); *Alnus kamtschatica* — 105 (2); *Dactylorhiza aristata* — 105 (+), 405 (+); *Racomitrium* sp. — 105 (+); *Leymus mollis* — 301 (+); *Vaccinium uliginosum* — 301 (+), 405 (1); *Luzula plumosa* — 405 (+); *Linnaea borealis* — 405 (+); *Coptis trifolia* — 405 (+); *Carex koraginensis* — 405 (+); *Cladina arbuscula* — 405 (+); *Climacium dendroides* — 109 (1); *Saussurea oxyodonta* — 601 (1), 101 (1); *Gentianella auriculata* — 101 (+), 109 (+); *Pedicularis chamissonis* — 109 (1), 405 (+).

Асс. *Saussuriето-Geraniетum varioherbosum* — разнотравно-сосюрьево-гераниевая.

Синморфология. Сообщества ассоциации характеризуются высоким разнообразием флористического состава: на пробной площади насчитывается до 35 ви-

дов сосудистых растений. Проективное покрытие травяного яруса составляет 80–85%. Доминирует *Geranium erianthum*, содоминируют *Saussurea pseudo-tilesii* и *Chamerion angustifolium*. Константны: *Solidago spiraefolia*, *Picris kamtschatica*, *Viola selkirkii*, *Castilleja pallida*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. Характерно участие майника (*Maianthemum dilatatum*), полыни (*Artemisia opulenta*), подмаренника (*Galium boreale*), василистника (*Thalictrum minus*). С высоким постоянством встречается шиповник (*Rosa amblyotis*). В напочвенном покрове отмечены разреженные дернинки мхов (покрытие до 5%): *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum majus*, *Rhodobryum roseum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus* и др.

Сообщества ассоциации распространены на приморских равнинах и выровненных участках высоких речных террас, находящихся на значительном удалении от моря. Встречаются в восточных, западных, центральных и южных районах полуострова.

Субасс. **typicum** — типичная. Диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. **festucetosum rubrae** — овсяницева. Сообщества субассоциации характеризуются значительным обилием *Festuca rubra* и участием *Chamerion angustifolium*, *Iris setosa*, *Leymus mollis*. Общее проективное покрытие травяного яруса 90%. Встречаются на приморских равнинах западного и восточного побережий.

Субасс. **calamagrostidosum langsdorffii** — вейниковая. Сообщества субассоциации характеризуются значительным обилием *Calamagrostis langsdorffii* и участием *Chamerion angustifolium*, *Cirsium kamtschaticum*, *Veratrum oxysepalum*. Встречаются в долинах рек и в предгорьях Центральной и Восточной Камчатки. Описаны в Кроноцком заповеднике под названием асс. *Saussuriето-Geranium calama-grostidosum* (Нешатаева, Фет, 1994б).

Субасс. **chamerosum angustifolii** — кипрейная. Сообщества субассоциации отличаются высоким покрытием *Chamerion angustifolium* (30–40%) и единичным участием кустарников (*Lonicera caerulea*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*). Встречаются на опушках каменноберезовых лесов и ольховников в центральных и восточных районах Камчатки. Описаны в Кроноцком заповеднике под названием асс. *Saussuriето-Geranium chamerosum* (Нешатаева, Фет, 1994б).

Субасс. **rhododendrosum aurei** — золотисторододендроновая. Сообщества субассоциации характеризуются значительным обилием *Rhododendron aureum* и участием карликовых ив (*Salix arctica* ssp. *crassijulis*, *S. chamissonis*). Встречаются в поясе стлаников.

Группа формаций ***Sanguisorbetosum tenuifolii*** — бореальные и субальпийские гигромезофитные разнотравные луга

Формация ***Irideta setosi*** — ирисовые луга

Диагностические признаки. Сообщества формации имеют гигромезофитный характер, в их сложении преобладают виды-гигромезофиты, участвуют луговые мезофиты.



Асс. *Iridetum sanguisorbosum* — кровохлебково-ирисовая.

Общее покрытие травостоя 50%, в 1-м подъярусе преобладают ирис (*Iris setosa*) — 15% и кровохлебка (*Sanguisorba tenuifolia*) — 10%, обильны осоки: *Carex appendiculata* (5%), *C. pyrophylla* (5%), *C. microtricha* (1%), *C. schmidtii* (1%), единично встречаются: *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii* (1%), *Juncus filiformis*, *Luzula macrocarpa*, *Angelica genuflexa*, *Geranium erianthum*, *Pedicularis resupinata*, *Acetosa lapponica*, *Solidago paramuschirensis*, *Thalictrum minus*, *Poa arctica*, *Festuca rubra*, *Phleum alpinum*, *Picris kamtschatica*. Во 2-м подъярусе обильна княженика (*Rubus arcticus*) — 10%, встречаются: *Trientalis europaea*, *Lycopodium clavatum*, *Moehringia lateriflora*. Характерен хорошо развитый моховой ярус — общее покрытие 70%. Из мхов доминирует *Climacium dendroides* (50%), обильны *Aulacomnium palustre* (15%) и *Polytrichum commune* (5%). Единично отмечен лишайник *Peltigera aphthosa*. На пробной площади встречен единичный подрост ивы (*Salix udensis*) высотой 0,5 м.

Синэкология. Сообщества ассоциации распространены небольшими участками по берегам рек и озер, по окрайкам болот. Почвы дерново-торфянистые. Микрорельеф волнистый или слабокочковатый.

Синдинамика. Ирисовые луга часто встречаются вокруг поселков, где, по-видимому, имеют производный характер и связаны с антропогенными нарушениями, а также с интенсивным выпасом. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) упоминает чистый ирисовый луг на пастбище в окрестностях с. Начики. Нами отмечены ирисовые луга на побережье Курильского озера в окрестностях бывшего ительменского поселения (остатки неглубоких ям на месте землянок). Возраст нарушений 150–200 лет.

Формация *Sanguisorbeta officinalis-tenuifolii* — кровохлебковые луга

Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) выделял в равнинной части юго-западного побережья Камчатки ассоциацию «*Thalictrum-Sanguisorba-Carex* ass.» с высоким обилием кровохлебки (*Sanguisorba tenuifolia*) и участием осок. Эта ассоциация соответствует группе ассоциаций шикшево-разнотравных лугов, выделенных на западном побережье Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001).

Асс. *Sanguisorbetum varioherbosum* — разнотравно-кровохлебковая.

Общее покрытие травяного яруса 80–90%. В 1-м подъярусе с высоким покрытием встречается *Sanguisorba tenuifolia*; во 2-м подъярусе обильны: *Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*, *Carex pallida*; в 3-м подъярусе преобладает *Empetrum nigrum*. В мохово-лишайниковом ярусе (общее покрытие 50–70%) отмечены: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Peltigera aphthosa*.

Сообщества ассоциации встречаются на надпойменных террасах, пологих склонах, в депрессиях рельефа, по окрайкам болот, берегам озер. Отмечены на Западной Камчатке (Тюлина, 1936а, 2001) и Южной Камчатке (Hultsn, 1974).

Класс формаций *Parageetosa calthifolii* — микротермные (субальпийские) мезофитные и гигромезофитные луга

Субальпийские луга широко распространены в горных районах Южной, Центральной и Восточной Камчатки на высотах от 500–800 м над уровнем моря (в южных районах) до 1000 м (в центральных районах), в поясе стлаников. Они приурочены к хорошо увлажненным местообитаниям, обычны в перегибах рельефа, на склонах речных долин, по берегам горных речек и ручьев, в блюдцеобразных понижениях, котловинах и западинах, где накапливается снег.

Синтаксономия. На Южной Камчатке Э. Хультен (Hultsn, 1974) выделил четыре ассоциации субальпийских лугов под названиями: «*Artemisia arctica* — *Solidago (virga aurea)* — *Viola langsdorffii* ass.», «*Artemisia arctica* — *Solidago (virga aurea)* — *Salix “arctica”* ass.», «*Artemisia arctica* — *Rhododendron kamtschaticum* — *Salix “arctica”* ass.» и «*Artemisia trifurcata* — *Salix “arctica”* — *Oxytropis (sp. varia)* ass.». Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937) и В.Л. Комаров (1940) включали эти сообщества в группу альпийских лугов (*Prata alpina*), подчеркивая высокую сомкнутость и компактность их напочвенного покрова. При этом Н.В. Павлов отличал субальпийские и альпийские луга (*Prata alpina*) от высокогорных альпийских лужаек (*Pratula alpina*), для которых характерен пятнистый, изорванный покров, разделенный на отдельные луговинки.

Группа формаций *Parageetosum calthifolii* — субальпийские мезофитные луга  
Формация *Parageeta* — лжегравилатовые луга

Сообщества формации характеризуются доминированием лжегравилата калужницелистного (*Parageum calthifolium*). Встречаются на высотах 500–700 м над уровнем моря, приурочены к нивальным местообитаниям. Распространены в южных районах полуострова (Усть-Большерецкий и Елизовский р-ны). Описаны нами на территории Южно-Камчатского заказника и чуть севернее: на северном берегу Курильского озера, на вулканических плато вулканов Ильинский и Желтовский (Нешатаева, Нешатаев, 1993; Нешатаева, 2002а). Отмечены нами на вулканическом плато Толмачев дол. По данным В.В. Якубова и О.А. Чернягиной (2004), лжегравилатовые луга встречаются и севернее — в Усть-Камчатском районе (в горах Срединного хр.).

Асс. *Parageetum geraniosum* — гераниево-лжегравилатовая. Сообщества ассоциации распространены на высотах 500–700 м над ур. моря в поясе стлаников. Характеризуются доминированием лжегравилата калужницелистного (*Parageum calthifolium*) — проективное покрытие 20–75%. С высоким обилием и постоянством встречаются: *Geranium erianthum*, *Artemisia arctica*, *Solidago paramushirensis*. Также константны: *Viola langsdorffii*, *V. biflora*, *Pedicularis chamissonis*, *Cirsium kamtschaticum* и др. Мохово-лишайниковый ярус разрежен, мхи встречаются единично. Отмечены: *Sanionia uncinata*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *D. brevifolium*, *Polytrichum commune*, *Brachythecium reflexum* и др. Лишайники от-

сутствуют. Сообщества ассоциации приурочены к гигромезофильным мезотрофным местообитаниям.

Асс. *Parageetum rhododendrosum kamtschaticae* — камчатскорододендрово-лжегравилатовая. Сообщества ассоциации распространены на высотах 700–850 м над ур. моря и характеризуются приуроченностью к более хионофильным местообитаниям, чем сообщества асс. *Parageetum geraniumum*. Выражен кочкарный микрорельеф. В видовом составе сообществ присутствует группа тундровых видов. На кочках преобладают кустарнички, между кочками обильны виды субальпийского разнотравья. Флористический состав сообществ ассоциации близок к составу сообществ асс. *Parageetum geraniumum*, важным отличием и диагностическим признаком является присутствие группы тундровых кустарничков и лишайников (табл. 54). В составе сообществ ассоциации доминирует рододендрон камчатский (*Rhododendron camtschaticum*), встречающийся с проективным покрытием 20–60%, содоминирует *Parageum calthifolium* (10–20%). С высоким постоянством встречаются: *Artemisia arctica*, *Geranium erianthum*, *Phyllodoce aleutica*, *Carex hakkodensis*, *Vaccinium uliginosum*, *Coptis trifolia*, *Tilingia ajanensis*, *Calamagrostis sesquiflora*. Мохово-лишайниковый ярус образован мхами: *Pleurozium schreberi*, *Racomitrium sudeticum*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Polytrichum commune*, *Polytrichastrum alpinum* и др. Характерно постоянное присутствие лишайников (*Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica*, *Cladonia gracilis*, *C. amaurocraea* и др.), общее проективное покрытие которых не превышает 5%. По флористическому составу сообщества ассоциации являются переходными от гераниево-лжегравилатовых субальпийских лугов к кустарничковым горным тундрам. На это впервые обратил внимание Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974).

Асс. *Parageetum sibbaldiosum nivalis* — зиббальдиево-лжегравилатовая.

Синморфология. Сообщества ассоциации представляют собой нивальные лужайки. Они характеризуются разреженным травяно-кустарничковым ярусом (покрытие 20–40%), в сложении которого с высокой константностью участвуют: *Parageum calthifolium* (покрытие 5–10%), *Sibbaldia procumbens* (5–7%), *Artemisia arctica* (1–5%), *Diapensia obovata* (1–5%), *Oxyria digyna* (1–2%), *Primula cuneifolia*, *Saxifraga merkii*, *Veronica stelleri*. Прочие виды встречаются единично. По флористическому составу нивальные сообщества занимают промежуточное положение между горными кустарничковыми тундрами и субальпийскими лугами и, по-видимому, являются различными стадиями развития либо тех, либо других.

Синэкология. Нивальные сообщества и группировки распространены на горных склонах близ тающих снежников и обычно приурочены к каменистым россыпям. Они представляют собой различные стадии зарастания россыпей и осыпей, застывшие в своем сукцессионном развитии, поскольку за очень короткий вегетационный сезон большинство видов приснежных местообитаний не успевает полностью пройти свой фенологический цикл и уходит под снег без плодов и семян. В составе нивальных сообществ характерны хионофильные виды и эфе-

Таблица 54

## Геоботаническая характеристика сообществ субальпийских лугов Южной Камчатки

Ярусы, виды	Ассоциации													
	<i>Parageetum geranium</i>						<i>Parageetum rhododendrosium kamschaticae</i>							
Номера описаний	525	544	561	564	522	С	505	527	571	575	577	511	508	С
Высота над уровнем моря, м	790	610	820	850	540		845	750	560	750	800	890	900	
Экспозиция склона	ЮЗ	З	ЮЗ	З	Ю		ЮЗ	Ю	ЮЗ	С	ровно	ЮЗ	З	
Крутизна склона, градусы	10	5	20	25	25		10	10	5	20	0	25	15	
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>90</b>	<b>90</b>	<b>80</b>		<b>95</b>	<b>80</b>	<b>85</b>	<b>90</b>	<b>90</b>	<b>75</b>	<b>50</b>	
<i>Parageum calthifolium</i>	30	75	20	50	40	V	10	15	20	20	10	15	1	V
<i>Artemisia arctica</i>	5	1	20	+	1	V	5	2	1	1	1	1	1	V
<i>Geranium erianthum</i>	40	10	10	25	10	V	5	3	1	1	10	1		V
<i>Solidago paramuschirensis</i>	15	5	5	10	1	V	10	1	1	3	10	5	1	V
<i>Carex koraginenensis</i>	1	1	1	2	1	V	1	1	5	1	1	1	1	V
<i>Rhododendron kamschaticum</i>	2		5	1	1	IV	20	40	60	60	60	40	15	V
<i>Viola langsdorfii</i>	1	1	+	2	1	V			+	1		1	1	III
<i>V. biflora</i>	1	+	+		+	IV	+			1		+	+	III
<i>Carex hakkodensis</i>	1			1	5	III	1	1	2	1	+	1		V
<i>Phyllodoce aleutica</i>	1	1	1		1	IV		5	4	3	3	10	2	V
<i>Cirsium kamschaticum</i>	5	1	+	1	15	V	5	1	1		+	1		IV
<i>Pedicularis chamissonis</i>	+	+	1	+	+	V		1	1		1			IV
<i>Veronica stelleri</i>			1	1	+	III	+		+	1			+	III
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	1		3	1	+	IV		1	1	1	+	1	1	V
<i>Tilingia ajanensis</i>			+	1		II	+	2	1		1	+	1	IV
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	1	1	1	1	1	V	+		+		1			III
<i>Coptis trifolia</i>	+					I	+	+	2	1	+	+		V
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>			5	1		II	1			2	1	1	2	IV
<i>Sieversia pentapetala</i>			1	1	1	III	5			+		1	10	III
<i>Rhododendron aureum</i>			5			I	3	+	1	1			+	IV
<i>Trientalis europaea</i>	1				+	II	+	1	+	1				III
<i>Vahlodea flexuosa</i>		1		+	+	III	+	+	+		+			III
<i>Veratrum oxysepalum</i>	1	+			1	III	+	1	1					III
<i>Trollius riederanus</i>	1				2	II		2	1		+	1		III
<i>Empetrum nigrum</i>	1		1		1	III	+			+				II
<i>Primula cuneifolia</i>		+	+			II	+					1	+	III
<i>Vaccinium uliginosum</i>							1		1	1	1	1	1	V
<i>Iris setosa</i>	3				1	II		5	1	3				III
<i>Diphysastrum alpinum</i>	1					I	10		1	1				III
<i>Agrostis mertensii</i>		1	3	1		III			1					I
<i>Carex micropoda</i>		1	+	1		III							1	I
<i>Anemonastrum sibiricum</i>				1		I	1			1		1	1	III
<i>Bistorta vivipara</i>				1		I	1			+		+		III

Окончание таблицы 54

Ярусы, виды	Ассоциации													
	<i>Parageetum geranium</i>						<i>Parageetum rhododendrosium kamtschaticae</i>							
Номера описаний	525	544	561	564	522	С	505	527	571	575	577	511	508	С
<i>Diphasiastrum sitchense</i>			1		+	II					+	3	5	III
<i>Campanula chamissonis</i>			1	+		II	+				+		+	III
<i>Loiseleuria procumbens</i>				+		I	+			1		1	1	III
<i>Phyllodoce caerulea</i>				3		I	5					1	3	III
<i>Hieracium triste</i>					+	I	+		+				+	III
<i>Luzula kjellmanniana</i>	+		1			II	1							I
<i>Salix arctica</i>		1	25			II							5	I
<i>S. chamissonis</i>		1				I	10			1		10		III
<i>Rhodiola integrifolia</i>		1			+	II			+					I
<i>Juncus beringensis</i>		2	1			II						1		I
<i>Maianthemum dilatatum</i>								1	1	5				III
<i>Harimanella stellerana</i>										1		1	5	III
<i>Cassiope lycopodioides</i>										+	+		2	III
<i>Lloydia serotina</i>											+	1	+	III
<i>Arctica nana</i>							+				+		1	III
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>1</b>		<b>10</b>	<b>20</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	
<i>Dicranum congestum</i>	1		2	1		III				1		1		II
<i>Polytrichum commune</i>		+	1			II			1	2	1	+		III
<i>P. piliferum</i>		+	1			II		1			1	+		III
<i>P. juniperinum</i>				+		I			1					I
<i>Sanionia uncinata</i>			1	1		II	1		1		1	5		III
<i>Hypnum pratense</i>	+	1			1	III		2				+	1	III
<i>Racomitrium heterostichum</i>							1					5	8	III
<i>R. sudeticum</i>			+	+		II								
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>			2			I		+	+	1				III
<i>Dicranum majus</i>	1		+			II	1	5	2	2	5			IV
<i>Pleurozium schreberi</i>								10	+	1	+			III
<i>Brachythecium reflexum</i>	1				1	II		2						I
<i>Polytrichastrum alpinum</i>							+				1		1	III
<i>Cladina rangiferina</i>	1					I	1	+	+	2	1	1	5	V
<i>Cladonia amaurocraea</i>							2	+	1			+	1	IV
<i>Cetraria islandica</i>							1		1		3	1	1	IV
<i>Cladonia gracilis</i>	1			+		II	+	+		3	2			III
<i>C. ectocyna</i>			1			I	1		+		+			III

Примечание. На пробных площадях также встречены: *Alnus kamtschatica* — 508(+); *Spiraea beauverdiana* — 508 (+); *Lonicera caerulea* — 575(1); *Salix reticulata* — 508 (5); *Carex lyngbyei* ssp. *cryptocarpa* — 535 (+); *Angelica gmelinii* — 522 (1); *Trisetum sibiricum* — 525 (+); *Thalictrum minus* — 525 (+), 522 (+); *Ptarmica macrocephala* — 544 (+); *Salix polaris* — 544 (+); *Sibbaldia*

мероиды с укороченным фенологическим циклом. В остальном в сообществах представлены виды субальпийских лугов и горных тундр, причем набор их сильно варьирует. Большинство видов нивальных сообществ представлено единичными экземплярами или небольшими синузиями, их проективное покрытие не превышает 1–2%. Горизонтальная структура сообществ крайне неоднородна и зависит от степени каменистости субстрата и скорости стаивания снежника. Поскольку нивальные сообщества динамически неоднородны, их синтаксономическое положение остается довольно неясным и требует дальнейшего изучения.

Группа формаций *Juncetosum beringensis* —  
субальпийские гигромезофитные луга

Формация *Junceta beringensis* — ситника берингийского

Ситниково-осоковые лужайки распространены на высотах 700–800 м над ур. моря, в поясе стлаников. Они, как правило, приурочены к ложбинам стока и долинам горных ручьев. Сообщества формации встречаются в местообитаниях с обильным проточным увлажнением, часто на месте стаявших снежников. Занимая незначительные площади, они отличаются своеобразной флористической композицией, высокой степенью хионофильности и специфичностью экологической приуроченности. Представлены одной формацией и одной ассоциацией. Описаны в Южно-Камчатском заказнике, в Ключевской группе вулканов и в Кроноцком заповеднике. Встречены также в горах Срединного хр. (окр. пос. Эссо и в районах Авачинского и Мутновского вулканов).

Асс. *Juncetum beringensis caricosum hakkodensis* — осоково-ситниковая.

Сообщества ассоциации образованы гигрофильными видами, обычно в них доминируют *Juncus beringensis* (покрытие 15–20%) и *Carex hakkodensis* (5–20%). Обильны также *Iris setosa* (10%), *Carex micropoda* (5%), *C. limosa* (5%). С высокой константностью встречаются: *Parageum calthifolium*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Viola langsдорffii*, *V. epipsiloides*, *Trollius riederanus*. Имеется раз-

---

*procumbens* — 544 (+), 564 (1); *Saussurea oxyodontha* — 544 (1); *Carex ktausipali* — 561 (1); *Deschampsia paramushirensis* — 564 (1), 505 (1); *Aruncus dioicus* — 522 (+); *Oreopteris quelpar-tensis* — 527 (5); *Equisetum arvense* — 561 (1); *Festuca rubra* — 522 (+); *Oxytropis revoluta* — 508 (1); *Carex nesophila* — 561 (+); *Luzula multiflora* — 564 (1), 575(1); *L. wahlenbergii* — 564 (1); *Viola epipsiloides* — 527 (+); *Sanguisorba tenuifolia* — 571 (2); *Listera cordata* — 575 (+); *Lycopodium annotinum* — 575 (+); *Salix kurilensis* — 575 (1); *Viola sachalinensis* — 577 (+); *Luzula oligantha* — 577 (+); *L. tundricola* — 511 (1); *Carex flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii* — 508 (1); *Gentiana glauca* — 508 (+); *Lagotis glauca* — 508 (1); *Mertensia pubescens* — 508 (+); *Trisetum spicatum* ssp. *alascanum* — 544 (+); *Vaccinium minus* — 505 (+); *Mnium* sp. — 522 (+); *Dicranum spadiceum* — 508 (+); *D. brevifolium* — 525 (1); *Ceratodon purpureus* — 525 (1); *Hypnum subimponens* — 508 (1); *Leptobryum pyriforme* — 525 (+); *Brachythecium erythrorrhizon* — 577 (3); *Kiaeria starkei* — 564 (1); *Tayloria lingulata* — 522 (1); *Hepaticae* — 525 (+), 561 (+); *Cladina arbuscula* — 508 (4), 505(1); *Cladonia macroceras* — 505 (1); *C. lepidota* — 577 (+); *C. digitata* — 577 (+); *C. macrophylloides* — 577 (+); *C. alaskana* — 575 (+); *Peltigera* sp. — 522 (+).

витый моховой ярус (покрытие 10–15%), образованный *Sanionia uncinata*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Plagiothecium denticulatum* и печеночными мхами.

Вдоль горных ручьев в стланиковом поясе встречаются своеобразные субальпийские микротермные гигрофитнотравяные сообщества с участием *Oxyria digyna*, *Saxifraga nelsonniana*, *Juncus beringensis*, *Athyrium americanum*. Отмечены также: *Ranunculus sulphureus*, *Sibbaldia procumbens*, *Carex hakkodensis*, *C. micropoda*, *C. koraginensis*, *Viola biflora*, *V. epipsiloides*, *Glyceria alnasteretum*, *Taraxacum dilutum*, *Epilobium alpinum*, *Trollius riederanus* и др. Общее проективное покрытие травяного яруса обычно не превышает 30–40%. Развит моховой ярус (покрытие до 50%) в виде моховых ковров, образованных *Philonotis fontana*, *Warnstorfia exannulata*, *Meesia triquetra*, *Bryum* sp., *Marchantia* sp. Встречаются также: *Polytrichum juniperinum*, *Brachythecium erythrorrhizon*, *Rhytidium rugosum*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*. По флористическому составу эти приручейные сообщества сходны с нивальными группировками, отличаясь от последних отсутствием группы тундровых видов. Встречаются гигрофитнотравяные сообщества небольшими участками, довольно редко, обычно приурочены к хионофильным местообитаниям по берегам холодных ручьев и к верховьям рек, где длительное время задерживается снег. Синтаксономическое положение гигрофитнотравяных сообществ остается неясным.

#### 4.6.3. Приморские галофитные луга

Класс формаций *Leymetosa mollis* (*Prata halophytica*) — приморские галофитные луга

Приморские луга тянутся узкой полосой вдоль побережья Охотского моря и Тихого океана, причем ширина этой полосы может в значительной степени варьировать. Если на западном побережье в районе Тигиля ее ширина составляет 200–300 м, то на восточном побережье (в Кроноцком заповеднике) до 800 м. Основным экологическим фактором является влияние моря, поэтому приморские луга имеют много общего в строении на всем протяжении тихоокеанского побережья Камчатки и берегов прилегающих Охотского и Берингова морей.

Сообщества приморских лугов повсеместно распространены вдоль пляжей и у подножия первой приморской террасы. Они также развиты на склонах и вершинах приморских береговых валов и на первой приморской террасе. Общая протяженность приморских сообществ в глубь территории чаще всего невелика и составляет обычно от нескольких десятков метров до нескольких сотен. Сообщества приморских лугов распространены на пологих берегах, в бухтах и устьях крупных рек тихоокеанского побережья и широко развиты практически на всем протяжении охотоморского побережья полуострова. Исключение составляют крутые, обрывистые берега и скалистые мысы, где на скалах преобладают своеобразные приморские петрофитные группировки.

Первые упоминания о приморских лугах встречаются у С.П. Крашенинникова (1755). Первое флористическое описание приморских лугов привел В.Л. Комаров (1937, 1940). Он указал 131 вид сосудистых растений приморской зоны и проследил закономерности изменения видового состава растительных группировок по мере удаления от океана. Первая геоботаническая характеристика приморских лугов Южной Камчатки дана Э. Хультемом (Hultsn, 1974). К.Д. Степанова (1985) подразделяет приморские луга на два подкласса — *Прибрежные луга незакрепленных песков морских побережий* и *Прибрежные луга закрепленных морских песков*.

Нами изучены приморские луга восточного и западного побережий Камчатки (Нешатаева, 1988б, 2002а; Нешатаева, Фадеев, 1988; Нешатаева, Фет, 1994б). При статистической обработке 56 описаний приморских лугов западного и восточного побережий с помощью корреляционного анализа было выделено 5 плеяд взаимосопряженных видов.

**1. Пляжная (маршевая) плеяда** приурочена к пляжной полосе. Включает виды-галосуккуленты с мясистыми листьями, накапливающими воду (приспособление к засолению): *Senecio pseudo-arnica*, *Honckenya peploides*, *Mertensia maritima*, *Chorisis repens*. Первые экземпляры крестовника встречаются в 15–20 м от уреза воды. На несколько большем расстоянии от океана произрастают *Lathyrus japonicus* и псаммофит *Leymus mollis*. Все эти виды, находясь в непосредственной близости от океана, испытывают на себе его прямое воздействие в виде волн, холодных морских туманов и соленых брызг.

**2. Пляжно-луговая плеяда** приурочена к молодым приморским валам (1-й береговой вал — 25–35 м от океана). К ней относятся виды-галомезофиты: *Ligusticum scoticum* ssp. *hultenii*, *Arctopoa eminens*, а также виды-эумезофиты с широким экологическим диапазоном: *Trientalis europaea* ssp. *arctica*, *Ptarmica camtschatica*.

**3. Луговая плеяда** приурочена к средним приморским береговым валам или, в соответствии с классификацией К.Д. Степановой (1985), к закрепленным пескам морских побережий. Ядро плеяды образуют луговые мезофиты: *Iris setosa*, *Rubus arcticus*, *Fritillaria camtschaticensis*, *Festuca rubra*, *Chamerion angustifolium*, *Carex gmelinii*, *Sanguisorba officinalis*, *Pedicularis verticillata*, *Saussurea pseudotilesii*, *Veratrum oxysepalum*, *Angelica gmelinii*. Находясь на большем расстоянии от уреза воды, чем виды предыдущей плеяды, не испытывают на себе прямого воздействия океана.

**4. Тундровая плеяда** приурочена к древним береговым валам и высоким террасам, удаленным от океана. Ядро плеяды составляют мезопсихрофильные тундровые кустарнички: *Vaccinium minus*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens* и другие виды приморских тундр: *Chamaepericlymenum suecicum*, *Astragalus alpinus*. Сообщества с участием видов этой плеяды являются переходными от приморских лугов к приморским кустарничковым тундрам.

**5. Лугово-лесная плеяда** характерна для закрепленных песков морских побережий, средних и высоких приморских террас. Эта плеяда состоит из лугово-



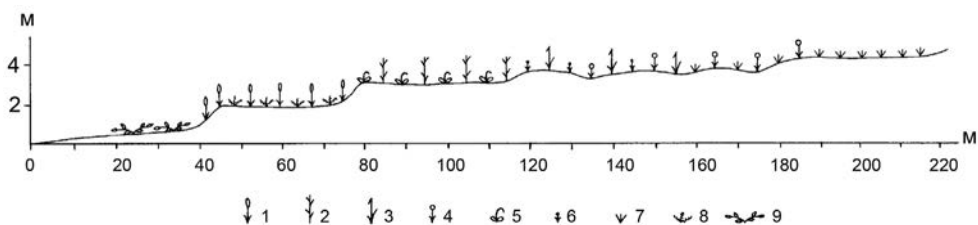


Рис. 16. Геоботанический профиль через приморские луга Восточной Камчатки. Цифрами обозначены наиболее обильные виды: 1 — *Leymus mollis*, 2 — *Chamerion angustifolium*, 3 — *Calamagrostis langsdorffii*, 4 — *Geranium erianthum*, 5 — *Rubus arcticus*, 6 — *Chamaepericlymenum suecicum*, 7 — *Empetrum nigrum* + *Vaccinium uliginosum*, 8 — *Lathyrus japonicus*, 9 — *Mertensia maritima*.

лесных мезофитов широкого экологического ареала и экологически занимает промежуточное положение между 3-й и 4-й плеядами. Образована видами, характерными для разнотравных лугов лесного пояса, каменноберезовых лесов, и лесных опушек. Ядро плеяды образуют: *Galium boreale*, *Thalictrum minus*, *Rosa amblyotis*, *Solidago spiraeifolia*, *Maianthemum dilatatum*, *Equisetum arvense*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium erianthum*, *Carex microtricha*.

Флористический состав и структура сообществ приморских лугов тесно связаны с расстоянием от берега моря (рис. 16) и подчинены единым закономерностям на всем протяжении их ареала. На приморской пляжной полосе и у подножия первого берегового вала встречаются несомкнутые группировки приморских галофитов, образующих одновидовые синузиды и микрогруппировки. Первые растения встречаются на расстоянии 25–30 м от уреза воды. Открытые группировки образуют виды 1-й плеяды — галосуккуленты мертензия (*Mertensia maritima*), морянка (*Honckenya peploides*), крестовник (*Senecio pseudo-arnica*), полынь Стеллера (*Artemisia stelleriana*), латук ползучий (*Chorisia repens*). В пляжной полосе восточного побережья южнее устья р. Новый Семячик распространена осока крупноголовая (*Carex macrocephala*). Эти виды не образуют сомкнутых группировок: особи удалены друг от друга на расстоянии 50–60 см, их суммарное проективное покрытие обычно не превышает 10%. Растения мертензии и морянки нередко образуют густые сомкнутые клоны до 1 м в диаметре. По мере удаления от океана проективное покрытие сообществ возрастает до 30%, появляются отдельные особи волоснеца мягкого (*Leymus mollis*) и чины японской (*Lathyrus japonicus*). Разреженные группировки сменяются сомкнутыми сообществами, сохраняющими синузидальную горизонтальную структуру. Почвы неразвитые маршевые, представляют собой засоленные приморские пески.

Группа формаций *Leymetosum mollis* — приморские псаммогалофитные луга

На склонах первого берегового песчаного вала встречаются сомкнутые сообщества с преобладанием волоснеца мягкого (*Leymus mollis*), характеризующиеся

низким флористическим разнообразием. Приморские волоснецовые луга представлены одной формацией и тремя ассоциациями.

Формация *Leymeta mollis* — волоснецовая

Асс. *Leymetum mollis* — волоснецовая. Сообщества ассоциации распространены на первом береговом песчаном валу. Проективное покрытие травяного яруса 60–75%. Доминирует волоснец мягкий (*Leymus mollis*), его покрытие составляет 20–30%. В составе сообществ встречаются: *Senecio pseudoarnica*, *Ligusticum hultenii*, *Trisetum sibiricum*, *Artemisia stellerana* (табл. 55). На Восточной и Южной Камчатке в сообществах ассоциации иногда встречается *Chorisis repens*, отмеченный нами в Южно-Камчатском заказнике (устье Третьей речки), Кроноцком заповеднике и на полуострове Камчатского Мыса (в устьях рек Мутная, Медвежья, Оленья). По данным В.В. Якубова и О.А. Чернягиной (2004), этот вид встречается также в устье р. Налычева (восточное побережье Камчатки) и в заказнике «Берег Чубука» (юго-восточное побережье). Моховой покров отсутствует. Почвы песчаные примитивные. Сообщества ассоциации играют важную роль в закреплении прибрежных песчаных валов. При антропогенном нарушении сообществ образуются незакрепленные пески, подверженные эоловым процессам, которые ведут к возникновению подвижных дюн. Сообщества ассоциации распространены на всем протяжении тихоокеанского и охотского побережий полуострова Камчатка, отличаясь однообразием фитоценотической структуры и флористического состава. К.Д. Степанова (1985) относит волоснецовые луга к *Волоснецовой незакрепленных песков морских побережий* группе ассоциаций.

Асс. *Leymetum mollis lathyrosium japonici* — чино-волоснецовая. Сообщества ассоциации встречаются на слабозакрепленных песках приморских береговых валов и на склоне 1-й приморской террасы. Характеризуются доминированием волоснеца и высоким обилием чины японской (*Lathyrus japonicus*), участием в сообществах лишь немногих других видов (*Senecio pseudoarnica*, *Honckenya peploides*, *Artemisia stelleriana*, *Ligusticum scoticum*, *Trientalis europaea* и др.). Общее покрытие травяного яруса 80–85%, выражены два подъяруса: 1-й подъярус высотой 120–130 см образован волоснецом мягким (покрытие 15–30%), 2-й — около 30 см — чиной японской (25–60%). Могут встречаться отдельные экземпляры крестовника (*Senecio pseudoarnica*). Моховой покров отсутствует. Сообщества ассоциации являются более поздней стадией динамического развития волоснецовых приморских лугов, отличаясь от них более сложной вертикальной структурой и несколько большей степенью закрепленности субстрата.

Синтаксономия. К.Д. Степанова (1985) относит сообщества ассоциации к *Волоснецово-бобовой незакрепленных песков морских побережий* группе ассоциаций. В Кроноцком заповеднике сообщества ассоциации включены нами в *Чино-колосьняковую* группу ассоциаций (Нешатаева, Фет, 1994б).

Распространение. Сообщества ассоциации широко распространены на Камчатке. Следует отметить, что в районах, расположенных к северу от Курильско-

Таблица 55

## Геоботаническая характеристика приморских галофитных лугов

Ярусы, виды	Ассоциации																	
	<i>Leymetum mollis</i>						<i>Leymetum mollis lathyrosium japonici</i>						<i>Leymetum mollis varioher-bosum</i>					
	540	102	401	С	103	590	303	С	302	402	537	538	539	С				
Номера описаний	2	1	2		2	4	3		6	6	6	8	20					
Высота над ур. моря, м	ровно	ровно	ЮЗ		ровно	ровно	В		ровно	ровно	ровно	ровно	ровно	3				
Экспозиция склона	0	0	3		0	0	5		0	0	0	0	15					
Крутизна склона, градусы	75	70	40		85	75	60		85	80	60	100	100					
<b>Травяно-кустарничковый ярус, по- крытые, %</b>																		
<i>Senecio pseudoar-nica</i>	30	5	10	V	+	5		IV	10	1	1			III				
<i>Mertensia maritima</i>	30	1	5	V														
<i>Honckenya peplodes</i>	5	40	30	V	7	10		IV										
<i>Artemisia stelleriana</i>	10	5	1	V	3	1		IV										
<i>Lathyrus japonicus</i>		1		II	60	50	25	V										
<i>Leymus mollis</i>		20	+	IV	15	30	25	V	70	20	20	30	10	V				
<i>Ligusticum scoticum</i>			+	II	3			II	+	+	30	50	3	V				
<i>Trisetum sibiricum</i>						+					3	3		II				
<i>Arctopoa eminenis</i>											1	1		II				
<i>Arctanthemum arcticum</i>											5	2		II				
<i>Poa malacantha</i>											1	5	1	III				
<i>Carex gmelinii</i>											+	10	1	III				
<i>Sanguisorba tenuifolia</i>							+	I		5	1	5		III				
<i>Fritillaria camtschaticensis</i>											2	1		II				
<i>Moehringia lateriflora</i>											1	1		III				
<i>Matanthenum dilatatum</i>											10	1		II				
<i>Tridentalis europaea</i>							1	II	+		1	1		III				
<i>Angelica gmelinii</i>									+		5	5		II				
<i>Piarmica macrocephala</i>									+		2	1		II				

Окончание таблицы 55

Ярусы, виды	Ассоциации																																			
	<i>Leymetum mollis</i>						<i>Leymetum mollis varioherbosum</i>																													
	540			401			C			302			402			537			538			539			C											
Номера описаний																																				
<i>Geranium erianthum</i>													1									1			20			II								
<i>Festuca rubra</i>																						5			1			II								
<i>Cirsium kamtschaticum</i>																			3			5			II			II								
<i>Saussurea riederi</i>																			1			5			II			II								
<i>Thermopsis lupinoides</i>													10			II			50			1			1			I								
<i>Iris setosa</i>																						1			1			I								
<b>Мхи, покрытые, %</b>																									5			+			5					
<i>Bryum</i> sp.																									1			+			III					
<i>Santonia uncinata</i>																									1			+			II					
<i>Chistidium</i> sp.																									1						I					
<i>Dicranum majus</i>																															1			I		
<i>Rhytidiadelphus calvescens</i>																															1			I		
<i>Brachythecium reflexum</i>																												1			I					
<i>Rhodobryum roseum</i>																												1			I					
<i>Fissidens</i> sp.																												+			+					

Примечание. На пробных площадях также отмечены: *Lagedium sibiricum* — 540 (+); *Aconitum maximum* — 590 (+); *Gentianella auriculata* — 590 (+); *Cochlearia officinalis* sp. *oblongifolia* — 537 (1); *Puccinellia kurilensis* — 537 (+); *Carex lyngbyei* ssp. *cryptocarpa* — 538 (+); *Taraxacum perlatescens* — 538 (1); *Filipendula camischatica* — 539 (1); *Thalictrum minus* — 539 (1); *Aruncus dioicus* — 539 (5); *Pleurospernum uralense* — 539 (5); *Pedicularis resupinata* — 539 (+); *P. chamissonis* — 539 (1); *Chamaepericlymenum suecicum* — 539 (30); *Equisetum arvense* — 539 (1); *Galium boreale* — 539 (2); *Poa arctica* — 539 (+); *Viola biflora* — 539 (1); *Veratrum oxysepalum* — 539 (1); *Trollius riederanus* — 539 (3); *Carex falcata* — 539 (1); *Anemonastrum villosissimum* — 539 (1); *Lusula kjellmanniana* — 539 (1); *Euphrasia mollis* — 539 (1); *Calamagrostis sesquiflora* — 539 (1); *Solidago paramuschirensis* — 539 (1); *Achillea borealis* — 539 (+); *Poa macrocalyx* — 303 (1); *Calamagrostis landsdorffii* — 302 (10); *Lerchenfeldia flexuosa* — 302 (1); *Poa pratensis* s.l. — 302 (1).

го озера, чина японская встречается гораздо чаще, иногда достигая значительного обилия (Нешатаева, 1988б; Нешатаева, Фадеев, 1988). В Южно-Камчатском заказнике чина реже встречается в составе приморских сообществ, ее обилие здесь обычно ниже, чем в других районах полуострова, на приморских лугах территории заказника чину нередко замещает термописис люпиновидный (*Thermopsis lupinoides*).

Асс. *Leymetum mollis varioherbosum* — разнотравно-волоснецовая. Сообщества ассоциации распространены на закрепленных песках 1-й приморской террасы и ее склонов. Характеризуются высоким флористическим разнообразием (видовая насыщенность составляет 37 видов на 100 кв. м), высоким проективным покрытием травяного яруса (до 100%), наличием мхов, развитым почвенным профилем. В сообществах ассоциации доминирует *Leymus mollis* (10–30%), иногда с высоким обилием встречаются: *Ligusticum scoticum*, *Geranium erianthum*, *Maianthemum dilatatum*. С высокой константностью отмечены: *Poa malacantha*, *Carex gmelinii*, *Trisetum sibiricum*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Fritillaria camtscatsensis*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europaea*, *Angelica gmelinii*, *Ptarmica macrocephala*, *Festuca rubra*, *Cirsium kamtschaticum*, *Saussurea riederi*. Моховой ярус разрежен (проективное покрытие до 5%), встречаются: *Sanionia uncinata*, *Brachythecium reflexum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Rhodobryum roseum*, *Dicranum majus* и др. Лишайники отсутствуют. Сообщества ассоциации, описанные нами в Кроноцком заповеднике и в устье р. Тигиль, отнесены к группам ассоциаций *Разнотравно-чино-колосняковой* и *Разнотравно-гераниевой* (Нешатаева, 1988б; Нешатаева, Фадеев, 1988; Нешатаева, Фет, 1994б). К.Д. Степанова (1985) относит эти луга к *Разнотравно-волоснецово-мелкозлаковой закрепленных песков морских побережий* группе ассоциаций. При удалении от приморской террасы среди разнотравных луговых сообществ появляются отдельные фрагменты кустарниковых и стланиковых фитоценозов (чаще всего ольховников), которые постепенно смыкаются и переходят в стланиковые сообщества приморских увалов и предгорий.

Группа формаций *Chamaepericlymetosum suecici* — приморские галопсихромезофитные луга

Формация *Chamaepericlymeta suecici* — дереновая

Сообщества разнотравно-дереновых лугов характеризуются преобладанием дерена шведского (*Chamaepericlymenum suecicum*) (проективное покрытие 30–50%), образующего сомкнутый нижний подъярус травяного яруса.

Асс. *Chamaepericlymetum varioherbosum* — разнотравно-дереновая. Сообщества разнотравно-дереновых лугов встречаются на обоих побережьях полуострова. В их состав входят главным образом виды луговой и лесной плейд: *Festuca rubra*, *Poa macrocalyx*, *Rubus arcticus*, *Iris setosa*. Доминирует *Chamaepericlymenum suecicum*, образующий нижний подъярус в сообществах, его проективное покрытие до 50–60%. В связи со значительным удалением сообществ ассоциации от океана роль видов маршевой плейды здесь заметно снижается. Из них присутствует толь-

ко волоснец. Характерно участие в составе сообществ ассоциации видов тундровой плеяды: *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*. Видовой состав сообществ довольно разнообразен: насчитывается 21–23 вида на пробной площади. Общее проективное покрытие травяного яруса 60–70%. Волоснец и чина отмечены единично, их покрытие незначительно. Часто встречаются виды лугово-лесной плеяды: вейник, герань, мятлик (*Poa macrocalyx*), осока (*Carex microtricha*) и др. Сообщества ассоциации являются переходными от сообществ приморских галофитных лугов к сообществам приморских кустарничковых тундр (вороничников или верещатников). К.Д. Степанова (1985) относит сообщества разнотравно-дереновых лугов к группе ассоциаций *Мелкотравно-злаково-разнотравной закрепленных песков морских побережий*. Разнотравно-дереновые сообщества распространены на внутренних, удаленных от океана участках 2-й приморской террасы, иногда у подножия 3-й террасы.

Всего на приморских лугах восточного и западного побережий Камчатки, изученных в Кроноцком заповеднике и в устье р. Тигиль, отмечено 85 видов сосудистых растений, из них 34 вида встречаются на обоих побережьях. В составе фитоценозов приморских лугов Кроноцкого заповедника отмечено 73 вида сосудистых растений (Нешатаева, 1988б), а в составе фитоценозов лугов в устье р. Тигиль 46 видов (Нешатаева, Фадеев, 1988).

На восточном побережье выше флористическое и фитоценотическое разнообразие луговых сообществ. Здесь встречаются гераниевые и кипрейные луга, которые отсутствуют на западном побережье. На западном побережье отмечены чемерицевые луга, приуроченные к влажным местообитаниям у подножия береговых холмов. На восточном побережье такие луга не отмечены. Для приморских лугов холодного западного побережья характерны психрофитные группировки, переходящие в приморские тундры, в то время как для лугов более теплого восточного побережья характерны мезофильные группировки, за которыми идут каменноберезовые леса.

Несмотря на то, что площади приморских лугов незначительны, их значение довольно велико, так как они закрепляют морские берега. Сообщества приморских лугов используют для умеренного выпаса скота. При перевыпасе они быстро деградируют и превращаются в участки незакрепленных песков, где развиваются процессы ветровой эрозии, ведущие к образованию песчаных дюн.

#### 4.6.4. Кобрезиевники

Подтип *Kobresietium* — криоксеромезофитные луга (кобрезиевники)

Сообщества кобрезиевников встречаются на Камчатке только в высокогорьях Ключевской группы вулканов, где расположены наиболее высокие на Дальнем Востоке горные массивы. В этом районе на высотах 1000–1400 м над уровнем моря встречаются сообщества, образованные *Kobresia myosuroides* (*Cyperaceae*).

Кобрезия мышехвостниковая — *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. (синонимы: *Carex myosuroides* Vill., *Elyna myosuroides* (Vill.) Fritsch, *E. bellardii* C. Koch, *Kobresia bellardii* (All.) Degl., *Cobresia bellardii* (All.) Degl.) — многолетнее травянистое растение семейства *Cyperaceae*, достигает 10–30 см высоты, имеет граминоидный облик и образует плотные дерновины. Обладая ксероморфной структурой (узкие и жесткие щетиновидные листья), *K. myosuroides* по особенностям водного режима отличается от настоящих ксерофитов и относится к экологической группе криофитов и психрофитов — растений, развивающихся при низких температурах на сухих местообитаниях (Банникова и др., 1980; Измайлова, 1986, и др.). Ареал *K. myosuroides* — разорванный и фрагментарный, включает Шпицберген, Гренландию, Исландию, Фенноскандию, горы Средней Европы, Средиземноморья, Алтай, горы Прибайкалья и Забайкалья, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Кавказ, Аляску, арктическую Канаду, горы Монголии, Китая, Японии и Северной Америки (Nordhagen, 1928, 1936, 1943, 1955; Ohba, 1957; Быков, 1962; Станюкович, 1973; Кожевников, 1989; Dierÿen, 1992, 1996; Pehlsson, 1994; Fremstad, 1997, и др.). Кроме *K. myosuroides*, в горах Центральной и Северной Камчатки встречается *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck., характерная для сырых осоково-кустарничковых тундр. На о. Карагинский отмечена также *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz., встречающаяся в сообществах кустарничково-травяных тундр (Якубов, Чернягина, 2004).

Класс формаций ***Kobresietosa*** — арктобореальные и высокогорные  
криоксеромезофитные луга

Группа формаций ***Kobresietosum*** — криоксеромезофитные альпийские  
кобрезиевые луга

Формация ***Kobresieta myosuroidis*** — кобрезии мышехвостниковой

Формация впервые описана Б.А. Быковым (1962) под названием *Cobresieta bellardii*. Он включил в состав формации 8 ассоциаций, выделенных в высокогорных районах Кавказа (Колаковский, 1937, 1940), Бурят-Монголии (Сергиевская, 1951) и на Тарбагатае (Е.Ф. Степанова, 1962). В высокогорьях Центральной Камчатки изучены сообщества формации *Kobresieta myosuroidis* (Нешатаева и др., 2006). Основными ценозообразователями в этих сообществах являются дернообразующие травянистые многолетники семейства осоковых (*Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*). Значительную роль в формировании травяного яруса играют виды ксеромезофильного двудольного разнотравья (*Saussurea pseudo-tilesii*, *Pulsatilla nuttalliana*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*), злаков (*Agrostis kudoi*, *Bromopsis pumpelliana*, *Hierochloë alpina*, *Festuca altaica*) и бобовых (*Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis ochotensis*, *O. pumilio*, *O. kamtschatica*). В сообществах также участвуют виды простратных кустарников (*Salix sphenophylla*, *S. pulchra* ssp. *parallelinervis*) и кустарничков (*Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*), а также полукустарничков из рода *Artemisia* (*A. furcata*, *A. arctica*). Мохово-лишайниковый ярус

образован листостебельными мхами: *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, *Ceratodon purpureus*, *Sanionia uncinata*, *Entodon concinnus* и кустистыми лишайниками: *Cladina arbuscula*, *C. mitis*, *Cetraria cucullata*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia uncialis*, *Thamnolia vermicularis*.

В составе сообществ формации *Kobresieta myosuroidis* Центральной Камчатки мы (Нешатаева и др., 2006) выделяем две ассоциации.

Асс. ***Kobresietum myosuroidis saussureosum pseudo-tilesii*** — кобрезиевник сосюреевый.

Синморфология. Сообщества ассоциации представляют собой разнотравно-кобрезиевые луговины, высота травостоя 20–25 см. Общее проективное покрытие травяного яруса 40–50%. В 1-м подъярусе (25 см) доминирует *Kobresia myosuroides* (20%), создающая золотисто-желтый аспект. На фоне кобрезии выделяются пятна *Saussurea pseudo-tilesii* и злаков: *Festuca altaica*, *Agrostis kudoii*, *Brotopsis pumpelliana*, *Calamagrostis sesquiflora*. 2-й подъярус (15 см) образуют: *Pulsatilla nuttalliana*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Oxytropis ochotensis*, *Carex rupestris*, *Geranium erianthum*, *Artemisia arctica*, *Hedysarum hedysaroides* и карликовые ивы: *Salix sphenophylla*, *S. pulchra*, изредка *S. chamissonis*. Отмечены также *Sanguisorba officinalis*, *Castilleja pallida*, *Artemisia furcata*, *Bistorta vivipara*, *B. plumosa*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Erigeron thunbergii*, *Allium strictum*, *Thalictrum alpinum* и др. Сообщества ассоциации отличаются высоким видовым богатством сосудистых растений, которое составляет около 40 видов на пробную площадь. Отмечены редкие и охраняемые виды: эдельвейс камчатский (*Leontopodium kamtschaticum*), ломатогониум каринтийский (*Lomatogonium carinthiacum*), включенные в «Красную книгу Камчатки» (2007). Мохово-лишайниковый ярус (20–25%) характеризуется преобладанием листостебельных мхов. Доминирует *Rhytidium rugosum* (до 20%), с высоким покрытием встречается *Abietinella abietina*. Местами обильны *Dicranum spadiceum* и *Sanionia uncinata*. Во всех сообществах ассоциации произрастает *Entodon concinnus*, впервые выявленный на территории Камчатки. Обычны *Dicranum elongatum*, *Syntrichia ruralis*, *Ceratodon purpureus*. В двух сообществах ассоциации зарегистрирован новый для п-ова Камчатка вид *Didymodon asperilifolius*, иногда дающий покрытие до 1%. Общее покрытие лишайников составляет 1–3%, лишь в одном случае достигая 10%. Преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*: *C. arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, константны также *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *C. laevigata*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Peltigera rufescens*, *Cladonia gracilis*, *C. amaurocraea*, *C. macroceras* (табл. 56).

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к склонам шлаковых конусов, перекрытым рыхлыми песчано-пепловыми вулканическими отложениями, склонам эрозионных воронок и бортам долин горных ручьев, встречаются на высотах 1000–1200 м над уровнем моря. Отмечены на склонах юго-западной, южной и юго-восточной экспозиции крутизной 15–25°. Почвы сухие грубогумус-



Таблица 56

Геоботаническая характеристика кобрезиевых сообществ  
в Ключевской группе вулканов

Ярусы, виды	Ассоциации											
	<i>Kobresietum saussureosum</i>						<i>Kobresietum cladinosum</i>					
	Номера описаний											
	236	259	252	213	211	81	С	1	341	3	346	С
Высота над уровнем моря, м	1180	987	994	1033	1040	1042		1170	1245	1290	1325	
Экспозиция склона	Ю	Ю	Ю	ЮВ	ЮВ	СВ		Ю	ЮВ	Ю	ЮВ	
Крутизна склона, градусы	25	20	15	20	25	10		20	25	25	25	
Размер пробной площади, м <sup>2</sup>	100	100	100	100	100	50		1,0	3,0	2,5	1,0	
<b>Травяно-кустарничко- вый ярус, %</b>	<b>40</b>	<b>45</b>	<b>50</b>	<b>45</b>	<b>40</b>	<b>60</b>		<b>35</b>	<b>30</b>	<b>30</b>	<b>25</b>	
<i>Kobresia myosuroides</i>	20	25	20	20	20	20	V	25	20	25	20	V
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>	2	2	3	1	++	1	V	+	1	1		IV
<i>Carex rupestris</i>	2	2	++	1	+	3	V	+	+	+		IV
<i>Bistorta vivipara</i>	+	1	+	++	+	+	V	+	+	+		IV
<i>Erigeron thunbergii</i>	+	+	+	+	+	++	V	1	1	2		IV
<i>Artemisia furcata</i>	+	+	+	+	+	++	V		1	1	+	IV
<i>Agrostis kudoii</i>	+	+	+	+	+	+	V		+	+	+	IV
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	10	5	3	3	10	10	V	3	+			III
<i>Salix sphenophylla</i>	3	4	7	5	10	10	V			5	5	III
<i>Oxytropis ochotensis</i>	3	+	+	2	1	1	V	2	1			III
<i>Carex koraginisensis</i>	+	+	+	+	+	+	V			+	+	III
<i>Pulsatilla nuttalliana</i>	5	3	3	5	7	1	V	5				II
<i>Thalictrum alpinum</i>	+	+	1	3	3	1	V		3			II
<i>Androsace capitata</i>	+	5	1		++	+	IV	+	1			III
<i>Bromopsis pumpelliana</i>	+	+	+	+	++		V	1				II
<i>Lloydia serotina</i>		+	+	++	+		IV		+		+	III
<i>Castilleja pallida</i>	+	+		+	+	+	IV		+	+		III
<i>Hierochloë alpina</i>		+	+	+	+	1	IV				1	II
<i>Potentilla vulcanicola</i>	+	+	+		+		IV	++				II
<i>Tofieldia coccinea</i>		+	+	+	+	++	IV		+			II
<i>Vaccinium uliginosum</i>			3		+	5	II		3	1		III
<i>Pedicularis lanata</i>		+		+	+	1	III			+		II
<i>Festuca altaica</i>	2	3	5	3	++	5	V					
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	3	1	+	++	+	V					
<i>Parnassia palustris</i>	+	1	+	++	++	1	V					
<i>Pedicularis verticillata</i>	+	+	+	+	+		V					
<i>Equisetum arvense</i>	+		+	+	2	+	IV					
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	2	+	+		+	2	IV					
<i>Festuca brevissima</i>	+	1	+		+		IV					

## Продолжение таблицы 56

Ярусы, виды	Ассоциации											
	<i>Kobresietum saussureosum</i>						<i>Kobresietum cladinosum</i>					
	Номера описаний											
	236	259	252	213	211	81	С	1	341	3	346	С
<i>Aconogonon tripterocarpum</i>	+	+	+		+	1	IV					
<i>Allium strictum</i>	+	+	+		+	++	IV					
<i>Crepis chrysantha</i>		+	+	+	+		IV					
<i>Lomatogonium carinthiacum</i>	+	+	+		+		IV					
<i>Primula farinosa</i>	+	+	+		+	+	IV					
<i>Senecio tundricola</i>	+	+		+	+		IV					
<i>Silene repens</i>	+	+	+		+	++	IV					
<i>Betula exilis</i>			3	5	++	5	III					
<i>Leontopodium kamtschaticum</i>		+	+	++			III					
<i>Armeria maritima</i>	+		+		+		III					
<i>Bistorta plumosa</i>	+			+	+	1	III					
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>	+	+	+				III					
<i>Luzula multiflora</i>			+	+	+		III					
<i>Senecio resedifolius</i>		+		+	+		III					
<i>Oxytropis pumilio</i>									1	4	1	IV
<i>Loiseleuria procumbens</i>									3	2		III
<i>Diapensia obovata</i>									2		+	III
<i>Empetrum nigrum</i>	+				+	++	II	1				II
<i>Poa malacantha</i>				+	+	+	II				+	II
<i>Salix pulchra</i>	2				++	1	II					
<i>Campanula lasiocarpa</i>				+	+	+	II					
<i>Festuca rubra</i>	+	+					II					
<i>Galium boreale</i>		+	+				II					
<i>Pedicularis oederi</i>			+		+	+	II					
<i>Potentilla fruticosa</i>		+			+		II					
<i>Trisetum spicatum</i> ssp. <i>molle</i>				+	+	1	II					
<i>Valeriana capitata</i>	+			+		+	II					
<i>Larix cajanderi</i> (высота 0,5–1 м)					1	+	I					
<i>Rhodiola rosea</i>			+		+		II					
<i>Minuartia arctica</i>					+		I				+	I
<i>Pyrola rotundifolia</i>	R					1	I					
<i>Vaccinium minus</i>					+	2	I					
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>30</b>	<b>20</b>	<b>35</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>80</b>	<b>V</b>	<b>80</b>	<b>30</b>	<b>35</b>	<b>45</b>	<b>V</b>
<b>Мхи, покрытие, %</b>	<b>25</b>	<b>15</b>	<b>15</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>70</b>	<b>V</b>	<b>+</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>V</b>
<i>Rhytidium rugosum</i>	20	5	5	10		35	IV					
<i>Abietinella abietina</i>	+	5	5	+	5	20	V					
<i>Sanionia uncinata</i>	++	2	1	+	+	+	V					

## Окончание таблицы 56

Ярусы, виды	Ассоциации											
	<i>Kobresietum saussureosum</i>						<i>Kobresietum cladinosum</i>					
	Номера описаний											
	236	259	252	213	211	81	С	1	341	3	346	С
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+	+	1	+	V				+	II
<i>Syntrichia ruralis</i>	+	+	+	+	+	+	V				+	II
<i>Bryum</i> sp.	+	+		+	+		IV				+	II
<i>Entodon concinnus</i>	+	+	+	+		+	IV					
<i>Racomitrium lanuginosum</i>			+	+		+	II		1	1	1	IV
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+		+			+	II	+	+		2	IV
<i>Dicranum spadiceum</i>	+	3					II					
<i>Didymodon asperilifolius</i>	+	++					II					
<i>Racomitrium canescens</i>	++		+				II					
<i>Campylium chrysophyllum</i>	+	+					II					
<i>Dicranum elongatum</i>			+	+			II					
<i>Pogonatum urnigerum</i>			+		+	R	II					
<i>Ptilidium ciliare</i>			+	+		+	II					
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+					+	I		+			II
<i>Barbilophozia barbata</i>	+					+	I					
<i>Pohlia nutans</i>	+					+	I					
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	+					+	I					
<i>Thuidium philibertii</i>				+		+	I					
<i>Dicranum fuscescens</i>						15	I					
<b>Лишайники, покрытие, %</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	<b>V</b>	<b>80</b>	<b>30</b>	<b>35</b>	<b>40</b>	<b>V</b>
<i>Peltigera rufescens</i>	+	+	1				III					
<i>Stereocaulon paschale</i>			+	+	+		III					
<i>Cladonia macroceras</i>		+	+	+			III					
<i>Cladina arbuscula</i>	1	2	10	2		1	IV	60	5	20	2	V
<i>Cetraria cucullata</i>	1	+	1			2	III	5	6	1	20	V
<i>Thamnolia vermicularis</i>	+	+	+	+	+	2	V	1	6	3	6	V
<i>Stereocaulon alpinum</i>	++		+	+	+	+	III	10	+	3	5	V
<i>Cladonia uncialis</i>	++	+	2	1	+	+	V	+	5	2		IV
<i>Cetraria laevigata</i>		+	+	+			III	+	1	+	1	V
<i>Cladina rangiferina</i>		+	3	1			III	1	+	+		IV
<i>Cladonia amaurocraea</i>		+	+	+	+		IV	+	+			III
<i>C. gracilis</i>		+	+	+			III		+	+		III
<i>Cetraria nivalis</i>			+			1	I	2	2	2	5	V
<i>Bryocaulon divergens</i>									+	+	+	IV
<i>Alectoria nigricans</i>									+	+		III
<i>Cladonia uliginosa</i>			+				I			+		I
<i>Peltigera didactyla</i>	+						I					
<i>P. aphotosa</i>		+				1	I					

ные вулканические слоисто-пепловые супесчаные. Многолетняя мерзлота в конце лета (август) сохраняется на глубине 85–140 см. Микрорельеф ступенчатый. Отмечены солифлюкционные явления. Сообщества разнотравных кобрезиевников приурочены к местообитаниям с относительно меньшей длительностью периода летнего иссушения, чем сообщества лишайниковых кобрезиевников.

Асс. *Kobresietum myosuroidis cladinosum* — кобрезиевник лишайниковый.

Синморфология. Характерной особенностью сообществ ассоциации является наличие развитого лишайникового яруса (проективное покрытие до 80%). В травяном ярусе (покрытие 25–35%) доминирует кобрезия (20–25%), с высокой константностью (IV класс) встречаются: *Carex rupestris*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Agrostis kudoii*, *Artemisia furcata*, *Erigeron thunbergii*. Отмечены также: *Salix sphenophylla*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Oxytropis ochotensis*, *Carex koraginisensis*, *Androsace capitata*, *Lloydia serotina*, *Castilleja pallida*, *Vaccinium uliginosum* и др. Характерно постоянное присутствие горно-тундровых видов: *Oxytropis pumilio*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*, которые не встречаются в сообществах разнотравных кобрезиевников. Общее покрытие мохово-лишайникового яруса 40–80%. Доминируют кустистые лишайники: *Cladonia arbuscula*, *C. mitis*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*. Проективное покрытие мхов незначительно (1–4%). С высокой константностью (IV) встречаются: *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum*, отмечены также *Ceratodon purpureus*, *Aulacomnium turgidum*, *Syntrichia ruralis*.

Синэкология. Лишайниковые кобрезиевники встречаются на сухих щебнистых склонах лавовых останцов на высотах 1200–1400 м над уровнем моря. Приурочены к склонам южных экспозиций крутизной 20–25°. Почвы сухие грубогумусные вулканические слоисто-пепловые.

Для всех изученных сообществ формации характерны следующие особенности: кобрезиевники имеют своеобразный флористический состав и структуру, отличающие их как от степных, так и от луговых сообществ. В их составе кроме

---

Примечание к табл. 56. Указано проективное покрытие (%): R — менее 0,1; + — от 0,1 до 0,5; ++ — от 0,6 до 1. С — встречаемость видов (в баллах). На пробных площадях отмечены также: *Cirriphyllum cirrhosum* — 236: R; *Botrychium lunaria* — 236: R, *Geranium erianthum* — 236: 3, *Artemisia arctica* — 236: 2, *Shistidium* sp. — 236: +, *Salix chamissonis* — 236: +, *Peltigera leucophlebia* — 236: +, *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* — 236: +, *Cladonia pyxydata* — 236: +, *Cetraria islandica* — 236: +, *Brachythecium reflexum* — 236: +, *B. albicans* cf. — 236: +, *Cladonia chlorophaea* — 259: +, *Pleurozium schreberi* — 252: +, *Gentiana algida* — 252: +, *Campylopus subulatus* — 252: +, *Viola sachalinensis* — 213: ++, *Dianthus repens* — 211: R, *Cardaminopsis lyrata* — 211: R, *Saxifraga purpurascens* — 211: +, *Myurella julacea* — 211: +, *Ecalypta rhotocarpa* — 211: +, *Bryum argenteum* — 211: +, *Ledum decumbens* — 81: R, *Peltigera malacea* — 81: 1, *Mertensia pubescens* — 81: +, *Cladonia* sp. — 81: +, *Saussurea kamschatica* — 343: +, *Cladonia fimbriata* — 343: +, *Bryanthus gmelinii* — 1: +, *Lobaria linita* — 341: 1, *Stellaria eschscholtziana* — 3: +, *Cladonia borealis* — 3: +, *Cetraria nigricans* — 3: +, *C. aculiata* — 3: +, *Asachinea chrysantha* — 3: +, *Silene acaulis* — 346: +.

*Kobresia myosuroides* (покрытие 15–25%), образующей 1-й подъярус, участвуют также травянистые многолетники мезоморфной структуры, образующие 2-й подъярус мелкого разнотравья. С константностью V класса (встречаемость выше 80%) в сообществах встречаются 6 видов сосудистых растений (*Agrostis kudoii*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Artemisia furcata*, *Bistorta vivipara*, *Carex rupestris*, *Erigeron thunbergii*) и 3 вида лишайников: *Cladonia arbuscula* (включая *C. mitis*), *C. uncialis*, *Thamnolia vermicularis*.

Кобрезиевники занимают наиболее прогреваемые, хорошо дренируемые склоны крутизной 20–25°, как правило, южных экспозиций; почвы под кобрезиевыми сообществами вулканические слоисто-пепловые супесчаные, с залеганием вечной мерзлоты на глубине более 85 см. Располагаясь на обдуваемых склонах, слабо укрытых зимой снежным покровом, кобрезиевники являются излюбленными зимними пастбищами снежного барана (*Ovis nivicola nivicola* Eschscholtz).

### Распространение кобрезиевников и вопросы их классификации

Кобрезиевые сообщества встречаются в горах Евразии и Северной Америки. Сообщества с высоким обилием *Kobresia myosuroides* впервые описаны в Альпах под названием асс. *Elynetum alpinum* (Brockman-Jerosch, 1907; Braun, 1913). В северной Скандинавии ассоциации с обильной *K. myosuroides* детально охарактеризовал R. Nordhagen (1928, 1936, 1955). В своих работах он дает обзор «травянистых пустошей» (grass heaths), распространенных на нейтральных почвах, подстилаемых известняками, и выделяет их в особый союз *Elynion bellardii* Nordh. 1936. Позже он предложил для этого союза название *Kobresieto-Dryadion* Nordh. 1943, подчеркивая, что в составе союза значительную роль играют сообщества с *Dryas octopetala* (Nordhagen, 1943). Кобрезиевые сообщества Гренландии охарактеризованы Т. Виллером (1954, 1963). Сообщества союза *Kobresieto-Dryadion* Nordh. 1943, распространенные на Аляске, описаны О. Гьяеволлом (1954). Е. Дайл (1987) выделяет в альпийском поясе гор южной Скандинавии в составе этого союза асс. *Carici rupestris-Kobresietum myosuroidis* Dahl 1987 nom. nov., рассматривая ее как скандинавский вариант *Kobresietum myosuroidis* Nordh. 43. Впоследствии К. Диргёном (1992, 1996) свел этот союз в синонимы союза *Caricion nardinae* Nørgh. 1935.

В 1974 г. японским геоботаником Т. Охба выделен самостоятельный класс *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* Ohba 1974. Характерными видами класса являются: *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *C. atrata*, *Dryas octopetala* agg., *Lloydia serotina*, *Minuartia verna*, *Potentilla nivea*, *P. crantzii*, *Gentiana tenella*, *G. nivalis*, *Astragalus alpinus*, *Pedicularis oederi*, *Erigeron uniflorus*, *Oxytropis campestris* (Диргёном, 1992). В составе класса выделены два порядка: *Kobresio-Dryadetalia* (Br.-Bl. 1948) Ohba 1974, включающий хионофобные зональные арктические и арктовысокогорные сообщества Северной Евразии, Исландии, Гренландии, Шпицбергена, и *Oxytropido-Elynetalia* Oberd. 1957, включающий сообщества, распрост-

раненные в горах Южной Европы (Альпы, Пиренеи, Карпаты). Впоследствии К. Dierßen (1992) свел европейские ассоциации кобрезиевников в синонимы и предложил для них новое название — асс. *Campanulo unifloro-Elynetum* (Nordh. 1928) Dierßen 1992. Согласно Dierßen (1992, 1996), данная ассоциация распространена на хионофобных альпийских местообитаниях, на щебнистых почвах, обогащенных карбонатными породами. С константностью более 40% в сообществах этой ассоциации встречаются: *Kobresia myosuroides*, *Festuca ovina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Astragalus alpinus*, *Salix reticulata*, *Bistorta vivipara*, *Vaccinium uliginosum*, *Cerastium alpinum*, *Carex rupestris*, *Tofieldia pusilla*, *Campanula uniflora*, *Oxytropis lapponica*, *Silene acaulis*, *Dryas octopetala*, *Polytrichum juniperinum*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia pyxidata*, *Ochrolechia frigida*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia gracilis*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca*.

Другую ассоциацию, *Thymo (arctici)-Kobresietum* Ohba 1974, характеризующуюся высоким обилием *Kobresia myosuroides*, описал в горах Северной Японии Т. Ohba (1974). К. Dierßen (1992), считая асс. *Thymo (arctici)-Kobresietum* Ohba 1974 невалидной, рассматривает ее как синоним асс. *Racomitrio-Thalictretum alpinum* Gunnlaugsdottir 1985, описанной в Исландии Е. Gunnlaugsdottir (1985). Эта ассоциация характеризуется незначительным участием арктоальпийских видов. В ее сообществах с константностью более 40% встречаются: *Kobresia myosuroides*, *Bistorta vivipara*, *Galium boreale*, *G. normanii*, *Carex bigelowii*, *Thalictrum alpinum*, *Juncus trifidus*, *Selaginella selaginoides*, *Equisetum variegatum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*, *Sanionia orthothecioides*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria islandica*, *Cladonia gracilis*.

В системе эколого-фитоценотической классификации растительности формация *Cobresieta bellardii* была выделена Б.А. Быковым (1962). Он привел 8 известных на тот период ассоциаций, описанных на Кавказе (Колаковский, 1937, 1940), в Бурят-Монголии (Сергиевская, 1951) и на Тарбагатае (Е.Ф. Степанова, 1962). Б.А. Быков (1962) отмечал в составе сообществ формации следующие виды: *Ptilagrostis mongolica*, *Festuca supina*, *F. altaica*, *F. ruprechtii*, *F. kryloviana*, *Carex meisshausenii*, *C. sempervirens*, *Bistorta vivipara*, *Dryas octopetala*, *Thalictrum alpinum*, *Schultzia crinita*, а также зеленые мхи: *Tomentypnum nitens*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*.

К.В. Станюкович (1973) приводит краткое описание сообществ формации *Cobresieta bellardii*, встречающихся на Нарымском хребте (Алтай), в которых обильны *Artemisia rupestris*, *Potentilla gelida*, *Poa alpina*. Эти сообщества распространены в эукриофитном поясе низкотравных лугов, кобрезиевников и лишайниковых тундр. В составе растительности эукриофитного пояса Алтая К.В. Станюкович (1973) выделяет особый тип кобрезиевых лугов с *Kobresia myosuroides*, *Festuca altaica*, *F. supina*, *Carex capillaris*, *C. sabynensis*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Thalictrum alpinum*, *Minuartia verna*, *Papaver nudicaule*, *Stipa mongolica*, *Aster alpinus*, *Flavocetraria cucullata*, *Cetraria islandica*, *Cladonia stellaris*. На Баргузинском хребте, в истоках р. Сосновка, на высотах 2400–2500 м над уровнем

моря К.В. Станюкович (1973) отмечает низкотравные альпийские луга с преобладанием *Kobresia myosuroides*, *Avenastrum mongolicum*, *Smelovskia alba*, *Trisetum spicatum*, *Astragalus uralensis*, *Anemone sibirica*.

К.А. Соболевская (1950) описывает субальпийские луга с *Kobresia myosuroides* в Майгун-Тангинском районе Тувы, встречающиеся в поясе кустарниковых степей (1700–2500 м над уровнем моря), чередующиеся с зарослями *Betula rotundifolia*. В сообществах кобрезиевых лугов она отмечает *Schultzia crenita*, *Antennaria dioica*, *Bromus sibiricus*, *Bupleurum multinerve*, *Pulsatilla camanella*.

В Тарбагатае, на высотах 2300–2400 м над ур. моря, К.В. Станюкович (1973) выделяет эукриофитный пояс низкотравных лугов и лугостепей, в котором преобладают кобрезиевники с *Kobresia myosuroides*, *K. smirnovii* и *K. schoenoides*. Им выделены следующие ассоциации: кобрезиевники чистые, моховые, ивовые, разнотравные, типчаковые. Е.Ф. Степанова (1962) в этом же поясе в сообществах с преобладанием *K. myosuroides* указывает *Avenastrum asiaticum*, *Poa alpina*, *Phleum alpinum*, *Polygonum nitens*, *Minuartia biflora*, *Schultzia crinita*, *Aster alpinus*, *Papaver croceum* и др.

На Тянь-Шане К.В. Станюкович (1973) выделяет пояс эукриофитных низкотравных лугов (на высотах от 2800 м и выше). Согласно Н.И. Рубцову (1955), этот пояс образован здесь кобрезиевыми пустошами, пустошными лугами и альпийскими приснежными лужайками. В Лепсинском подрайоне Тянь-Шаня в составе кобрезиевников довольно обычны ксерофиты *Ptilagrostis mongolica* и *Stipa regeliana*.

Криоксерофитные сообщества с участием кобрезии мышехвостниковой отмечены Л.Т. Козицкой и В.Ю. Разживиным (1985) на северо-западе Чукотского п-ова. Е.Ю. Слинченкова (1984, 1991) описала в среднем течении р. Амгуэмы (Чукотский п-ов) кобрезиевые сообщества с доминированием *Kobresia myosuroides*, высоким обилием осоки (*Carex rupestris*), овсяницы (*Festuca auriculata*, *F. lenensis*) и лишайников (*Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria islandica*, *C. andrejevii*, *Flavocetraria cuculata*, *F. nivalis*, *Hypogymnia subobscura*, *Ochrolechia upsaliensis*, *Parmelia omphalodes*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnotia vermicularis*), покрытие которых достигает 30%.

Таким образом, анализ литературы показал, что камчатские кобрезиевники существенно отличаются по видовому составу и структуре от других сообществ с преобладанием *Kobresia myosuroides*, что подтверждает обоснованность выделения на Камчатке двух новых ассоциаций. Флористически наиболее сходны с кобрезиевниками Центральной Камчатки чукотские сообщества, в составе которых имеется ряд общих видов: *K. myosuroides*, *Carex rupestris*, *Artemisia furcata*, *Agrostis kudoi*, *Hierochloë alpina*, *Silene repens* и др.

### **Положение формации *Kobresieta myosuroidis* в системе высших синтаксонов**

Среди геоботаников не существует единого мнения о том, какое место должны занимать кобрезиевые формации в системе высших единиц эколого-фитоце-

нотической классификации. Одни авторы относят *Kobresia myosuroides* к криомезофитам или криофитам и рассматривают кобрезиевники в составе лугового типа растительности как подтип пустошные луга (Шенников, 1938, 1941; Еленевский, 1940; Афанасьев, 1956; Работнов, 1974), криофитные луга (Толмачев, 1948; Банникова, 1978, 1983), низкотравные луга (Юнатов, 1950) либо альпийские или субальпийские луга (Овчинников, 1948; Соболевская, 1950; Степанова, 1962; Станюкович, 1973). К.В. Станюкович (1973) отмечает, что кобрезиевники Восточной Сибири и Прибайкалья относятся к особому типу эукриофитных низкотравных альпийских лугов, являющихся отголоском среднеазиатских высокогорных луговых сообществ. В.Д. Александрова (1977) относит кобрезиевые сообщества, распространенные в субарктических и арктических районах (в Гренландии, на о. Врангеля и др.), к подтипу криоксеромезофитных луговин типа растительности гекистотермных тундровых луговин. Другие относят кобрезию мышехвостниковую к психромезоксерофитам (Быков, 1962) или криоксерофитам (Юрцев, 1981а). М.Г. Попов (1940) называет их «кобрезиевыми степями» или «луговыми степями». Б.А. Быков (1962) относит формацию *Cobresieta bellardii* к психроксерофильному подтипу (*Steppa frigidicca*) степного типа растительности (*Steppoherbosa*). Согласно Б.А. Юрцеву (1981а), травянистые криоксерофильные сообщества с доминированием гемикриоксерофитов и криоксерофитов (*Kobresia myosuroides* и *Carex rupestris*) можно считать близкими к сообществам криофильных (пустошных) степей в смысле Е.М. Лавренко (1938). Третьи рассматривают кобрезиевые сообщества в составе тундрового типа растительности. Е.П. Коровин и Е.Е. Короткова (1945) относили кобрезиевники к типу растительности горных тундр. Ряд исследователей (Куминова, 1960; Огуреева, 1980; Седельников, 1988) рассматривают кобрезиевники в составе травянистых тундр. В.П. Седельников (1988) отмечает, что пестрота экологических и географических групп видов, входящих в состав кобрезиевых сообществ высокогорий Южной Сибири, свидетельствует о филоценогенетической молодости кобрезиевников. Он полагает, что их флора сформировалась на основе видов различных флористических комплексов, которые смогли приспособиться к суровым условиям существования на сезонно-мерзлых почвах, возникшим во время плейстоценовых оледенений. Четвертые рассматривают кобрезиевники как самостоятельный тип растительности. Н.И. Рубцов (1955) впервые выделил на Тянь-Шане особый тип растительности кобрезиевников и обосновал эколого-биоморфологическую обособленность этого типа, указывая, что «ценообразователями здесь являются многолетние травянистые криоксерофиты рода *Cobresia*» (Рубцов, 1955, с. 125).

Б.А. Юрцев (1981а) отмечал, что сообщества криоксеромезофильных трав широко распространены в высокогорных и горно-арктических ландшафтах Евразии и Северной Америки, и предлагал выделять их в самостоятельный криоксерофитный и криомезоксерофитный травянистый тип растительности. К этому типу он также относил криоксеромезофитные луговины в смысле В.Д. Александровой (1977, 1979). Он отмечал, что флористическое и фитоценоотическое сход-



ство сообществ травянистых криоксерофитов с горно-степной растительностью свидетельствует о наличии древних филогенетических связей между ними (Юрцев, 1974а, б, 1978, 1981). Е.А. Волкова (1986, 1994 и др.) также считает целесообразным выделение кобрезиевых сообществ в особый тип травяной криоксерофитной и криомезоксерофитной растительности. В высокогорьях Монгольского и Гобийского Алтая она выделяет высотный пояс криоксерофитнотравяной растительности, включающий два подпояса: верхний — умеренно влажных кобрезиевников и осочников и нижний — остепненных кобрезиевников и осочников (Волкова, 1994).

Не разделяя мнения указанных авторов (Рубцов, 1955, 1966; Юрцев, 1981а; Волкова, 1994) о необходимости выделения кобрезиевников в качестве самостоятельного типа растительности, мы считаем целесообразным рассматривать сообщества с преобладанием *Kobresia myosuroides* в составе лугового типа растительности. Мы предлагаем относить их к особому подтипу растительности *травянистых многолетних арктовысокогорных криоксеромезофитов, психромезофитов и гемиксерофитов*. В соответствии с правилами эколого-фитоценологической номенклатуры мы предлагаем для этого подтипа растительности название *Kobresietium*, считая формацию *Cobresieta bellardii* (Быков, 1962) его номенклатурным типом. Из анализа литературы следует, что в пределах подтипа растительности травянистых многолетних арктовысокогорных криоксеромезофитов возможно выделение двух классов ассоциаций: *класса ассоциаций умеренно влажных травянистых многолетних криоксеромезофитов*, близкого по объему к подтипу криофитных пустошных лугов (*Prata frigidisicca*) А.П. Шенникова (1941), и *класса ассоциаций травянистых многолетних криогемиксерофитов*, близкого по объему к подтипу растительности психроксерофитных степей (*Steppa frigidicca*) Б.А. Быкова (1962).

Б.А. Юрцев (1976, 1981а) указывал, что сообщества, относящиеся к этому подтипу растительности, являются плейстоценовыми реликтами. Он отмечал, что в плейстоцене имели место криоксеротические климатические фазы, во время которых сообщества травянистых криоксеромезофитов и криомезоксерофитов усиливали свои позиции. В некоторых ландшафтах они могли входить в число господствующих типов растительности. В современном растительном покрове Северо-Восточной Азии сохранились реликты позднеплейстоценовой ксерофитной растительности, которые встречаются в районах северо-восточной Якутии (Шелудякова, 1938, 1957), бассейнах Колымы, Анадыря, на востоке Чукотского полуострова и на о. Врангеля, относящихся к азиатскому сектору Берингии (Юрцев, 1976). «Тундростепные» сообщества, распространенные на южных склонах в западных районах арктической и субарктической Аляски, также рассматриваются некоторыми авторами как плейстоценовые реликты, сохранившиеся со времен Берингийской суши (Murray et al., 1983; Walker et al., 1991). Кобрезиевники высокогорий Центральной Камчатки, по-видимому, также являются дериватами позднеплейстоценовой криомезоксерофильной растительности полуострова, со-

хранившимися фрагментарно, на ограниченной территории, и нуждаются в особой охране.

#### 4.7. Растительность болот

Камчатская обл. относится к сильно заболоченным областям России. Общая площадь болот в границах «нулевой» залежи равна 6819 тыс. га, это 14% территории области. Общие запасы торфа составляют 15 275 млн т, преобладают низинные торфа (62%) (Новиков, Усова, 2000). Сведения о болотах отдельных районов полуострова приведены в ряде работ (Комаров, 1912, 1940; Нейштадт, 1936а, б; Нейштадт, Короткина, 1936; Липшиц, Ливеровский, 1937; Павлов, Чижиков, 1937; Любимова, 1940; Hultsn, 1974; Боч, 1983; В.Ю. Нешатаев и др., 1994; Botch, 1995; Нешатаева, Нешатаев, 1999б, 2001, 2002а, 2004, 2005б, 2006, и др.).

Первые упоминания о флоре и растительности болот Камчатки мы находим у В.Л. Комарова (1912, 1940). Он относил моховые болота к формации *Sphagneta* и включал их в группу тундровых формаций. В.Л. Комаров впервые описал сообщества морошковых болот в нижнем течении р. Большая и привел список их основных доминантов. Им также была кратко охарактеризована флора и растительность болота «Паратунская тундра». В.Л. Комаров впервые отметил флористические отличия болот Камчатки от болот Европейской части России: на камчатских болотах встречаются североамериканские виды *Coptis trifolia*, *Viola hultenii*, *Carex dolichocarpa* и др. Э. Хультен (Hultsn, 1927, 1974) выделил на Южной Камчатке пять болотных ассоциаций. Из них четыре ассоциации представляют собой сфагновые болота: 1) *Carex* (sp. varia) — *Sphagnum* (sp. varia) ass. (с *Oxycoccus* и *Drosera*) — торфяные болота; 2) *Carex cryptocarpa* — *Sanguisorba tenuifolia* — *Moss* (сфагновые и гипновые мхи) ass. с *Iris setosa* — осоковые болота; 3) *Carex* (sp. varia) — *Myrica tomentosa* — *Sphagnum* ass. — переходные болота; 4) *Carex* (sp. varia) — *Myrica* ass. с *Calamagrostis neglecta*. Сообщества пятой — *Filipendula camtschatica* — *Calamagrostis langsdorffii* — *Sanguisorba tenuifolia* ass. представляют собой высокотравные влажные луга, которые мы рассматриваем в составе типа луговой растительности.

Н.В. Павлов (Павлов, Чижиков, 1937) на юге Большерецкого района выделял три типа болот: сфагновые водораздельные болота, террасные болота, низинные пойменные болота. Он отмечал, что наиболее широко распространены обширные массивы моховых болот по плоским водоразделам. Эти болота отличаются выпуклой формой, похожей на верховые торфяники. Однако влияние большого количества осадков и туманов здесь таково, что болота успешно развиваются также в низинах и на увалах. Этот тип водораздельных болот высоко поднимается в горы; по верховьям рек сползая своими периферическими частями к долинам, образует наклонныеисячие болота или заболоченные склоны (Павлов, Чижиков, 1937). Таким образом, Н.В. Павлов впервые привел характеристику болот-плащей

Западной Камчатки. Однако он называл их «сфагновые водораздельные болота», или «моховые болота». Понятие «болота-плащи» применительно к водораздельным болотам Западной Камчатки впервые предложил М.И. Нейштадт (1936а, б), а затем Н.Я. Кац (1948, 1971), который рассматривал их как притихоокеанские аналоги североевропейских «blanket bogs» Исландии и Северной Норвегии. Моховые болота западного побережья, как правило, характеризуются довольно мелкой торфяной залежью. Средняя мощность торфяной залежи составляет 2–3,5 м. В низовьях р. Большая М.И. Нейштадт (1936а) обнаружил погребенные реликтовые торфяники глубиной 6–8 м, перекрытые слоем осадочных морских отложений. По данным спорово-пыльцевого анализа, эти торфяники образовались в период раннеголоценового климатического оптимума, а затем были затоплены водами Охотского моря в период морской трансгрессии (Нейштадт, 1936б).

Болота-плащи западного побережья Камчатки Е.Л. Любимова (1940) отнесла к особому Западнокамчатскому сфагновому типу водораздельных болот. Среди них она выделяла следующие типы болотных массивов:

1) сфагновые болота без мочажин, распространенные на водоразделах, окраинах и склонах водоразделов, в ложках и долинах рек: а) с восковником (*Myrica tomentosa*), *Carex middendorffii*, *C. cryptocarpa*, *Sphagnum fuscum* — чаще в приморской полосе; б) с преобладанием *Carex cryptocarpa*, *C. middendorffii*, *Empetrum nigrum* — характерны для окраин водоразделов, из мхов преобладают *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. rubellum*; в) кочковатые болота без *Myrica tomentosa*, в мочажинах — *Carex rotundata*, *C. paucifolia*, *Sphagnum lindbergii*, печеночники; на кочках — *Carex middendorffii*, кустарнички, *Sphagnum fuscum*, зеленые мхи, лишайники;

2) сфагновые болота кочковато-мочажинные — в центральных частях водоразделов. В мочажинах *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Sphagnum lindbergii*, печеночники, на кочках — *Sphagnum fuscum*, *Carex middendorffii*, *C. cryptocarpa*, кустарнички;

3) озерково-мочажинный комплекс — обводненные мочажины-озерки, сфагновые ковры часто отсутствуют;

4) болота типа «римпи» (М.С. Боч, 1986; Botch, 1995) называет их «руоппо») встречаются в центральных частях водораздельных сфагновых болот, здесь преобладают *Trichophorum cespitosum*, *Carex pauciflora*, *Andromeda polifolia* и печеночники на деградированном торфе. Ковры *Sphagnum* sp., *Dicranum* sp., *Polytrichum strictum*;

5) морошковые болота — вдоль мелких водотоков и по окраям болот, на кочках — *Rubus chamaemorus*, *Empetrum sibiricum*, *Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*; характерна малая мощность торфяной залежи (до 50 см).

По данным М.И. Нейштадта (1936а, б) и М.Н. Бокитыко (1949), стратиграфия торфяной залежи болот-плащей характеризуется следующими горизонтами: 1 — от 0 до 50–75 см: темно-коричневый, сильно гумифицированный, среднеразложившийся, осоково-сфагновый торф; 2 — от 0,5–0,75 м до 1,5 м (средняя мощ-

ность 1 м): бурый, неразложившийся, однородный сфагновый торф; 3 — глубже 1,5 м — средне- или сильноразложившийся осоково-гипновый, сфагновый торф. Иногда нижний горизонт отсутствует. Подобное строение болот-плащей отмечено на водоразделе рек Кунжик и Колпакова и на северном склоне водораздела р. Брюмка и др. (Любимова, 1940). М.И. Нейштадт (1936а, б) подчеркивает, что наличие слоя неразложившегося сфагнового торфа — это характерный признак стратиграфии торфяников Западной Камчатки. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) считала, что это явление связано с тем, что еще недавно эти болота содержали мерзлоту. Ею были описаны реликтовые мерзлые бугры на болотах-плащах в районах рек Ича и Крутогорова.

Нами детально изучена растительность болот Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка) (В.Ю. Нешатаев и др., 1994), Южно-Камчатского заказника (Нешатаева, Нешатаев, 1999б, 2001; Нешатаева, 2002а), бассейна р. Кихчик — Западная Камчатка (Нешатаева, Нешатаев, 2002а, 2005а, б; Нешатаева и др., 2005). Кроме того, маршрутные исследования растительности болот проведены в окрестностях г. Петропавловск-Камчатский (Авачинское болото), пос. Паратунка (болота «Паратунская тундра» и «Термальное»), в бухте Ходутка, в бассейнах рек Банная, Быстрая, Начилова (Южная Камчатка), в окрестностях поселков Пушино, Козыревск и Ключи (Центральная Камчатка).

### Классификация растительности болот Камчатки

Тип растительности *Sphagnetion* — гигрофитномоховой

Класс формаций *Sphagnetosa* — гигрофитносфагновый

Группа формаций *Sphagnetosum* — сфагновая

Формация *Sphagneta* — сфагновая

Асс. *Sphagnetum empetroso-vaccinosum* — кустарничково-сфагновая

Формация *Herbosphagneta* — травяно-сфагновая

Асс. *Herbosphagnetum eriophorosum scheuchzeri-polystachyonis* — пушицево-сфагновая (термофильные болотные сообщества)

Асс. *Herbosphagnetum empetroso-caricosum cryptocarpae* — скрытоплодноосоково-шикшево-сфагновая (субасс.: *typicum*, *myricosum*, *betulosum exilis*, *comarosum palustris*, *sanguisorbosum tenuifolii*, *caricosum rariflorae*)

Асс. *Herbosphagnetum myricosum tomentosae* — восковниково-осоково-сфагновая

Асс. *Herbosphagnetum empetroso-myrtillosum* — кустарничково-осоково-сфагновая

Асс. *Herbosphagnetum caricosum middendorffii* — миддендорфоосоково-сфагновая

Асс. *Herbosphagnetum caricosum limosae* — топяноосоково-сфагновая

Класс формаций *Hypnetosa* — гигрофитногипновый  
 Группа формаций *Hypnetosum* — гигрофитногипновая  
 Формация *Hypneta* — гипновая

Тип растительности *Phragmitetion* (*Phorbion, Paludoherbosa*) —  
 гигрофитнотравяной

Класс формаций *Magnocaricetosa* — гигрофитноосоковый  
 Группа формаций *Magnocaricetosum* — гигрофитноосоковая  
 Формация *Magnocariceta* — крупноосочники

Асс. *Magnocaricetum caricosum cryptocarpae* — крупноосочник из осоки скрытоплодной (субасс.: *typicum, sanguisorbosum tenuifolii*)

Группа формаций *Uliginiherbetosum* — болотнотравяная  
 Формация *Uliginiherbeta* Zinzerling, 1929 — болотнотравяная

Асс. *Uliginiherbetum caricoso-trichophorosum* — осоково-альпийскопухоносово-болотнотравяная

Асс. *Uliginiherbetum caricosum limosae* Zinzerling, 1929 — топяноосочково-болотнотравяная (субасс.: *menyanthosum, myricosum, dicranosum, caricosum rariflorae*)

Асс. *Uliginiherbetum caricosum cryptocarpae* — скрытоплодноосоково-болотнотравяная (субасс.: *typicum, drepanocladosum, menyanthosum*)

Асс. *Uliginiherbetum menyanthosum* Zinzerling, 1929 — вахтово-болотнотравяная (субасс.: *typicum, eleocharidosum palustris, drepanocladosum*)

Асс. *Uliginiherbetum caricosum rariflorae-middendorffii* — осоково-болотнотравяная

Группа формаций *Caricetosum limosae* — гигрофитные мелкоосочники  
 Формация *Cariceta limosae* — осоки топяной

Тип растительности *Salicetion* — бореальные, субальпийские  
 и субарктические кустарники

Класс формаций *Myricetosa tomentosae* — бореальные гигрофитные кустарники  
 Формация *Saliceta fuscescens* — болотные ивняки

Формация *Myriceta tomentosae* — заросли восковника войлочного

Тип растительности *Empretetion* (*Ericion*) —  
 микротермно-мезопсихрофитно-кустарничковый

Группа формаций *Empretetosum* — кустарничковые тундры

Формация *Empreteta sibirici* — голубично-шикшевая

Асс. *Empretetum sibirici sphagnosum* — сфагново-шикшевая (субасс.: *caricosum rariflorae, menyanthosum, betulosum exilis, vaccinosum uliginosii, myricosum*)

Далее мы приводим краткую характеристику синтаксонов болотной растительности Камчатки, встречающихся в различных районах полуострова.

#### 4.7.1. Болота Южной и Восточной Камчатки

Формация *Herbosphagneta* Zinzerling, 1929 — травяно-сфагновая

Для формации характерно преобладание сфагнов и значительное участие видов, требовательных к условиям минерального питания. Сообщества формации индицируют переходный (мезотрофный) характер верхних слоев торфяной залежи. В эколого-флористической классификации сообщества формации занимают промежуточное положение между сообществами классов *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Nordh. 1936) R.Тх. 1937 и *Oxycocco-Sphagnetea* Br.Bl.et R.Тх. 1943.

Асс. *Herbosphagnetum eriophorosum scheuchzeri-polystachyonis* — пушицево-сфагновая. Описана на Нижне-Кошелевских горячих ключах В.Ю. Нешатаевой и др. (1997). Включает термофильные болотные сообщества с участием пушицы Шейхцера (*Eriophorum scheuchzeri*) и пушицы многоколосковой (*E. polystachion*).

Асс. *Herbosphagnetum empetroso-caricosum cryptocarphae* — скрытоплодно-соково-шикшево-сфагновая. Отличается преобладанием в моховом покрове *Sphagnum warnstorffii*, реже *S. squarrosum* и *S. teres*, в травяно-кустарничковом ярусе постоянно встречаются как олиготрофные кустарнички: *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Andromeda polifolia*, *Salix fuscescens*, *Betula exilis*, так и требовательные к условиям минерального питания травы: *Carex cryptocarpha*, *Equisetum palustre*, *Comarum palustre*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Bistorta vivipara*, *Luzula capitata* и др. (табл. 57). Сообщества ассоциации близки к асс. *Herbosphagnetum betuloso exilis* — *myricosum tomentosae* и *Herbosphagnetum caricosum cryptocarphae*, описанным в Кроноцком заповеднике (Нешатаев и др., 1994). Первая из них отличается преобладанием других видов сфагнов (*Sphagnum papillosum*, *S. rubellum*), более высокой встречаемостью *Carex middendorffii* и *C. limosa*, отсутствием *C. cryptocarpha* и *Sanguisorba tenuifolia*, вторая — преобладанием других видов мхов (*Sphagnum russowii*, *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens*). По-видимому, *Carex cryptocarpha*, *Sanguisorba tenuifolia* и *Iris setosa* очень характерны именно для болот Западной Камчатки, на что указывает Е.Л. Любимова (1940, с. 163), приводя описание сообщества, относимого нами к описываемой ассоциации, под названием «болото с примесью луговых растений». Описываемые сообщества имеют некоторые общие черты с сообществами горных болот Японии, относимых к союзу *Myrico tomentosae* — *Sphagnion fusci* R.Тх., Miyawaki et Fujiwara 1972 класса *Oxycocco-Sphagnetea* Br.Bl.et R.Тх. 1943 (Fujiwara, 1979). Их объединяет наличие *Myrica tomentosa*, *Oxycoccus microcarpus*, *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*. Однако важным отличием является отсутствие в описываемых сообществах Южной Камчатки *Sphagnum fuscum*.

В пределах ассоциации нами выделено 6 субассоциаций, различающихся соотношением обилия видов-доминантов (табл. 57) и некоторыми особенностями



Продолжение таблицы 57

Ярусы, виды	Acc. <i>Herbosphagnetum empetroso-caricosum</i>										Acc. <i>Uliginiherbetum caricoso-trichophorosum alpinii</i>					
	Субасс. <i>турисум</i>		Субасс. <i>betulosum exilis</i>		Субасс. <i>тырициум</i>		Субасс. <i>сатаросум</i>		Субасс. <i>Сангисор-босум</i>		Субасс. <i>Caricosum rariflorae</i>		С			
	607	596	585	597	599	600	591	595	708	587	703	701	110	111	112	S
Номера описаний																
<i>Equisetum palustre</i>	+	+	+	1	3	1	1	7	+	1	+	1	1	1	+	3
<i>Carex cryptocarpa</i>	1	+	1	+	1	2	2	10	1	7	1	1	25	30	+	2
<i>Calamagrostis neglecta</i>	+	+	+	+	+	+	+	5	+	5	1	1	1	1	3	2
<i>Trifentalis europaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	3
<i>Salix arctica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5	1	1	2	1	3
<i>Parnassia palustris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	3
<i>Iris setosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3
<i>Drosera rotundifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	2
<i>Platanthera tipuloides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Trichophorum alpinum</i>	1	1	+	+	+	1	+	+	+	+	1	30	30	40	+	2
<i>Carex gynocrates</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	10	+	+	3
<i>Parmica camtschatica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	3
<i>Equisetum variegatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	3
<i>Carex appendiculata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10	2	5	+	3
<i>Eriophorum polystachion</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	20	+	+	+	2
<i>Juncus haenkei</i>	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	2
<i>Rubus arcticus</i>	10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Sieverstia pentapetala</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Saussurea riederi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Pedicularis resupinata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Viola hultenii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Rubus chamaemorus</i>	+	+	+	+	1	5	10	+	+	3	+	+	+	+	+	1
<i>Pedicularis oederi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>P. chamissonis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Oxycooccus palustris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Festuca rubra</i>	+	+	2	+	+	+	7	+	+	2	+	+	+	+	+	1



Продолжение таблицы 57

Ярусы, виды	Асс. <i>Herbosphagnetum empetroso-caricosum</i>										Асс. <i>Uliginiherbetum caricoso-trichophorosum alpinii</i>				
	Субасс. <i>tuycosum</i>		Субасс. <i>betulosum exilis</i>		Субасс. <i>tyricum</i>		Субасс. <i>comatosum</i>		Субасс. <i>Sanguisorbosum</i>		Субасс. <i>Caricosum rariflorae</i>		С		
	596	585	597	599	600	591	595	708	587	703	701	110	111	112	S
Номера описаний															
<i>Carex stans</i>	+		+			+		5	+						
<i>C. chordorrhiza</i>			+												
<i>Thermopsis lupinoides</i>															
<i>Thalictrum alpinum</i>	1														
<i>Selaginella selaginoides</i>	+				+				+						
<i>Pinguicula macroceras</i>															
<i>Pedicularis verticillata</i>															
<i>Menyanthes trifoliata</i>															
<i>Luzula multiflora</i>															
<i>Listera cordata</i>															
<i>Lathyrus pilosus</i>															
<i>Juncus beringensis</i>															
<i>Hedysarum hedysaroides</i>															
<i>Coptis trifolia</i>															
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>															
<i>Carex rotundata</i>									5						
<i>Arctostaphylos alpina</i>															
<i>Anemone alpina villosissima</i>															
<i>Gentiana auriculata</i>															
<i>Viola epipsiloides</i>									1						1
<i>Triglochin palustre</i>															1
<i>Pyrola minor</i>															1
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</b>	<b>50</b>	<b>65</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>70</b>	<b>40</b>	<b>5</b>	<b>30</b>		
<i>Dicranum majus</i>	5	5	30	10	5	10	5	10	10	20					
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	15	30	50	32	20	20	20	30	30	40					

Окончание таблицы 57

Ярусы, виды	Асс. <i>Herbosphagnetum empetroso-caricosum</i>										С		Асс. <i>Uliginiherbetum caricoso-trichophorosum alpinii</i>			
	Субасс. <i>tuigosum</i>		Субасс. <i>betulosum exilis</i>		Субасс. <i>tyricum</i>		Субасс. <i>comarostum</i>		Субасс. <i>Sanguisorbosum</i>		Субасс. <i>Caricostum pariflorae</i>					
	607	596	585	597	599	600	591	595	708	587	703	701		110	111	112
<i>S. angustifolium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+								
<i>Peltigera aptosa</i>	5		+	+	20	20	2	+								
<i>Pleurozium schreberi</i>	+		20	1	1		1	+			5					
<i>Tomentypnum nitens</i>	10		25	10	10		10	20			5					
<i>Aulacomnium palustre</i>	1		5			20										
<i>Rhizomnium magnifolium</i>	15	50														
<i>Sphagnum squarrosum</i>																
<i>Drepanocladus aduncus</i>																
<i>Hypnum lindbergii</i>																
<i>Scorpidium scorpioides</i>																
<i>Cetraria islandica</i>																
<i>Drepanocladus uncinatus</i>																
<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>																
<i>Aulacomnium turgidum</i>																
<i>Calliergonella cuspidata</i>																
<i>Campyllum stellatum</i>																
<i>Cladonia arbuscula</i>																
<i>C. rangiferina</i>																
<i>Cladonia cornuta</i>																
<i>Climacium dendroides</i>																
<i>Helodium blandowii</i>																
<i>Polytrichum alpinum</i>																
<i>Sphagnum teres</i>																
<i>Stereocaulon paschale</i>																
Мощность торфа, см	10	12	15	20	50	75	80	55	90	30	55	20	15	12	7	

Примечание. С — константность видов, S — встречаемость. Покрытие менее 1% обозначено знаком «+».

экологии. Все они описаны на приморских болотах западного побережья в устьях р. Камбальная и р. Теплая. Сообщества субасс. *myricosum* занимают окрайки болотных массивов с мощностью торфа 10–15 см. Микрорельеф пологодочковатый. Сообщества субасс. *betulosum exilis* и *typicum* характеризуются более или менее развитым кочковатым микрорельефом (высота кочек до 30 см). Эти сообщества приурочены как к окрайкам болот с мощностью торфа 15–20 см, так и к грядам грядово-озерково-мочажинных комплексов, с мощностью торфа 50–90 см. К вершинам кочек, сложенных *Sphagnum warnstorffii*, приурочены обильные кустарнички, *Rubus chamaemorus* и встречающиеся здесь *Pleurozium schreberi* и лишайники. Травянистые растения, а также *Sphagnum teres*, *S. squarrosum* приурочены к ровным участкам и западинкам. Сообщества субасс. *comarosum palustris*, *sanguisorbosum tenuifolii* и *caricosum rariflorae* характеризуются пологим микрорельефом, различаясь уровнем вод. Сообщества с обильными *Comarum palustre* и *Carex rariflora* занимают низкие гряды, а сообщества с преобладанием *Sanguisorba tenuifolia* описаны на окрайке болота с мощностью торфа 20 см.

#### Формация *Magnocariceta* — крупноосочники

Асс. *Magnocaricetum caricosum cryptocarpae* — крупноосочник из осоки скрытоплодной (*Carex cryptocarpa*). Описана в Кроноцком заповеднике и на западном побережье Камчатки (Любимова, 1940; В.Ю. Нешатаев и др., 1994). Описанные в Южно-Камчатском заказнике сообщества отнесены к особой субасс. *sanguisorbosum*, для которой наряду с преобладанием *Carex cryptocarpa* характерны: высокое обилие *Sanguisorba tenuifolia*, более или менее развитый покров из гипновых мхов, постоянное присутствие болотных и тундровых кустарничков: *Betula exilis*, *Salix fuscescens*, *Rubus arcticus*, *Andromeda polifolia*, *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus* и луговых и болотных трав: *Calamagrostis neglecta*, *Bistorta vivipara*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*, *Trientalis europaea*, *Viola hultenii*, *Baeothryon alpinum*, *Luzula capitata*, *Gentianella auriculata*, *Festuca rubra*, *Galium trifidum* (табл. 58). Сообщества ассоциации встречаются на окрайках болот и грядах болотных массивов западного побережья с мощностью торфа 20–30 см.

В системе эколого-флористической классификации сообщества рассматриваемой асс. *Magnocaricetum caricosum cryptocarpae* следует относить к классу *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Nordh. 1936) R.Тх. 1937.

#### Формация *Uliginiherbeta* Zinzerling, 1929 — болотнотравяная

Формация объединяет сообщества топяных участков с обильным гигрофильным разнотравьем и мелкими осоковыми.

Асс. *Uliginiherbetum caricoso-trichophorosum alpinii* — осоково-альпийскопухонособо-болотнотравяная. Характеризуется преобладанием *Trichophorum alpinum*, согосподством других осоковых: *Carex cryptocarpa*, *C. appendiculata*, *Eriophorum polystachyon*, *Carex gynocrates* и гипновым моховым покровом из *Hypnum lindbergii*, *Drepanocladus aduncus*, *Scorpidium scorpioides*. Для сообществ ассоциации

Таблица 58  
 Геоботаническая характеристика крупно- и мелкоосоковых и кустарничковых сообществ гряд и ковров

Ярусы, виды	Acc. <i>Magnosarcisetum caricosum ssp. caricosum</i>		Acc. <i>Uliginibetum nanocaricosum</i>					Acc. <i>Empetretum sibirici sphagnum</i>												
	Субасс. <i>sanguisorbosum</i>	С	Субасс. <i>thosum</i>	Субасс. <i>myricosum</i>	Субасс. <i>dicranosum</i>	Субасс. <i>caricosum rariflorae</i>	Субасс. <i>menyanthosum</i>	Субасс. <i>betulosum exilis</i>	Субасс. <i>vascinosum uliginosii</i>	Субасс. <i>myricosum</i>	С	Номера описаний								
	61	588	586	65	67	902	63	64	604	606	608	589	903	904	711	594	603	601		
<b>Кустарничковый ярус, %</b>						<b>15</b>	<b>5</b>	+	+		+			<b>6</b>			<b>35</b>	<b>20</b>		
<i>Myrica tomentosa</i>						15	5	+			+			1			35	20		
<i>Pentaphragyloides fruticosa</i>								+	+					5			3	1		
<i>Salix pulchra</i>							+										3	1		
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	70	70	70	70	45	55	40	35	60	65	60	45	75	60	50	60	45	60		
<i>Betula exilis</i>	3	1	5	3	+		5	5	5	5	1	+	15	15	15	5	5	5		
<i>Salix fuscescens</i>	5	+	5	+	1	1	1	+	5	5	1	5	10	2	1	5	+	5		
<i>Calamagrostis neglecta</i>	5	2	3	3	1	+	+	2	1	1	+	+	+	1	2	+	5	+		
<i>Polygonum viviparum</i>	+	2	2	+	+	+	+	+	5	5	1	+	3	1	1	+	+	1		
<i>Comarum palustre</i>	5	10	3	+	+	+	5	5	+	+	1	5	1	2	5	+	+	2		
<i>Rubus arcticus</i>	3	+	+	+	1	+	1	1	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+		
<i>Equisetum palustre</i>	1	+	+	7	3		+	5	1	3	1	+	1	+	3	+	+	+		
<i>Trientalis europaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	1	+	1	+	+	+		
<i>Viola hultenii</i>	3	+	1	2	+	1	+	+	+	+	+	+	3	2	+	+	+	+		
<i>Trichophorum alpinum</i>	+	5	1	+	+	2	2	5	2	1	2	+	3	1	+	1	3	3		
<i>Andromeda polifolia</i>		+	+	+	+	2	2	5	2	1	2	+	3	1	2	2	1	1		
<i>Sanguisorba tenuifolia</i>	25	10	20	+	+	1			+	2	10	+	10	10	5	+	1	5		

Продолжение таблицы 58

Ярусы, виды	Acc. <i>Magnocaricetum caricosum cryptocarphae</i>		Acc. <i>Uliginibetum naposcaricosum</i>				Acc. <i>Empetretum sibirici sphagnosum</i>											
	Субасс. <i>sanguisorbosum</i>		С	Субасс. <i>thosum</i>	Субасс. <i>myricosum</i>	Субасс. <i>dicranosum</i>	Субасс. <i>caricosum tauriflorae</i>	С	Субасс. <i>betulosum exilis</i>									
	Субасс. <i>myricosum</i>	Субасс. <i>thosum</i>	Субасс. <i>myricosum</i>	Субасс. <i>dicranosum</i>	Субасс. <i>caricosum tauriflorae</i>	С	Субасс. <i>menyanthosum</i>	Субасс. <i>caricosum rariflorae</i>	Субасс. <i>betulosum exilis</i>	Субасс. <i>menyanthosum</i>	Субасс. <i>caricosum rariflorae</i>	Субасс. <i>betulosum exilis</i>	Субасс. <i>menyanthosum</i>	Субасс. <i>caricosum rariflorae</i>	Субасс. <i>betulosum exilis</i>	Субасс. <i>menyanthosum</i>	Субасс. <i>caricosum rariflorae</i>	Субасс. <i>betulosum exilis</i>
Номера описаний																		
61	588	586	65	67	902	63	64	604	606	608	589	903	904	711	594	603	601	601
<i>Carex cryptocarpa</i>	30	15	V				1			+	5	7	5	10	5	2	1	IV
<i>Empetrum sibiricum</i>	3	3	V			2	+	20	15	10	35	10	10	10	10	20	20	V
<i>Luzula confusa</i>	+	+	V			+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	V
<i>Gentianella auriculata</i>	+	+	V			+	+	+	+	1		+		1	+	5	+	III
<i>Festuca rubra</i>	+	2	IV	1		3		1	1		+	+	+	2	1	+	+	III
<i>Oxycooccus microcarpus</i>	+	+	IV					1	1		+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>Galium trifidum</i>	5		IV			10		20	20	25	1	1		5	3		5	IV
<i>Carex rariflora</i>		+	II	2	20	+	10	20	20				3					I
<i>C. chordorrhiza</i>	3		II	30	7	+	+	+	2				2		+	1		III
<i>Thalictrum alpinum</i>	1		II	5	3			+	1				+		+	+		II
<i>Oxycooccus palustris</i>	+		II	1	5		II	+	+	+		1	3		1	+	+	IV
<i>Iris setosa</i>			II	+			I	+										II
<i>Parnassia palustris</i>		+	II	+			I			+				+				I
<i>Pedicularis resupinata</i>		+	II	+			I			+	1			+				I
<i>Carex stans</i>			II							+				+				III
<i>Listera cordata</i>		+	II						+	+	+			+		+		II
<i>Saussurea riederi</i>	+		II					+	+	+				+		+		II
<i>Pedicularis verticillata</i>			II					+	+	+		2	3	+				II
<i>Vaccinium minus</i>		3	II					1			+			+	2	+	+	II









Окончание таблицы 58

Ярусы, виды	Асс. <i>Magnoscari-</i> <i>cetum caricosum</i> <i>сгрупповаргае</i>		Асс. <i>Uliginiherbetum</i> <i>папоскаркосум</i>					Асс. <i>Empetretum sibirici sphagnosum</i>									
	Субасс. <i>sanguisorbo-</i> <i>sum</i>	С	Субасс. <i>menyan-</i> <i>thosum</i>	Субасс. <i>myricosum</i>	Субасс. <i>dicranosum</i>	Субасс. <i>carico-</i> <i>sum variflorae</i>	С	Субасс. <i>caricosum</i> <i>rariflorae</i>	Субасс. <i>menyanthosum</i>	Субасс. <i>betulosum</i> <i>exilis</i>	Субасс. <i>vascintio-</i> <i>sum illegitimi</i>	Субасс. <i>myricosum</i>	С				
Номера описаний																	
61	588	586	65	67	902	63	64	604	606	608	589	903	904	711	594	603	601
<i>Calliergon giganteum</i>	+			1				I							+		I
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>																	
<i>Brachythecium salebrosum</i>	+		+		+	+		II									
<i>Warnstorfia exannulata</i>			+		+	+		II									
<i>Pseudobryum cinclidoides</i>								II									
<i>Cinclidium latifolium</i>								II									
<i>Calliergon sarmentosum</i>				1	2		+	II		+	I						I
<i>Peltigera aptosa</i>	+		+					I									
<i>Cinclidium stygium</i>					1			I									
<i>Drepanocladus revolvens</i>								I									
<i>Paludella squarrosa</i>								I									
<i>Pleurozium schreberi</i>								I							25	+	III
<i>Marschmania polymorpha</i>								I		+						+	I
<i>Cladonia cornuta</i>								I								+	I
<i>Hylacomium splendens</i>																	
Мощность торфа, см	40	50	45	25	35	30	25	60	65	55	50	60	40	60	65	65	60
УГВ, см					10							30		25			

Примечание. С — константность видов, УГВ — уровень грунтовых вод, см.

характерно наличие единичного подроста *Alnus hirsuta* (высотой до 2 м), кустарников (*Salix parallelinervis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Myrica tomentosa*) и *Vaccinium uliginosum*, приуроченных к микроповышениям. В сообществах отмечено постоянное участие *Sanguisorba tenuifolia*, *Equisetum palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Trientalis europaea*, *Salix arctica*, *Parnassia palustris*, *Iris setosa*, *Drosera rotundifolia*, *Platanthera tipuloides*, *Ptarmica camtschatica*, *Equisetum variegatum*. Микрорельеф слабокочковатый, мощность торфа 7–12 см. Сообщества ассоциации описаны в устье р. Ильинская (восточное побережье) под названием «пухоносово-осоково-гипновое болото» (Нешатаева, 1988в). Сообщества ассоциации в эколого-флористической системе классификации могут быть отнесены к классу *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Nordh. 1936) R.Тх. 1937.

Асс. *Uliginiherbetum caricosum limosae* Zinzerling, 1929 — топяно-осочково-болотнотравяная. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают мелкие длиннокорневищные гигрофильные осоки (*Carex chordorrhiza*, *C. rariflora*, *C. limosa*) и обильно болотное разнотравье (*Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum palustre* и др.). Моховой покров развит слабо или в нем преобладают гипновые мхи. Ассоциация описана в Европейской части России (Цинзерлинг, 1929), а также на Камчатке в Кроноцком заповеднике, где в сообществах преобладает *Carex limosa* (Нешатаев и др., 1994). Несмотря на то, что в Южно-Камчатском заказнике в описанных нами сообществах ассоциации *C. limosa* замещен на близкий вид *C. rariflora*, мы сочли возможным, исходя из принятой нами концепции крупной ассоциации, включить камчатские сообщества в ассоциацию *Uliginiherbetum caricosum limosae* в ранге субассоциаций. Сообщества ассоциации описаны нами на низких грядах (коврах) с уровнем вод от поверхности в 5–10 см на приморских болотах западного побережья с мощностью торфа 20–70 см. Сообщества ассоциации входят в состав грядово-озерково-мочажинных комплексов. В пределах ассоциации нами выделены следующие субассоциации: 1) *menyanthosum*, 2) *myricosum*, 3) *dicranosum*, 4) *caricosum rariflorae*.

К. Dierssen (1982, 1996) североευропейские сообщества с преобладанием *Carex limosa* и *C. rariflora*, гипновых или сфагновых мхов относит к двум разным ассоциациям: *Caricetum limosae* Osvald 1923 emend. Dierssen 1982 и *Caricetum rariflorae* Fries 1913 класса *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Nordh. 1936) R.Тх. 1937.

Асс. *Uliginiherbetum caricosum cryptocarpae* — скрытоплодноосоково-болотнотравяная. Характеризуется преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Carex cryptocarpa* (10–30%) и высоким обилием *Comarum palustre* (10–30%). Сообщества асс. *Uliginiherbetum caricosum cryptocarpae* отличаются от сообществ асс. *Magnocaricetum caricosum cryptocarpae* высоким обилием *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, отсутствием сфагнов, кустарничков, луговых трав, иным видовым составом мохообразных (табл. 59). В пределах ассоциации выделено 3 субассоциации.



Окончание таблицы 59

Ярусы, виды	Формация <i>Uliginiherbeta</i>																				
	Асс. <i>Uliginiherbetum caricosum sputosaruae</i>							Асс. <i>Uliginiherbetum menyanthosum</i>													
	Субасс. <i>drepanocladosum</i>			Субасс. <i>menyanthosum</i>				Субасс. <i>tyricum</i>			Субасс. <i>tyricum</i>										
Номера описаний																					
	602	604	707	702	709	704	706	587a	605	602	593	705	901	905	606a	605a	592	598	710		
<i>Drosera rotundifolia</i>		1																			
<i>Viola biflora</i>		+					+														
<i>Epilobium palustre</i>																					
<i>Calamagrostis neglecta</i>		+																			
<i>Juncus filiformis</i>		+																			
<i>Equisetum fluviatile</i>																					I
<i>Carex lasiocarpa</i>																					I
<b>Мохово-пшайнниковый ярус, %</b>	80	60	80	70	95	1	+	5	20	8	10	25	+		+	+	+				
<i>Drepanocladus exannulatus</i>	+		60	60			+					5	+								
<i>D. fluitans</i>					95	1		2		3	10	5	+								
<i>D. revolvens</i>			60	10				3		5											
<i>Scorpidium scorpioides</i>	80								20			10									
<i>Calliergon richardsonii</i>				+				+				+									
<i>C. sarmentosum</i>																					
<i>Rhizomnium magnifolium</i>		+											+								
<i>Calliergon giganteum</i>								+													
<i>Paludella squarrosa</i>																					
Мощность торфа, см	50	55	70	50	70	55	60	50	60	60	70	75	20	50	60	60	60	80	70		
УГВ, см	0	0	-2	-3	0	0	+5	+5	+15	+30	+20	+20	+10	+10	+25	+30	+35	+40	+60		

Примечание. С — константность видов, R — вид встречен в единственном экземпляре.

Для сообществ субасс. *drepanocladosum* характерно наличие развитого мохового покрова (70–95%) из *Warnstorfia exannulata*, *Limprichtia revolvens*, *Calliergon richardsonii*, *Scorpidium scorpioides*. Сообщества субассоциации занимают обводненные мочажины грядово-озерково-мочажинных болот западного побережья, в которых вода в начале августа 1990 г. стояла у поверхности ( $\pm 5$  см). Мощность торфа составляла 40–70 см.

Сообщества субасс. *typicum* и *menyanthosum* имеют менее развитый моховой покров из тех же видов в силу большей обводненности их местообитаний (уровень вод от 0 до + 30 см). При этом сообщества субасс. с обильным *Menyanthes trifoliata* занимают мочажины-озерки с глубиной воды 10–15 см и являются переходными к следующей ассоциации.

Асс. *Uliginiherbetum menyanthosum* Zinzerling, 1929 — вахтово-болотнотравяная. Отличается слаборазвитым травяным ярусом (8–30%) из *Menyanthes trifoliata*, приподнимающимся из воды. Для многих сообществ характерно присутствие плавающих в воде *Utricularia macrorhiza*, *Sparganium hyperboreum*, *Hippuris vulgaris*. Кроме сообществ, отнесенных к субасс. *typicum*, встречаются сообщества с обильным *Eleocharis palustris* (субасс. *eleocharidosum palustris*) и *Warnstorfia fluitans* (субасс. *drepanocladosum*).

#### Формация *Empetreta sibirici* — голубично-шикшевая

Для сообществ формации характерно преобладание *Empetrum nigrum* L. s.l. (syn.: *E. sibiricum* Vassil. s. str.), других психрофильных кустарничков, покрытие сфагновых мхов не превышает 30%. На Камчатке сообщества формации описаны в приморских и горных тундрах Кроноцкого заповедника под названием *Vacciniето uliginosii* — *Empetreta sibirici* (Нешатаев, Храмцов, 1994) на нормально дренированных местообитаниях, а также в горных районах Южно-Камчатского заказника (Нешатаева, Нешатаев, 1993). Болотные сообщества выделены нами в самостоятельную ассоциацию.

Асс. *Empetretum sibirici sphagnosum* — сфагново-шикшевая. Отличается присутствием сфагнов (с покрытием 5–10%), а также другими признаками недостаточного дренажа — высокой константностью *Calamagrostis neglecta*, *Comarum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Carex cryptocarpa*, *Охусoccus microcarpus*, *O. palustris*, *Carex rariflora*, *Menyanthes trifoliata* и др. Сообщества ассоциации занимают гряды грядово-мочажинно-озерковых комплексов болот западного побережья с глубиной торфа 40–100 м и уровнем вод 20–30 см. По своему составу они сходны с сообществами асс. *Herbosphagnetum empetroso sibirici-caricosum cryptocarpae*, отличаясь меньшим покрытием сфагнов. Ассоциации также сходны по синтаксономической структуре: подразделению на субассоциации — в силу сходства доминантов травяно-кустарничкового яруса. В пределах асс. *Empetretum sibirici sphagnosum* нами выделены следующие субассоциации: 1) *caricosum rariflorae*, 2) *menyanthosum*, 3) *betulosum exilis*, 4) *vaccinosum uliginosii*, 5) *myricosum*. Сообщества субасс. *caricosum rariflorae* и *menyanthosum* являются пере-

ходными к сообществам асс. *Uliginiherbetum caricosum rariflorae* и характеризуются слабо развитым микрорельефом. Сообщества субасс. *betulosum exilis* и *vaccinosum uliginosii* занимают наиболее высокие гряды с кочками высотой до 30 см. Сообщества субасс. *myricosum* тяготеют к окраинным комплексам.

В системе эколого-флористической классификации систематическое положение асс. *Empetretum sibirici sphagnosum* является промежуточным между классами *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (Nordh. 1936) R.Тх. 1937 и *Oxycocco-Sphagnetea* Br.Bl.et R.Тх. 1943.

### Характеристика структуры болотных комплексов и болотных массивов Южной Камчатки

**Болота восточного побережья** (болото в устье р. Ильинская). От Тихого океана болотный массив отделен береговым валом с колосняковыми лугами. Болото имеет простую структуру и сложено практически единым сообществом асс. *Uliginiherbetum caricoso-baeothryosum*. Характерно преобладание *Baeothryon alpinum* с согосподством других осоковых: *Carex cryptocarpa*, *C. appendiculata*, *C. gynocrates*, *Eriophorum polystachyon* и гипновым моховым покровом из: *Hypnum lindbergii*, *Drepanocladus aduncus*, *Scorpidium scorpioides*, постоянное участие принимают: *Sanguisorba tenuifolia*, *Equisetum palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Trientalis europaea*, *Salix arctica*, *Parnassia palustris*, *Iris setosa*, *Drosera rotundifolia*, *Platanthera tipuloides*, *Parnassia camtschatica*, *Equisetum variegatum*. Характерной чертой является присутствие кустарников (*Pentaphylloides fruticosa*, *Myrica tomentosa*, *Carex parallelinervis* и др.) и подроста ольхи волосистой (*Alnus hirsuta*) высотой до 2 м. Микрорельеф слабокочковатый, мощность торфа 10–15 см.

**Болота западного побережья** (по левому берегу р. Теплая, по левому и правому берегам р. Камбальная) имеют сходную структуру. Они расположены на прибрежно-морских низменных равнинах, сформировавшихся на месте бывших морских лагун, и отделены от Охотского моря узкой (50–100 м) полосой дюн, покрытых приморскими колосняковыми лугами (из *Leymus mollis*, *Lathyrus maritimus*). Небольшие реликтовые дюны высотой до 1,5 м встречаются и посреди болотных массивов. Эоловые наносы песка нередко попадают под мхами и в торфе этих болот. Поверхность болот слабо наклонена в сторону моря. На востоке болота граничат с суходолами, покрытыми ольховыми и кедровыми стланиками. Мощность торфяной залежи по данным 140 замеров не превышает 100 см и варьирует от 10–20 см на окрайках до 60–100 см в центральных частях болот. Окрайки болот заняты сообществами асс. *Herbosphagnetum empetroso sibirici-caricosum cryptocarphae* и *Magnocaricetum caricosum cryptocarphae*. Центральные части болот представлены грядово-мочажинными и грядово-озерково-мочажинными комплексами. На высоких грядах в этих комплексах отмечены сообщества асс. *Herbosphagnetum empetroso sibirici-caricosum cryptocarphae* и *Empetretum sibirici sphagnosum*. Топяные участки заняты сообществами асс. *Uliginiherbetum caricosum*

*limosae*. В мочажинах и мочажинах-озерках распространены сообщества асс. *Uliginiherbetum caricosum cryptocarpae* и *Uliginiherbetum menyanthosum*. Болота сходной структуры с такой же преобладающей ассоциацией на грядах и с такой же маломощной торфяной залежью (до 1 м) описаны Е.Л. Любимовой (1940) на западном побережье Камчатки много севернее — на широте около 55°30' с.ш. Крупный болотный массив с озерково-топяными комплексами сформировался также в южной оконечности полуострова Лопатка, сложенного морскими песчаными отложениями. Там распространены осоковые, пушицевые, ситниковые и травяно-гипновые низинные болота с многочисленными озерами (Нешатаева, 1988в).

Проведенные исследования болот Южно-Камчатского заказника позволили выделить общие ботанико-географические особенности, характерные для болот побережий Тихого океана и Охотского моря на крайнем юге Камчатки. Болотные массивы на обоих побережьях имеют плоские поверхности, сильно обводнены. Для болотных систем Южной Камчатки характерны широкое распространение мочажин и мочажин-озерков, а также поверхностный сток. Мочажины и мочажинно-озерки заняты травяно-гипновыми сообществами, в составе которых характерны виды низинных болот. Для болотных массивов обоих побережий также характерно отсутствие деревьев. На окрайках болот преобладают травяно-сфагновые сообщества с участием восковника (*Myrica tomentosa*), кровохлебки тонколистной (*Sanguisorba tenuifolia*), осоки скрытоплодной (*Carex cryptocarpa*) и луговых видов. Эти черты сближают болота Южно-Камчатского заказника с аапа-болотами Кроноцкого заповедника, описанными на приморских равнинах Кроноцкого и Камчатского заливов Тихого океана (В.Ю. Нешатаев и др., 1994). Структура болотных комплексов побережий Восточной и Южной Камчатки сходна с сообществами европейских травяно-сфагново-гипновых аапа-болот, охарактеризованных Т.К. Юрковской (1992) и имеющих панбореальный ареал (Ruuhijarvi, 1960). На основании анализа собранных материалов и литературных источников мы полагаем, что болота южной оконечности Камчатки могут быть отнесены к особому южнокамчатскому типу аапа-болот, отличающемуся маломощной торфяной залежью, сравнительно молодым возрастом, комплексностью растительного покрова, флористическими и фитоценотическими особенностями сообществ.

На Южной Камчатке изучены торфяные залежи болот в окрестностях вулкана Камбальный, где радиоуглеродным методом проведена датировка пепловых прослоек и определен возраст болот (Зарецкая, 2001; Zaretskaia, Uspenskaia, 2001). Установлено, что формирование южнокамчатских болот и торфяников шло под постоянным воздействием активного вулканизма. На Южной Камчатке (к югу от пос. Озерновский) накопление торфа началось 7,2 тыс. лет назад, возраст болот Камбальное и Теплое, расположенных в устье р. Камбальная, от 5,5 до 5 тыс. лет и менее. Болото Камбальное образовалось на месте отшнуровавшейся морской лагуны, превратившейся в пресноводное озеро (на дне торфяника обнаружен сапропель). Камбальное болото характеризуется торфяной залежью мощностью около 1 м. Древесных торфов и древесных остатков нет. В результате выпадения

мощных прослоек вулканического пепла меняется ботанический состав горизонтов торфяной залежи. На строении торфяной залежи это отражается следующим образом: *Sphagnum*-торф → пепловая прослойка → *Carex*-торф; *Eriophorum*-торф → пепловая прослойка → *Carex*-торф; *Carex*-торф (*Carex cryptocarpa*) → пепловая прослойка → гипновый торф. Установлено, что выпадение слоя пепла толщиной более 10 см уничтожает существующие болотные сообщества и на поверхности отложений развиваются пионерные сообщества. Слой выпавшего пепла толщиной от 2 до 10 см вызывает изменение соотношения видов в пределах существующей ассоциации. Количество гигрофильных трав (например, *Equisetum fluviatile*) и сфагновых мхов (*Sphagnum fimbriatum*) уменьшается. Поскольку перерывов в торфообразовании не отмечено, можно считать, что восстановление растительного покрова болот после вулканогенных нарушений идет довольно быстро. Всего в районе вулкана Камбальный обнаружены следы не менее 30 извержений (Zaretskaia, Uspenskaia, 2001).

#### 4.7.2. Болота-плащи Западной Камчатки

В 2001 и 2004 гг. нами изучены болота-плащи в бассейне р. Кихчик (Усть-Большерецкий р-н). Район исследований расположен между реками Левый Кихчик и Правый Кихчик на расстоянии 40–45 км от берега Охотского моря.

Изученные болота расположены на высотах 220–250 м над уровнем моря. Заболоченность района исследований составляет 30–35%. Обширные массивы болот-плащей площадью от 2 до 2700 га встречаются на плоских водоразделах, вершинах и склонах холмов крутизной до 5–7°, террасах, перекрывая все неровности рельефа. Болота характеризуются неглубокой торфяной залежью. В центральных частях болотных массивов мощность торфа, как правило, составляет около 1,1–1,5 м (реже до 2 м). Нижние слои залежи образованы гипново-осоково-сфагновым, осоково-гипновым, реже гипново-сфагновым торфом, степень его разложения 30–40%. На глубине 50 см отмечен осоковый (с *Carex middendorffii*) переходный торф (степень его разложения 30%), выше 40 см сменяющийся сфагновым (фускум-, ангустифолиум-) торфом с остатками кустарничков, пушицы, осоки Миддендорфа, имеющий степень разложения до 25%. В настоящее время мерзлота в торфяной залежи отсутствует. Отмечена повышенная зольность торфа, связанная с привнесом вулканического пепла. Однако его количество значительно меньше, чем в болотах восточного побережья и Центральной долины Камчатки.

Микрорельеф большей части поверхности болот-плащей кочковатый либо выражен слабо. Кочки занимают 40–85%, их высота 20–40 см. Болота слабо обводнены, уровень болотных вод в последнюю декаду июля 2004 г. находился на глубине 40–50 см от поверхности.

На болотах широко распространены осоково-сфагновые (асс. *Herbosphagnetum caricosum middendorffii*, *Herbosphagnetum caricosum limosae*) и кустарничково-сфагновые (асс. *Sphagnetum empetroso-vaccinosum*) сообщества (Нешатаева,



Нешатаев, 2002). На кочках обильны: *Sphagnum fuscum*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *Pleurozium schreberi*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex middendorffii*, часто встречаются: *Betula exilis*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus microcarpus*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Aulacomnium palustre*. Отмечены также: *Rubus chamaemorus*, *Sieversia pentapetala*, *Sphagnum magellanicum*. В междукочиях и на ровных участках обильны: *Carex middendorffii*, *C. rariflora*, *C. pauciflora*, *Sphagnum angustifolium*, встречаются: *Coptis trifolia*, *Eriophorum brachyantherum*, *Platanthera tipuloides*, *Pedicularis labradorica*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum papillosum*, *S. lindbergii* (табл. 60).

На болотах, соединяющихся с болотами приморской равнины, в составе сообществ центральных частей болот (асс. *Herbosphagnetum myricosum tomentosae*) (Нешатаев и др., 1994) встречается восковник (*Myrica tomentosa*).

На пологих склонах водоразделов отмечен комплекс низинных или переходных болот ивейниковых лугов. На вершинах водораздела обычны выпуклые торфяники, которые М.С. Боч (Botch, 1995) относит к болотам-плащам. Мощность торфяной залежи таких болот 2,5–3,5 м, верхний горизонт залежи (до 50 см) образован осоково-сфагновым торфом, средний горизонт (мощностью до 1 м) — сфагновым торфом, а нижний горизонт — смешанным осоково-гипново-сфагновым торфом. Иногда нижний горизонт не выражен.

Характерным для западнокамчатских болот является наличие в торфяной залежи прослоек вулканического пепла, впервые выявленных М.И. Нейштадтом (1936а). Он также считал, что важной отличительной чертой стратиграфии этих торфяников является слой неразложившегося сфагнового торфа. Сфагновые болота без мочажин распространены по окраинам и склонам водоразделов, в ложках, долинах небольших речек, на речных террасах. Они представлены как ассоциациями с восковником войлочным (*Myrica tomentosa*), так и осоково-сфагновыми сообществами без него.

#### Формация *Herbosphagneta* — травяно-сфагновая

Асс. *Herbosphagnetum myricosum tomentosae* — восковниково-осоково-сфагновая. Сообщества ассоциации преобладают в окраинном комплексе водораздельных болот, также встречаются на террасах речных долин. Характеризуются волнистым или мелкокочковатым микрорельефом. В кустарниковом ярусе доминирует восковник (*Myrica tomentosa*), достигающий покрытия 40–50%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают осоки (*Carex middendorffii*, *C. cryptocarpa*) и кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*) (10–20%), встречаются: *Chamaedaphne calyculata*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*. В моховом ярусе (покрытие 75–80%) преобладают: *Sphagnum angustifolium* (50%), *S. russowii* (10%), *S. papillosum* (5%), *Pleurozium schreberi* (10%) и др. (табл. 60).

Асс. *Herbosphagnetum empetroso-myrtillosum* — кустарничково-осоково-сфагновая. Сообщества ассоциации встречаются по окрайкам болот, наиболее харак-

Таблица 60

## Геоботаническая характеристика сообществ болот-платей Западной Камчатки

Ярусы, виды	Ассоциации															
	<i>Sphagnetum empetroso-vaccinosum</i>						<i>Herbosphagnetum myricosum tomentosae</i>						<i>Herbosphagnetum caricosum middendorffii</i>			
	504	506	509	670	30	36	20	21	46	47	507	671	508	8	503	510
<b>Кустарниковый ярус, покрытие, %</b>	+			<b>1</b>							<b>30</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>5</b>		
<i>Myrica tomentosa</i>											30	15	5	5		
<i>Pinus pumila</i>				1										R		
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>40</b>	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>55</b>	<b>65</b>	<b>70</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>60</b>	<b>55</b>	<b>20</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	<b>30</b>
<i>Betula exilis</i>		3	1	2	5	5	10	5			10	5		+		
<i>Empetrum nigrum</i>	10	20	20	10	20	30	5	30	25	15	10		<1	+	2	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	10	20	20	10	10	15	20	20	5	5	20		<1		1	
<i>Ledum decumbens</i>	3	1	1	5	5	5	5	5	2	3	<1	5	<1	1	+	
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	2	5	1	+	3	1	5	5	1	1	3	<1	1			
<i>Andromeda polifolia</i>	+		<1	<1	2	1	2	<1	+	+	<1	1	1	+		
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	<1	<1	<1	2	1	1	1	+	+	+	2	<1	<1	+		<1
<i>Vaccinium minus</i>	1		5	2						1	+					+
<i>Oxycoccus palustris</i>			<1							7	2					
<i>Rubus chamaemorus</i>	+		1	1							+					
<i>Carex middendorffii</i>	7	10	5	3	10	5	5	2	10	10	10	2	1	3	5	5
<i>C. pauciflora</i>	2	+	3	3	3	5	20	10	+		5	5	1	15	15	3
<i>C. rariflora</i>			2		<1	+	+	+	+							1
<i>Eriophorum brachyantherum</i>										+				+		
<i>Carex rotundata</i>												3	3	5		5
<i>C. limosa</i>													+			5

Продолжение таблицы 60

Ярусы, виды	Ассоциации														
	<i>Sphagnetum empetroso-vaccinosum</i>														
	<i>Herbosphagnetum muricosum tomentosae</i>						<i>Herbosphagnetum caricosum middendorffii</i>								
Номера описаний															
504	506	509	670	30	36	20	21	46	47	507	671	508	8	503	510
<i>Trichophorum caespitosum</i>					+				+	1	10				<1
<i>Coptis trifolia</i>	+	1	<1	1	+	3	+	+	+	1	2	+	+	3	1
<i>Cornus suecica</i>	2	1	10	3	5		+	5	5	5	10	+	+	5	10
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	+	<1	+	+			+	+	+	<1		1	+	<1
<i>D. anglica</i>															
<i>Platanthera tipuloides</i>	+	+		<1	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Pedicularis labradorica</i>	R	+	<1	<1	+	1	+		+	<1	+	+	+	<1	
<i>Sanguisorba tenuifolia</i>			1	1		10	+		+	<1	<1	+		+	+
<i>Trientalis europaea</i>	+		+	+		1	+			+	+	+			<1
<i>Maianthemum dilatatum</i>			<1	<1		1	+			<1					
<i>Solidago spiraeifolia</i>			<1	<1		5	+			+					
<i>Anemone debilis</i>				+	+				+						
<i>Sieversia pentapetala</i>															
<i>Lycopodium pungens</i>															
<i>Iris setosa</i>			<1			1	+			+	<1	2	3	10	5
<i>Juncus filiformis</i>						1									
<i>Parnassia palustris</i>															
<i>Viola hultenii</i>															
<i>Pedicularis adunca</i>															
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>80</b>	<b>60</b>	<b>90</b>	<b>90</b>	<b>70</b>	<b>60</b>	<b>65</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>95</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>95</b>
<i>Sphagnetum fuscum</i>	15	40	40	20	20	35	30	30	30		15	35	5	5	20
<i>S. angustifolium</i>	20	20	7	60	60	20	7	+	+	50	10	30	30	25	
<i>S. papillosum</i>	5		2	40		10				5	30	1	35	15	65



Окончание таблицы 60

Ярусы, виды	Ассоциации														
	<i>Sphagnetum empetroso-vaccinosum</i>						<i>Herbosphagnetum myricosum tomentosae</i>			<i>Herbosphagnetum caricosum middendorffii</i>					
	Номера описаний														
504	506	509	670	30	36	20	21	46	47	507	671	508	8	503	510
<i>Cetraria islandica</i>	+	2	2									1		1	
<i>C. laevigata</i>			1					1	2						
<i>Cladonia arbuscula</i> s.l.	7	2	3					+				1		+	
<i>C. rangiferina</i>	3		3					+				1		+	
<i>C. stygia</i>			<1												
<i>Cladonia gracilis</i>	R	1	+					+							
<i>C. cornuta</i>			+												
<i>C. chlorophaea</i> aggr.			+												
<i>C. crispata</i>			+												
<i>C. deformis</i>			+												
<i>Peltigera aphitosa</i>			+												
<i>P. neopolitactylon</i>			+			+									

Примечание. R — вид встречен в единственном экземпляре.

терны для окраинных частей водоразделов. Кустарниковый ярус разрежен (5–10%), иногда с участием кедрового стланика (*Pinus pumila*) или ерника (*Betula exilis*), восковник обычно отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе обильны: шикша (*Empetrum nigrum*) — 10–20%, голубика (*Vaccinium uliginosum*) — 10–20%, брусника (*V. minus*) — 5%; осоки: *Carex middendorffii* (5–10%), *C. pauciflora* (5%), *C. rariflora* (2–3%). В моховом ярусе (общее покрытие 95%) преобладают: *Sphagnum fuscum* (35–40%), *S. russowii* (10–25%), *S. angustifolium* (10–20%), участвуют: *S. papillosum*, *S. compactum*, *S. capillifolium*, *Pleurozium schreberi*, печеночники и др.

Асс. ***Herbosphagnetum caricosum middendorffii*** — миддендорфоосоково-сфагновая. Кочковато-мочажинные осоково-сфагновые болота. Сообщества ассоциации встречаются в периферических частях болотных массивов, приуроченных к центральным частям водоразделов. Характеризуются выраженным кочковато-мочажинным микрорельефом. На кочках преобладают кустарнички, осока (*Carex middendorffii*), зеленые и сфагновые мхи (*Sphagnum fuscum*), лишайники. В мочажинах обильны осоки (*Carex pauciflora*, *C. rotundata*), сфагновые мхи (*Sphagnum papillosum*, *S. lindbergii*) и печеночники.

Асс. ***Herbospagnetum caricosum limosae*** — топяноосоково-сфагновая. Сообщества ассоциации приурочены к центральным частям водораздельных болотных массивов. Отличаются ровным микрорельефом, кочки не выражены. Кустарнички отсутствуют. Развита сфагновая ковры (80%) из мезотрофных мхов: *Sphagnum papillosum*, *S. compactum*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *Calliergon stramineum*. На сфагновых коврах преобладают осоки (*Carex rariflora*, *C. middendorffii*), сиеверсия (*Sieversia pentapetala*), дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum*), седмичник (*Trientalis europaea*), мытник (*Pedicularis adunca*), росянка (*Drosera rotundifolia*). В обводненных округлых мочажинах (покрытие 20%, диаметр 80–100 см, глубина воды до 5 см) встречаются осоки (*Carex limosa*, *C. pauciflora*, *C. rotundata*), пухонос дернистый (*Trichophorum cespitosum*), печеночники (3–5%). Мощность торфяной залежи 2,5 м. Для сообществ ассоциации характерно участие печеночных мхов, приуроченных к мочажинам.

#### Формация ***Uliginiherbeta*** — гигрофитнотравяная

Асс. ***Uliginiherbetum caricosum rariflorae-middendorffii*** — осоково-болотнотравяная. Сообщества ассоциации обычно приурочены к обводненным крайкам болотных массивов, обрамляемых ручьями, и часто граничат с ольшаниками из ольхи пушистой. Отличаются ровным или слабоволнистым микрорельефом, облесены редкой ольхой. Вокруг куртин ольхи на приствольных микроповышениях встречаются: спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*), майник (*Maianthemum dilatatum*), чемерица (*Veratrum oxysepalum*), вейник (*Calamagrostis langsdorffii*), бодяк (*Cirsium camtschaticum*) и др. Сообщества характеризуются хорошо развитым травяным ярусом с преобладанием осок: *Carex rariflora* (25%), *C. middendorffii* (20%), кровохлебки (*Sanguisorba tenuifolia*) (20%), дерена шведского

(*Chamaepericlymenum suecicum*) (10%), ириса (*Iris setosa*) (5%) и участием луговых видов: *Solidago spiraeifolia*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Viola biflora*, *V. kamtschadalorum*, *Pedicularis resupinata*, *Trisetum sibirica*, *Rubus arcticus*, *Festuca rubra*, *Luzula multiflora* и др. Характерно присутствие орхидных (*Dactylorhiza aristata*, *Cypripedium yatabeanum*, *Platanthera tipuloides*, *P. convallarifolia*). В моховом ярусе (покрытие 70%) развиты ковры из гипновых мхов: *Rhytidiadelphus squarrosus* (40%), *Tomentypnum nitens* (7–10%), в меньшей степени выражены сфагновые ковры (*Sphagnum angustifolium* — 10%, *S. russowii* — 5%, *S. fuscum* — 5%). На сфагновых коврах обильна клюква (*Oxycoccus palustris*) — 5%.

В изученном районе нами не встречены морошковые болота, описанные Е.Л. Любимовой (1940) по окрайкам болот и вдоль мелких водотоков на севере и северо-западе провинции. Необходимо отметить, что в долине р. Левый Кихчик нами отмечены болота с участием на крупных кочках и грядах кедрового стланика (*Pinus pumila*), а также редкие для Камчатки очеретниково-сфагновые сообщества, характеризующиеся значительным обилием очеретника белого (*Rhynchospora alba*) на фоне сфагновых ковров. Ближайшее из известных местонахождений очеретника белого, находящегося здесь на северной границе своего ареала и занесенного в «Красную книгу Камчатки» (2007), расположено на юге полуострова, в окрестностях поселков Паратунка и Термальный (болота «Паратунская тундра» и «Термальное»).

Окрайки болот-плащей, расположенные выше по склону центральных частей болотных массивов, заняты рединами ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*) на торфе мощностью 50–120 см, близкими к асс. *Uliginiherbetum caricosum rariflorae-middendorffii*. Для них характерно совместное произрастание *Spiraea beauverdiana*, болотных (*Betula exilis*, *Carex middendorffii*, *C. vesicata*, *C. falcata*, *C. nemorensis*, *C. pauciflora*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*, *Eriophorum brachyantherum*, *Coptis trifolia*, *Pedicularis labradorica*, *Platanthera tipuloides*) и лугово-лесных (*Sanguisorba tenuifolia*, *Iris setosa*, *Veratrum oxysepalum*, *Geranium erianthum*, *Solidago spiraeifolia*, *Cornus suecica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Viola hultenii*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*) видов. В моховом покрове, имеющем покрытие 10–60%, преобладает *Sphagnum angustifolium*, участвуют гипновые мхи (*Rhytidiadelphus squarrosus*, *Climacium dendroides*, *Dicranum majus* и др.).

По окрайкам нижних частей склонов в местах выхода болотных вод встречаются осоковые, осоково-сфагновые и осоково-гипновые сообщества с участием осоковых (*Carex rhynchophylla*, *C. cinerea*, *Eriophorum polystachyon*, *E. gracile*), гигрофильных трав и кустарничков (*Sanguisorba tenuifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Comarum palustre*), сфагновых (*Sphagnum balticum*, *S. squarrosum*, *S. angustifolium*) и гипновых мхов (*Calliergon cordifolium*, *C. stramineum*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Paludella squarrosa*, *Helodium blandowii*, *Warnstorfia exannulata*).

Охарактеризованные болота могут быть отнесены к особому типу осоково-кустарничково-сфагновых олиготрофных слабо обводненных болот-плащей. Ана-

лиз литературных и фондовых материалов (Нейштадт, 1936а, б; Любимова, 1940; Кац, 1948, 1963, 1971; Бокитько, 1949; Dierßen, 1982, 1996; Pihlsson, 1994; Botch, 1995; Fremstad, 1997; Боч, 1999; Нешатаева, Нешатаев, 2002а) показывает, что болота-плащи Западной Камчатки имеют значительное флористическое и фитоценотическое сходство с болотами-плащами («*blanket-bogs*», «*Terrainbedeckende Hochmoore*») Северо-Норвежской атлантической провинции, выделенной Н.Я. Кацем (1948, 1971). М.И. Нейштадт (1936а) и Н. Я. Кац (1948, 1963) указывают, что подобные болота-плащи типичны для приокеанических районов севера Западной Европы. Общие черты западнокамчатских и западноевропейских болот-плащей выражаются в общности их структуры, особенностях залегания (покрывают холмы, долины, склоны, террасы), наличии эрозионных явлений (эрозионные провалы торфа, провальные озера, ручьи), общности флористического состава и строения многих болотных сообществ. Кроме того, поверхностный сток, идущий от гор к морю, увеличивает обводненность болот. Растительный покров болот-плащей образован общими видами сосудистых растений (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Baeothryon caespitosum*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*, *Carex rostrata*, *Drosera rotundifolia*, *Rubus chamaemorus*) и мохообразных (*Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. capillifolium*, *S. papillosum*, *S. rubellum*, *S. compactum*, *S. tenellum*, *S. lindbergii*, *Pleurozium schreberi* и др.). Значительную роль в сложении растительных сообществ камчатских и северононорвежских болот играют викарирующие виды: *Betula exilis* (*B. nana*), *Myrica tomentosa* (*M. gale*), *Ledum decumbens* (*L. palustre*), *Vaccinium minus* (*V. vitis-idaea*), *Eriophorum brachyantherum* (*E. vaginatum*). Для болот-плащей Западной Камчатки характерны восточноевропейско-сибирские (*Chamaedaphne calyculata*), восточносибирские и дальневосточно-американские (*Carex middendorffii*, *C. cryptocarpa*, *C. dolichocarpa*, *Coptis trifolia*, *Lobelia sessilifolia*, *Iris setosa*, *Sieversia pentapetala*, *Sanguisorba tenuifolia*) виды. Сообщества северононорвежских болот-плащей характеризуются участием западноевропейских видов: *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris*, *Narthecium ossifragum*, отсутствующих на Камчатке. В отличие от европейских болот-плащей, на камчатских болотах нет также черники (*Vaccinium myrtillus*).

Формирование и развитие болот-плащей связано с прохладным и влажным океаническим климатом. По-видимому, их широкое распространение на склонах и вершинах холмов обусловлено еще совсем недавним присутствием в торфяной залежи вечной мерзлоты, служившей водоупором. Это предположение подтверждается указаниями целого ряда авторов (Нейштадт, 1936а; Любимова, 1940; Кац, 1948, 1971; Бокитько, 1949) на наличие в приморских торфяниках Западной Камчатки на глубине около 0,5–0,7 м характерного неразложившегося пласта сфагнового торфа (мощностью до 1 м), перекрытого сверху слоем хорошо разложившегося гипново-осокового или осоково-сфагнового торфа (табл. 61), что, по нашему мнению, свидетельствует о том, что ранее эти болота содержали мерзлоту. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) также отмечала в 1936 г. на болотах бассейнов рек



Таблица 61

Ботанический состав (%) и степень разложения торфа из торфяной залежи болота-плаща в бассейне р. Правый Кихчик (Западная Камчатка)

Виды	Вид торфа		
	Фускум		Осоковый переходный
	Глубина взятия образца, см		
	0–20	40–50	50–70
<i>Sphagnum fuscum</i>	45	60	10
<i>S. angustifolium</i>	35	10	5
<i>Pleurozium schreberi</i>	5	5	+
<i>Carex middendorffii</i>	5	10	70
<i>Eriophorum</i> sp.	5	5	15
<i>Betula exilis</i>	+		+
<i>Rubus chamaemorus</i>	+	+	
Корешки кустарничков ( <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Vaccinium</i> spp., <i>Ledum decumbens</i> , <i>Chamaedaphne calyculata</i> , <i>Andromeda polifolia</i> )	5	5	+
Степень разложения торфа, %	5	22–25	30

Примечание. Анализ образцов торфа выполнил В.П. Денисенков (СПбГУ).

Крутогорова, Ича, Сопочная и Морошечная целый ряд криогенных явлений, указывающих на наличие здесь в самом недавнем прошлом почвенной мерзлоты (реликтовые мерзлые бугры, мерзлотное вспучивание кочек и др.).

В схеме геоботанического районирования болот Камчатки, предложенной М.С. Боч (Botch, 1995), изученные болота относятся к Западной провинции, отличающейся развитием болот-плащей, покрывающих водоразделы, склоны, террасы и речные долины.

Кроме изученных нами болот-плащей бассейна р. Кихчик, в литературе упомянуты также болота-плащи в бассейне р. Большая (Кац, 1948, 1971) и в бассейнах рек Крутогорова и Колпакова (Боч, 1999). Таким образом, болота-плащи Западной Камчатки наиболее широко распространены в пределах *Большерецкого болотного района*, границами которого являются на юге — водораздел рек Голыгина и Безымянная, на севере — водораздел рек Кшук и Крутогорова, на западе — Срединный хребет. Область распространения западнокамчатских болот-плащей граничит на севере с Северокамчатской провинцией травяно-лишайниково-моховых бугристых болот, а на юге — с областью распространения привулканических травяно-гипново-сфагновых апа-болот (Нешатаева, Нешатаев, 2004).

В заключение необходимо подчеркнуть, что болота-плащи западного побережья Камчатки имеют несомненную региональную специфику, связанную как с историей их возникновения, особыми условиями развития, воздействием современного вулканизма, отраженными в стратиграфии торфяной залежи, так и с фло-

ристическими и фитоценотическими особенностями растительных сообществ. Поэтому их следует относить к особому *западнокамчатскому типу осоково-кустарничково-сфагновых олиготрофных слабо обводненных болот-плащей*.

#### 4.7.3. Закономерности географического распространения болот Камчатки

По торфяно-болотному районированию Камчатки, разработанному Н.М. Бокитько (1949), болота полуострова отнесены к 9 торфяно-болотным районам, которые объединены в 2 торфяно-болотные области: *Охотскую* и *Тихоокеанскую*. Предложенные Н.М. Бокитько торфяно-болотные районы хорошо отражают региональную дифференциацию растительного покрова болот Камчатки и прилегающих островов. В то же время его торфяно-болотные области выделены формально, по бассейновому принципу. Н.Я. Кац (1948, 1971) относит полуостров Камчатка к единой *болотной провинции олиготрофных, частью выпуклых болот*, отмечая при этом различие болот западного и восточного побережий полуострова. Сходное районирование дает Н.И. Пьявченко (1985). Иной точки зрения придерживаются М.С. Боч и В.В. Мазинг (1979), которые выделяют на Камчатке две болотные провинции: *Западнокамчатскую* и *Восточнокамчатскую*, однако отсутствие фактического материала не позволило им дать адекватную характеристику этих провинций. Позднее М.С. Боч (1983) выделила также особую *Северокамчатскую провинцию аапа-бугристых болот*.

Нами (В.Ю. Нешатаев и др., 1994) установлено, что для *Восточнокамчатской болотной провинции* характерны грядово-мочажинно-озерковые травяно-сфагово-гипновые практически безлесные болотные массивы, имеющие сходство с аапа-болотами, впервые описанными в Северной Европе. Болота южной оконечности Камчатки мы (Нешатаева, Нешатаев, 1999б, 2001) отнесли к особому *южнокамчатскому типу аапа-болот*, отличающемуся маломощной торфяной залежью, сравнительно молодым возрастом (около 5000 лет), комплексностью растительного покрова, флористическими и фитоценотическими особенностями сообществ. Болота Западной Камчатки (от р. Голыгина до р. Воямполка) мы (Нешатаева, Нешатаев, 2004, 2005б) относим к особой *Западнокамчатской провинции осоково-кустарничково-сфагновых болот-плащей*. Болота Центральной Камчатки изучены пока еще недостаточно, литературных и фондовых данных по ним крайне мало. Нами проведены маршрутные исследования пойменных болот в районах пос. Пушино, Козыревск, Ключи, однако необходимо их дальнейшее детальное изучение. Таким образом, существующие районирования растительного покрова болот Камчатки (Кац, 1971; Боч, Мазинг, 1979; Боч, 1983; Botch, 1995) основаны на неполных данных и в настоящее время заметно устарели. Типология болотных массивов полуострова разработана слабо, работ по растительности болот отдельных районов Камчатки опубликовано очень немного.

Настоящее районирование основано на результатах наших многолетних исследований растительности болот Камчатки (В.Ю. Нешатаев и др., 1994; Неша-



Рис. 17. Районирование болот Камчатки.

Римские цифры — номера болотных провинций, арабские цифры — номера болотных районов. Пояснения в тексте.

таева, Нешатаев, 1999б, 2001, 2002а, 2004, 2005б, 2006; Нешатаева и др., 2006), а также анализе литературных и фондовых материалов. В основу типологии болотных массивов положены принципы, сформулированные Т.К. Юрковской (1992). При разработке предлагаемого районирования мы выделили районы в границах торфяно-болотных районов Н.М. Бокитько (1949) и объединили их в четыре болотные провинции (рис. 17).

### **I. Северокамчатская провинция травяно-лишайниково-моховых (бугристых) болот**

Ботанико-географическое положение провинции — переходное от северотаежных каменноберезовых редколесий к кедровостланиковой лесотундре. Харак-

терно наличие травяно-лишайниково-моховых бугристых болот с вечной мерзлотой. На мерзлых буграх высотой 2–3 м встречаются: *Pinus pumila*, *Betula exilis*, морошка, кустарнички (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*), мхи-мезофиты (*Dicranum majus*, *D. elongatum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum fuscum*, *S. capillifolium*) и лишайники (*Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*). Возраст бугров, определенный радиоуглеродным методом, около 8 тыс. лет. В мочажинах — *Carex rariflora*, *C. crtyptocarpa*, *Sphagnum lindbergii*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*.

М.С. Боч (1983) выделяла эту провинцию в границах 58–61° с.ш. под названием «Северная провинция аапа и бугристых болот».

### 1. Паланский район

Границы р-на: северная граница — по басс. р. Рекинники, южная — по басс. р. Эталона, восточная — по водоразделу Срединного хр. Насчитывается 473 болотных массива площадью 163 485 га.

Особенности р-на. Характерно чередование обширных равнинных участков с невысокими пологими повышениями. Площади болот невелики. Болота безлесные, разбросаны цепочками по долинам рек и приморским террасам, встречаются на равнинных побережьях. Кроме бугристых торфяников распространены осоковые и травяно-гипново-сфагновые (аапа) болота. Наибольшая мощность торфяной залежи 4,0 м. Залежь преимущественно низинного типа (осоковые и гипново-сфагновые или гипново-сфагново-осоковые торфа). На побережье иногда встречается залежь переходного типа (гипново-сфагновые или гипново-сфагново-осоковые торфа). Зольность торфа невысокая: от 8,5–10,2%, степень разложения торфа средняя.

Растительность. Пятнистые аапа-болота — мезотрофные или мезоевтрофные безлесные, плоские гряды высотой 0,2 м. На коврах *Comarum palustre*, *Ranunculus pallasii* и *Sphagnum squarrosum*. Узкие сырые мочажины с *Carex rariflora* и *Sphagnum lindbergii*, также печеночниковые мочажины («руоппо»). По окрайкам — осоково-сфагновые сообщества. Плоские бугры (высотой 0,2–0,5 м) покрыты *Pinus pumila*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, лишайниками и зелеными мхами. Глубина торфяной залежи 1–2 м, торф преимущественно осоковый. Низинные болота — под склонами, эвтрофные и сырые. Ковры из *Sphagnum squarrosum*, *S. warnstorffii*, *Warnstorfia sarmentosa*. Бугристые болота — мерзлые бугры 3–5 м высотой чередуются с мочажинами с *Carex rariflora*. На буграх — *Pinus pumila*, кустарнички, лишайники. Возраст болот, по данным радиоуглеродного анализа, составляет  $7.990 \pm 130$  лет, т.е. около 8000 лет (Боч, 1983; Botch, 1995).

### 2. Русаковский район

Границы р-на: северная — по басс. р. Анапка, южная — по водоразделу рек Столбовая и Секачинская с их притоками Нерпичья и Ветловая; западная — по водоразделу Срединного хребта. Болота встречаются на приморской равнине или вытянуты цепочками по долинам рек. В основном это мелкие по площади боло-

та, лишь в южной части района (на побережье Укинской губы и залива Озерного) встречаются крупные болота.

Особенности р-на. Преобладают залежи низинного типа. В северной части на приморской равнине изредка встречаются мелкие верховые и переходные торфяники. Всего выделено 404 болота общей площадью 203 970 га. Зольность торфа невысокая, вулканических прослоек нет (за исключением крайнего юга района). Для торфяной залежи характерен осоковый торф.

### 3. Карагинский район

Границы р-на: о. Карагинский. Длина острова 111,3 км, ширина 60,5 км, площадь 2500 кв.км. Восточная часть его гористая (до 1000 м над ур. моря), на западе — обширная низменная равнина. Выделено 34 болота площадью 9095 га.

Особенности р-на. Болота распространены по долинам рек: от полосы пойменных ивняков и лугов до подножий водораздельных увалов. На болотах отмечены: *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Eriophorum polystachyon*, *Carex cryptocarpa*, *C. gmelinii*, *Betula exilis*, *Rubus arcticus*, *R. chamaemorus*, *Oxycoccus palustris*, *Comarum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Ledum palustre*, *Pedicularis resupinata*. Зольность торфа высокая, что обусловлено привносом вулканического пепла.

## II. Западнокамчатская провинция осоково-кустарничково-сфагновых болот-плащей

Границы провинции: от р. Воямполка на севере до р. Голыгина на юге и до Срединного хребта на востоке. Заболоченность 2,5 млн га (80% района). Болота покрывают водоразделы, склоны, террасы и речные долины — это болота-плащи «*blanket bogs*» (впервые на это указал М.И. Нейштадт (1936б), потом Н.Я. Кац (1948, 1971)). Подобные болота-плащи типичны для приокеанических районов севера Западной Европы (Норвегия, Ирландия, Англия). Общие черты камчатских и западноевропейских болот-плащей отмечали Н.Я. Кац (1963, 1971) и М.С. Боч (Botch, 1995): болота покрывают холмы, долины, склоны, террасы; имеются эрозионные провалы, ручьи и маленькие озера; флористическое сходство — общие виды с Западной Европой и участие восточносибирских и восточносибирско-североамериканских видов; имеется подповерхностный сток с гор к морю, увеличивающий обводненность болот, это проявляется в виде ручьев, торфяных провалов, озерков и др.

Особенности провинции. На водоразделах встречаются два типа болот: на севере — лишайниковые болота с *Sphagnum fuscum*, *S. capillifolium*, *Pleurozium schreberi*. В травяно-кустарничковом ярусе обильны: *Empetrum nigrum*, *Carex middendorffii*, *C. cryptocarpa*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, пятнистые болота — с преобладанием на кочках *Myrica tomentosa*, *Carex cryptocarpa*, *Sieversia pentapetala*, *Iris setosa*; в мочажинах — *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *C. cryptocarpa*, *Trichophorum cespitosum*, *Sphagnum lindbergii*. Широко

распространены черные мочажины с *Hepaticae* («*pyonno*»). Маленькие проваль-ные озерки глубиной более 2 м. Стратиграфия торфяной залежи: верхний слой — осоково-сфагновый торф, середина — слабо разложившийся сфагновый торф, нижний слой — осоковый торф. Между толщами прослойки глины. Глубина торфяной залежи 2–3 м. На террасах встречаются осоковые болота с *Carex vesicata*, *C. middendorffii*, *C. cryptocarpa*, *Calamagrostis holmii*, *Menyanthes trifoliata*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Iris setosa*.

#### 4. Хайрюзовский район

Границы р-на: северная — по водоразделу рек Эталона и Точило, южная — по водоразделу рек Крутогорова и Кшук, восточная — по водоразделу Срединного хребта. Характерно массовое распространение болот (что является резким контрастом по сравнению со слабо заболоченным Паланским р-ном).

Особенности р-на. Характерны скопления крупных (от 1 до 5 тыс. га) болотных массивов. Торфяные залежи низинного типа (с отдельными вкраплениями переходного, очень редко верхового типов). Болота расположены полосами вдоль рек, заходят в предгорья, на водоразделы. Поверхность болот обычно сильно обводненная, с болотными речками и озерами. Как правило, болота не содержат вечной мерзлоты, лишь на севере района, в устьях рек Ича, Сопочная, Морошечная, отмечены единичные болота с наличием в буграх реликтовой мерзлоты. Характерно полное отсутствие деревьев.

Растительные сообщества: гипново-кустарничковые с преобладанием *Salix fuscescens* и *Empetrum nigrum*; гипново-травяные с преобладанием *Carex augusti-nowiczii* и коврами гипновых мхов; осоковые с преобладанием *Carex rhyncho-physa*, *C. vesicata*, *C. middendorffii*; пушицевые с преобладанием *Eriophorum brachyantherum*; вахтовые с преобладанием *Menyanthes trifoliata*; кустарничковые болота с преобладанием восковника (*Myrica tomentosa*); сфагновые; морошково-сфагновые с преобладанием *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Carex globularis*, *Sphagnum fuscum*. Кочковато-мочажинный и кочковато-озерково-мочажинный комплексы характерны для центральных частей водораздельных болот, реже для приморской равнины. В мочажинах — редкие *Carex rariflora* и *C. rotundata*; моховой покров из *Sphagnum lindbergii*, иногда пятна голого торфа «*pyonno*» (Е.Л. Любимова (1940) называла их «*римни*»), покрытые пленкой печеночников, среди которых преобладает *Gymnocolea inflata*. Кочки образованы *Sphagnum fuscum*, на них обильны кустарнички и осоки (*Carex middendorffii*, *C. cryptocarpa*). Морошково-сфагновые сообщества встречаются участками по окрайкам водораздельных болот и узкими полосами вдоль водотоков.

Стратиграфия торфяной залежи. Преобладают залежи низинного типа (осоковый торф): глубина залежи 4–6,5 м, степень разложения торфов 20–30%, залежи без пепловых прослоек. Залежи переходного типа небольшой мощности. Верхний горизонт до 0,5 м, сильно- или среднеразложившийся, сложен осоково-сфагновым торфом. Ниже залегает почти неразложившийся сфагновый торф из

*Sphagnum magellanicum* мощностью около 1 м, еще ниже среднеразложившийся осоково-гипново-сфагновый торф.

##### 5. Большеерцкий район

Границы р-на: южная — по водоразделу рек Гольгина и Безымянная, северная — по водоразделу рек Кшук и Крутогорова, восточная — по водоразделу Срединного хр. Характерны наиболее крупные болотные массивы (до 75 тыс.га), наибольшая мощность торфа до 8 м. В торфяной залежи полное отсутствие пней и мерзлоты. Залежи преимущественно переходные, изредка встречаются низинные и верховые. Насчитывается 376 болотных массивов общей площадью 875 035 га.

Особенности р-на. Заболоченность в полосе шириной 20 км от моря 80%. Болота занимают долины рек, часто переходят на водоразделы, покрывая их непрерывным «плащом». Кроме болот-плащей встречаются также отдельные сфагновые грядово-мочажинно-озерковые болота. Древесная растительность (*Alnus hirsuta*, *Pinus pumila*) встречается изредка, по дренированным окрайкам. Болота сильно обводнены, иногда с большим количеством мочажин и озерков, откуда вытекают болотные речки.

Растительность центральных частей болот представлена грядово-мочажинно-озерковыми и кочковато-топяными комплексами. На грядах преобладают *Empetrum nigrum*, *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. russowii*. На коврах и в мочажинах — *Carex rariflora*, *C. middendorffii*, *Sieversia pentapetala*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Sphagnum papillosum*, *S. compactum*, *S. russowii*, *Calliergon stramineum*. В мочажинах-озерках — *Carex cryptocarpa*, *C. limosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Sparganium simplex*, *Eleocharis palustris*, *Warnstorfia fluitans*, *W. exanulata*, *Calliergon stramineum*, печеночники. На окрайках — голубично-шикшево-сфагновые сообщества. В периферических частях болот обычны восковниково-сфагновые сообщества (*Myrica tomentosa*, *Sphagnum angustifolium*). Сфагновые болота представлены мочажинным, грядово-мочажинным и озерково-мочажинным комплексами. В мочажинах *Sphagnum lindbergii* и *S. papillosum*. На кочках и грядах преобладают: *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Betula exilis*, *Carex middendorffii*, обычны *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *O. palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex cryptocarpa*, *Arctanthemum arcticum*. Изредка встречаются мочажины типа «руонно». Озерково-мочажинный комплекс отличается большим количеством озерков глубиной от 3 м и более. В озерках встречаются *Comarum palustre* и *Menyanthes trifoliata*. Характерны лишайниковые сообщества на дренированных участках с различным микрорельефом (преобладают: *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, обильна *Empetrum nigrum*, встречаются: *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*). В депрессиях — *Sphagnum angustifolium*.

Стратиграфия торфяной залежи. Средняя мощность 2,5–3 м. Нижние слои залежи образованы гипново-осоково-сфагновым, осоково-гипновым, реже гипново-сфагновым торфом; мощность придонного слоя торфа 1 м (реже до 2 м), сте-

пень разложения 30–40%. Над придонным слоем залегают прослойки голубовато-серой глины (от 0,1 до 1 м), перекрытая новым слоем торфа, что свидетельствует о голоценовой трансгрессии моря. Над слоем глины торфяные отложения мощностью до 5–6 м, сложенные осоково-сфагновым, гипново-осоково-сфагновым и другими торфами. Так же как и в Хайрюзовском р-не, характерен неразложившийся пласт сфагнового торфа (мощностью до 1 м), перекрытый сверху слоем хорошо разложившегося гипново-осокового или осоково-сфагнового торфа мощностью 50–70 см, свидетельство того, что ранее эти болота содержали мерзлоту. Повышенная зольность торфа на глубине 2,0–2,5 м связана с заносом вулканического пепла.

#### 6. Озерновский район

Границы р-на: северная — по водоразделу рек Гольгина и Безымьянная, южная — мыс Лопатка, восточная — по Срединному хребту. На территории района выделено 55 болотных массивов, общая площадь болот равна 12 840 га.

Особенности р-на. Невысокая заболоченность (менее 10%), что связано с горным рельефом. Основные типы болот: *травяно-гипновые* (*Carex cryptocarpa*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium ellipticum*, *Rhizomnium magnifolium*) и *травяно-гипново-сфагновые* аапа-болота (*Carex cryptocarpa*, *C. chordorrhiza*, *C. rariflora*, *C. limosa*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum warnstorffii*, *Warnstorfia exannulata*, *Limprichtia revolvens*, *Calliergon richardsonii*, *Scorpidium scorpioides*). В торфяной залежи отсутствует пласт слабо-разложившегося сфагнового торфа. Характерны от 2 до 5 прослоек вулканического пепла: 2 из них присутствуют постоянно (на глубине 0,5 и 1,0 м), мощность пепловых прослоек от 3 до 20 см. Зольность торфяной залежи очень высокая (от 20 до 40–50%).

### III. Восточнокамчатская провинция травяно-гипново-сфагновых (аапа) и низинных болот

Площадь болот составляет около 1 млн га. В районе Петропавловска-Камчатского (устье р. Авача) распространены злаково-осоковые болота и болота с *Myrica tomentosa* (с участием *Carex middendorffii*, *C. dolichocarpa*, *Rhynchospora alba*, *Calamagrostis neglecta*, *Menyanthes trifoliata*). Торфяная залежь около 1,5 м, преобладают осоковые торфа, хорошо выражены прослойки вулканического пепла и песка (рис. 18). В Кроноцком заказнике преобладают аапа-болота с кустарничками на грядах: *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, а также сфагновыми мхами (*Sphagnum fuscum*, *S. papillosum*, *S. rubellum*); в мочажинах — осоки, *Menyanthes trifoliata*, гипновые мхи (Нешатаев и др., 1994). Паратунское болото (к югу от Петропавловска-Камчатского, в месте слияния рек Паратунка и Карымшина) имеет торфяную залежь мощностью 4–4,5 м, которая подстилается илом, на глубине 2 м — мощная прослойка вулканического пепла. В центральной части болота господствуют сфагновые сообщества, окрайки — осоковые, обводненные,



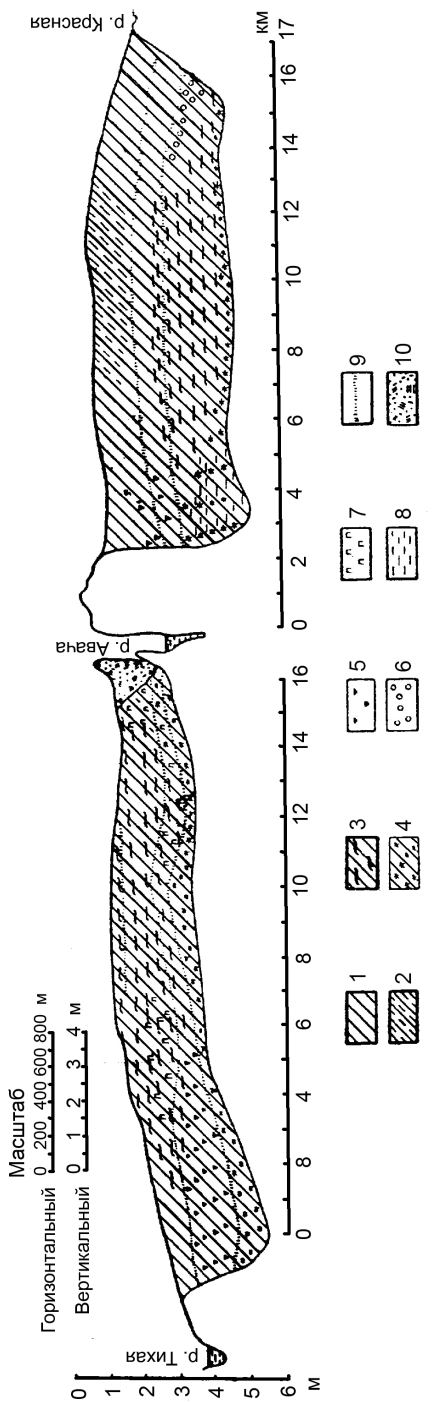


Рис. 18. Строение торфяной залежи Авачинского болота, Петропавловский болотный район (по М.И. Нейштадту из: Тюремнов, 1949).

1 — осоковый торф, 2 — гипново-осоковый торф, 3 — сфагново-осоковый торф, 4 — хвощово-осоковый торф, 5 — раз-  
ные травянистые остатки, 6 — вахта, 7 — пушица, 8 — древесные остатки, 9 — прослойки вулканического песка, 10 —  
глина.

здесь отмечены: *Carex cryptocarpa*, *C. vesicata*, *C. limosa*, *C. middendorffii*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Cicuta virosa*. По окрайкам — редины *Alnus hirsuta*, кустарнички (*Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*), осоки, *Sphagnum teres*, *S. warnstorffii*, *S. subsecundum*.

#### 7. Петропавловский район

Границы р-на: северная — по басс. р. Горбушка, южная — мыс Лопатка, западная — по Восточному хребту. Насчитывается 314 болот площадью 147 535 га. Наиболее крупные болота — Авачинское, Паратунское, Термальное, Кроноцкое, Чажминское.

Особенности р-на. Расположен близ действующих вулканов, рельеф предгорный, болота распространены в устьях рек. Встречаются болота пологих склонов, горные (висячие) болота, болота морских побережий. Болота обычно сильно обводненные, много озер различной величины. Торфяные залежи низинного и переходного типов, слоисто-пепловые, пронизаны вулканическим пеплом и песком. Характерно наличие нескольких четких прослоек вулканического песка.

Растительный покров. Деревья на болотах отсутствуют, лишь по окрайкам единично встречается *Alnus hirsuta*. Широко распространены сообщества *Myrica tomentosa*, обильны осоки и *Betula exilis*. Для травяных болот наиболее обычны сообщества с преобладанием *Carex vesicata*, *C. cryptocarpa*, *C. chordorrhiza*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*. Микрорельеф не выражен, торфяная залежь мелкая, низинного типа. *Ана-болота* занимают значительные площади. Многочисленны мочажины-озерки с *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum polystachyon*, гипновыми мхами. Под кустарничково-сфагновыми сообществами гряд верховой торф встречается лишь в виде небольших слоев. На грядах преобладают: *Sphagnum fuscum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, участвует *Myrica tomentosa*, иногда встречаются лишайники. На коврах и в мочажинах обильны *Trichophorum alpinum* и *Carex pauciflora*.

М.С. Боч (Botch, 1995) относит этот район к особой Южной провинции осоковых и восковницевых болот.

### IV. Центральнокамчатская провинция лиственнично-сфагновых болот (лиственничных марей)

М.С. Боч (Botch, 1995) выделяла эту провинцию под названием *Центральная провинция*. Для нее характерны низинные болота с *Alnus hirsuta*, лиственничные мари с *Larix cajanderi*; характерно значительное обилие осок, злаков, трав. Торфяная залежь 2–4 м глубиной, много прослоек вулканического пепла и песка.

#### 8. Камчатскореченский район

Границы р-на: район занимает долину р. Камчатка с ее притоками. Насчитывается 200 болот общей площадью 453 655 га.

Особенности р-на. Климат континентальный, характерно преобладание на плакорах таежных лесов из *Larix cajanderi* и *Picea ajanensis*. Болота распростра-

нены по низким террасам р. Камчатка и ее притоков. Характерно присутствие на болотах лиственницы, распространение ольховых (с *Alnus hirsuta*) и кустарниково-травяных болот. Торфяная залежь слоисто-пепловая, пронизана вулканическими отложениями. Выражены две четкие пепловые прослойки. Преобладают низинные торфяники.

Растительность. Лиственничные мари тянутся по левому берегу р. Камчатка (от с. Козыревск до с. Радуга). По возрасту они более молодые, чем сфагновые болота. Для них характерно присутствие редкостойной лиственницы высотой 5–9 м. В кустарниковом ярусе отмечены: *Betula exilis*, *Myrica tomentosa*. Из кустарничков обычны: *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, из трав встречаются: *Calamagrostis neglecta*, *Carex rhynchophysa*, *C. schmidtii*, *Calla palustris*, *Parnassia palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*. В моховом ярусе преобладают: *Sphagnum warnstorffii*, *S. teres*, *Aulacomnium palustre*, *Paludella squarrosa*, *Tomentypnum nitens*. Мощность торфяной залежи до 1,8 м. Лиственничные мари переходят в сфагновые болота, где мощность торфа более 2 м. На кустарниково-сфагновых болотах иногда встречаются отдельные экземпляры лиственницы высотой до 6 м. Кустарничковый ярус образован *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Охуцoccus palustris*; из трав обильны: *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex* spp., *Eriophorum polystachyon*; в моховом ярусе — покров из *Sphagnum* spp., изредка дернинки *Polytrichum commune* и гипновых мхов. Ольховые сообщества встречаются по окрайкам болотных массивов и в пойме. Отмечены вейниково-ольховые (с *Calamagrostis langsdorffii*) и кустарниково-ольховые болота. Микрорельеф крупнокочкарный, мхов мало. Ольха редкостойная, до 6 м высотой. Кустарничковый ярус из *Salix pseudopentandra*, *Spiraea salicifolia*, *Rosa amblyotis*. Торфяная залежь мощностью до 1,2 м. Сообщества кустарниково-травяных болот представляют собой зарастающие водоемы. Преобладают кустарники: *Spiraea salicifolia*, *Salix pseudopentandra*, *Myrica tomentosa* и травы: *Calamagrostis neglecta*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Iris setosa*, *Carex cryptocarpa*, *Hippuris vulgaris*, *Sparganium emersum*. Мощность торфа до 1,5 м, характерны озерки, старые протоки.

Стратиграфия торфяной залежи. Залежи в основном низинного типа, в отдельных случаях переходного, крайне редко верхового. Характерно отсутствие пней, наличие прослоек вулканического пепла и песка. Мощность торфяных залежей значительная: у бывших сел Черный Яр, Камаки, Кресты — 2–3 м; у сел Машура, Кирганик — до 4–5 м.

Таким образом, региональная дифференциация растительного покрова болот Камчатки обусловлена не только широтным и меридиональным положением, но и влиянием современного вулканизма. С широтным положением болот связаны: структура растительного покрова, соотношение господствующих формаций и флористический состав сообществ. Существенные изменения растительного покрова болот Камчатки происходят не только в широтном (с севера на юг), но так-

Таблица 62

## Связь растительности болот с водным и трофическим режимом

Обводненность, нано- и микрорельеф	УГВ, см	Типы болотных экотопов по трофности и типу водного питания		
		Олиготрофные атмосферного питания	Мезотрофные смешанного питания	Эутрофные грунтового и пойменного питания
Дренажные участки болот на торфяных почвах	30–40	<i>Pinetum pumilae oligofruticulosum</i> subass. <i>turfosum</i> <i>Laricetum sphagnosum</i>	<i>Sublariceta salicosa</i>	
Слабо обводненные с кочковатым нанорельефом	15–20	<i>Pinetum pumilae chamaemori-ruboso-fruticulosum</i> <i>Sphagneta laricosa</i> <i>Empetretum sibirici sphagnosum</i> <i>Sphagnetum empetroso-vaccinosum</i>	<i>Pinetum pumilae sphagnosum girgensohnii</i> <i>Saliceta fuscescens</i> <i>Myriceta tomentosae</i> <i>Herbosphagnetum empetroso sibirici-caricosum cryptocarphae</i> <i>Herbosphagnetum betuloso exilis - myricosum tomentosae</i>	<i>Alnetum hirsutae caricosum</i>
Средне обводненные со слабо выравненным нанорельефом (ковры)	10–15		<i>Herbosphagnetum myricosum tomentosae</i> <i>Herbosphagnetum caricosum middendorffii</i> <i>Herbosphagnetum caricosum cryptocarphae</i>	<i>Uliginiherbetum caricosum rariflorae-middendorffii</i> var. <i>alnorum hirsutae</i> <i>Uliginiherbetum caricoso-baeothryosum</i>
Сильно обводненные мочажинны и топи	0–10		<i>Herbosphagnetum eriphorosum scheuchzeri-polystachyonis</i> <i>Herbosphagnetum caricosum limosae</i>	<i>Нурпета</i> <i>Magnocaricetum caricosum cryptocarphae</i> <i>Uliginiherbetum caricosum rariflorae-middendorffii</i> <i>Uliginiherbetum caricosum limosae</i>
Мочажинны-озерки	0±10			<i>Uliginiherbetum caricosum cryptocarphae</i> <i>Uliginiherbetum menyanthosum</i>

же и в меридиональном направлении (с запада на восток), что объясняется как климатическими особенностями и долготным простираем основных горных систем, так и направлением господствующих ветров, переносящих легкие фракции продуктов вулканических извержений.

Связь растительности болот с водным и трофическим режимом показана в табл. 62.

Болота Камчатки представляют собой ценные места кормления и гнездования водоплавающих птиц. Так, например, на болоте в устье р. Камбальная Е.Г. Лобковым (1986) было учтено 199 пар птиц на 1 кв. км. Болотные массивы, расположенные в низовьях и устьях нерестовых рек, имеют большое значение для охраны нерестилищ лососевых рыб Камчатки.

#### 4.8. Водная растительность

На полуострове Камчатка хорошо развита речная сеть, в долинах рек имеется множество крупных и мелких пресноводных озер, а на болотах распространены озерки и мочажины-озерки. В озерах, заводях и старицах крупных рек с медленнотекущей водой развита водная растительность. Вдоль охотоморского и тихоокеанского побережий в устьях рек часто встречаются слабосолоноватые лиманы, в которых развиваются своеобразные приморские водные сообщества, а на морских мелководьях распространены сообщества морских гидрогалофитов. В термальных озерах и ручьях встречаются специфические группировки термогидрофитов.

Водная растительность Камчатки изучена очень слабо. Специальных работ по изучению сообществ пресноводных гидрофитов до сих пор не проводилось. В нашей работе мы приводим обзор наиболее распространенных сообществ пресноводных водоемов и лиманов.

##### Сообщества плавающих пресноводных гидрофитов

Класс формаций *Potamogetonetosa natantis* — плавающих пресноводных гидрофитов. Для сообществ пресноводных гидрофитов характерен слой с донным прикорневым и водным травяным ярусами (Быков, 1965).

Группа формаций *Potamogetonetosum perfoliati* — свободноплавающих растений. Четко очерченная группа маловидовых формаций пресноводных гидрофитов. Включает формации рдестов и ежеголовников.

Формация *Potamogetoneta* — свободноплавающих рдестов. Формация объединяет маловидовые сообщества рдестов: *Potamogeton friesii* — рдеста Фриза, *P. gramineus* — рдеста злакового, *P. pectinatus* — рдеста гребешкового, *P. perfoliatus* — рдеста пронзеннолистного, *P. praelongus* — рдеста длиннейшего, *P. pusillus* — рдеста малого, *P. borealis* — рдеста северного. Сообщества формации

встречаются в стоячих и слабoproточных водоемах, защищенных от сильного волнения, обычно с илистым дном — речных заводях, старицах и мелководных озерах, на глубине 20–100 см. Иногда отмечаются также в мочажинах и мочажинах-озерах болотных массивов. Приурочены к лесному и стланиковому поясам, встречаются на высотах до 650–700 м над уровнем моря. Сообщества рдестов, как правило, монодоминантные, с проективным покрытием 25–80%. В составе сообществ иногда единично встречаются ежеголовники. Сообщества рдестов имеют очень широкое географическое распространение, встречаясь в различных растительных зонах Евразии (Быков, 1962, 1965).

Асс. *Potamogetonum perfoliati subpurum* описана на Северо-Западе России (Распопов, 1985). Сообщества ассоциации встречаются в речных заводях, старицах и озерах на глубине 20–120 см. В системе эколого-флористической классификации сообщества *Potamogeton perfoliatus* относятся к асс. *Potamogetonum perfoliati* Koch 1926 emend. Passarge 1964. Сообщества *P. perfoliatus* имеют широкую экологическую амплитуду, встречаются на различных грунтах — илистых, каменистых. Ассоциация встречается в Западной Сибири, указана для Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев и др., 2002).

Асс. *Potamogetonum pectinati aquihersosum* широко распространена в Европейской части России (Распопов, 1985). Сообщества *P. pectinatus* встречаются не только в холодных озерах и лагунах, но также и в термальных озерах и ручьях с песчаным или слегка заиленным дном, на глубине 40–100 см. Ассоциация встречается в Западной Сибири, указана для Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев и др., 2002).

Асс. *Potamogetonum pusilli aquihersosum* описана И.М. Распоповым (1985) на Северо-Западе России. Сообщества рдеста малого (*P. pusillus* L.), циркумполярного вида, широко распространенного на юге умеренной зоны северного полушария, на Камчатке встречаются очень редко. Отмечены только в Кроноцком заповеднике и Южно-Камчатском заказнике, где произрастают в стоячих водоемах и горячих ручьях, на небольших заиленных отмелях, на глубине 10–40 см. Ассоциация встречается в Западной Сибири, указана для Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев и др., 2002).

Асс. *Potamogetonum praelongi subpurum* описана на Северо-Западе России (Распопов, 1985), имеет циркумполярный ареал, распространена на юге умеренной зоны северного полушария. Сообщества *Potamogeton praelongus* встречаются в южных и центральных районах Камчатки в стоячих и медленно текущих пресных водоемах. Сообщества ассоциации встречаются на слегка заиленном песке на глубинах 50–120 см. В состав сообществ входят рдесты пронзеннолистный и гребешковый и ежеголовники. Ассоциация отмечена в Западной Сибири, указана для Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев и др., 2002).

Асс. *Potamogetonum friesii aquihersosum* описана в Верхне-Тазовском заповеднике (Западная Сибирь) В. Ю. Нешатаевым с соавт. (2002). Сообщества *Potamogeton friesii*, широко распространенного в северном полушарии циркум-

полярного вида, на Камчатке встречаются в стоячих и медленно текущих водоемах, на высотах до 370 м над уровнем моря. Сообщества ассоциации занимают небольшие заиленные отмели по берегам речных стариц и озер на глубине 10–40 см. Сообщества монодоминантные, покрытие 25–50%, в составе сообществ единично отмечены рдест пронзеннолистный и ежеголовник всплывший.

Асс. *Potamogetonum graminei subpurum* описана И. М. Распоповым (1985). Сообщества *Potamogeton gramineus* широко распространены на Камчатке, встречаются во всех районах полуострова в мелководных озерах, старицах рек и болотных мочажинах на глубинах 20–100 см. Сообщества ассоциации монодоминантные, с проективным покрытием 25–80%. Отмечены в лесном поясе на высотах до 600 м над уровнем моря. В состав сообществ единично входят рдест пронзеннолистный, рдест плавающий и ежеголовник всплывший. Ассоциация встречается в Западной Сибири, указана для Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев и др., 2002).

Сообщества *P. borealis* Rafin. встречаются, как правило, в устьях рек, лиманов и слабосолоноватых водоемах близ берега моря.

Формация *Sparganieta* — ежеголовников. Включает водные маловидовые сообщества с преобладанием ежеголовников: *Sparganium angustifolium* — ежеголовника узколистного, *S. emersum* — ежеголовника всплывшего, *S. glomeratum* — ежеголовника скученного, *S. hyperboreum* — ежеголовника северного, *S. gramineum* — ежеголовника злаколистного.

Асс. *Sparganieta emersi aquiherbosum* описана И.М. Распоповым (1985). Сообщества ассоциации занимают небольшие заиленные отмели и мелководья по берегам речных заводей, стариц и озер на глубине 5–30 см. Сообщества монодоминантные, с проективным покрытием 25–50%. В составе сообществ единично встречаются рдесты. Ассоциация встречается в Западной Сибири, указана для Верхне-Тазовского заповедника (Нешатаев и др., 2002). На Камчатке встречается в лесном поясе на высотах до 370 м над уровнем моря. Распространение вида *Sparganium emersum* — от Прибалтики, западных границ России (без Арктики) и Кавказа до Уссурийского края, Сахалина и Камчатки. Б.А. Быков (1962) выделял формацию *Sparganieta simplicis* и отмечал пионерный характер ее сообществ.

Сообщества *S. angustifolium* и *S. glomeratum* встречаются в озерах, старицах рек и болотных мочажинах в лесном и стланиковом поясах на высотах до 700 м над уровнем моря. Ежеголовник скученный образует одновидовые заросли, которые распространены также на Курильских о-вах (Воробьев, 1956). Ареал этого вида охватывает всю таежную зону Евразии — от Прибалтики до Уссурийского края, Камчатки и Курильских о-вов.

Сообщества *S. gramineum* распространены на мелководьях озер и в болотных мочажинах на высотах до 850 м над уровнем моря, встречаются в лесном и субальпийском поясах.

Сообщества *S. hyperboreum* отмечены во всех районах полуострова, на высотах до 1130 м над уровнем моря, в лесном, стланиковом и горно-тундровом поясах. Распространены в болотных мочажинах и на мелководьях по берегам озер.

Группа формаций *Utricularietosum* — свободноплавающих микстрофных (насекомоядных) растений

Формация *Utricularieta* — пузырчаток. Включает одновидовые, реже смешанные сообщества пузырчаток: *Utricularia intermedia* — пузырчатки средней, *U. minor* — пузырчатки малой, *U. ochroleuca* — пузырчатки светло-желтой, *U. macrorhiza* — пузырчатки крупнокорневой. Сообщества пузырчаток встречаются в болотных мочажинах и неглубоких озерах в лесном поясе на высотах до 700 м над ур. моря. Широко распространены на полуострове. Наиболее часто встречаются сообщества *U. intermedia* и *U. macrorhiza*. Реже — сообщества *U. minor*, распространенные на Восточной и Западной Камчатке и *U. ochroleuca*, отмеченные только на Восточной Камчатке.

### Сообщества прикрепленных гидрофитов

Класс формаций *Batrachietosa trichophylli* — прикрепленных гидрофитов

Группа формаций *Batrachietosum trichophylli* — прикрепленных пресноводных гидрофитов

Формация *Batrachieta* — шелковников. Объединяет сообщества *Batrachium trichophyllum* — шелковника волосистого и *B. eradicatum* — шелковника неукореняющегося. Сообщества формации встречаются в реках и ручьях с неглубоким дном. Сообщества *B. trichophyllum* широко распространены на Камчатке, а сообщества *B. eradicatum* отмечены только на о. Карагинский.

Формация *Myriophyleta* — урутей. Выделена Б.А. Быковым (1965). Включает сообщества *Myriophyllum verticillatum* — урути мутовчатой, *M. sibiricum* — урути сибирской и *M. ussuriense* — урути уссурийской. Сообщества формации встречаются в мелководных озерах и болотных мочажинах. Урути образуют чистые сообщества на глубине до 1–2 м. На Камчатке распространены сообщества *M. verticillatum* и *M. sibiricum*, отмеченные в мелководных озерах и мочажинах лесного пояса на высотах до 700 м над ур. моря. Сообщества *M. ussuriense* встречаются на Камчатке очень редко, отмечены только в мелководных, временами пересыхающих озерах у подножия Корякской сопки (Якубов, Чернягина, 2004). Этот вид представлен на Камчатке на северо-западной границе своего распространения, его основной ареал охватывает юг российского Дальнего Востока, Китай, Японию, запад Северной Америки.

Формация *Ceratophylleta demersi* — роголистника погруженного. Формация выделена Б.А. Быковым (1965). Сообщества формации обычно высокой сомкнутости, приурочены к мелководным, хорошо прогреваемым пресным озерам. Встречаются в Европейской части России, на Кавказе, в Средней Азии, Сибири



и на юге российского Дальнего Востока. На Камчатке сообщества роголистника отмечены в незамерзающих озерах с подтоком термальных вод — в кальдере Узон (Восточная Камчатка) и в окрестностях с. Анавгай (Срединный хребет). В сообществах роголистника могут единично присутствовать некоторые виды рдестов и пузырчаток. Вид *Ceratophyllum demersum* — циркумполярный, распространенный в субтропиках и на юге умеренной зоны северного полушария — на Камчатке находится на северной границе своего ареала. Внесен в «Красную книгу Камчатки» (2007).

Группа формаций *Zosteretosum marinae* — прикрепленных приморских и морских гидрофитов

Формация *Zostereta* — взморников. Объединяет сообщества *Zostera angustifolia* — взморника узколистного, *Z. marina* — взморника морского и *Z. japonica* — взморника японского. Сообщества взморника морского (*Z. marina*) встречаются на морских мелководьях и в небольших озерах близ берега моря, нередко образуют густые подводные заросли («подводные луга»). Сообщества взморника японского (*Z. japonica*) встречаются в заливах и бухтах с песчаным дном, на глубине до 1,5 м. Часто образуют густые заросли, иногда с участием *Ruppia occidentalis* и некоторых водорослей. Распространены в южной части Охотского и Японского морей, у берегов Северной Америки и Вьетнама. Сообщества взморника узколистного (*Z. angustifolia*) встречаются в морских заливах и бухтах с илистым песчаным дном, на глубине до 2 м. На Камчатке отмечены только в Кроноцком заливе (Восточная Камчатка), распространены также на Командорах, Чукотке, в низовьях Амура, вдоль побережий Северной Америки и Европы (Якубов, Чернягина, 2005).

Формация *Ruppia occidentalis* — руппии западной. Сообщества *Ruppia occidentalis* широко распространены по тихоокеанскому побережью Азии — от бухты Карага до берегов Кореи и о. Хоккайдо, а также по тихоокеанскому побережью Северной Америки. Встречаются в мелководных солоноватых водоемах с песчаным дном у морского побережья, на глубине 1–2 м. Образуют густые подводные заросли, иногда с участием взморника японского и водорослей.

Формация *Zannichellieta* — занникеллий. Объединяет сообщества *Zannichellia repens* — занникеллии ползучей и *Z. komarovii* — занникеллии Комарова. Сообщества *Z. repens* распространены в пресных и слабосоленоватых водоемах Южной и Восточной Камчатки на небольшой глубине. Вид широко распространен на территории России и сопредельных государств, его сообщества описаны в Прикаспии и в Прибалхашье (Быков, 1962). Сообщества *Z. komarovii* — эндема Камчатки — отмечены только в лимане р. Большая (Западная Камчатка). Они встречаются в устьях рек, лиманах, солоноватых и пресноводных озерах близ берега моря. По мнению Н.Н. Цвелева (1987), вид *Z. komarovii* Tzvel., внесенный в «Красную книгу Камчатки» (2007), возможно, идентичен американскому виду *Z. intermedia* Тогг.

### Сообщества прикрепленных гидрофитов с подводными и плавающими листьями (нимфейная растительность)

Класс формаций *Nupharetosa* (*Nymphoherbosa*) — растительность прикрепленных гидрофитов с подводными и плавающими листьями. К рассматриваемому классу формаций отнесены маловидовые монодоминантные сообщества гидрофильной растительности, доминанты которых имеют донный ярус корневищ и корней и водный ярус листьев и цветоносов с расположенным на поверхности воды пологом из широких плавающих листьев. Сообщества класса приурочены к акваториям со слабой проточностью, защищенным от сильного волнения, с илистым дном. Сообщества класса широко распространены в пресноводных водоемах различных растительных зон Евразии.

Группа формаций *Nupharetosum* — кувшинок и кубышек. Группа объединяет сообщества пресноводных гидрофитов с корневищными и плавающими листьями.

Формация *Nymphaeeta tetragonae* — кувшинки четырехугольной. Формация выделена Б.А. Быковым (1965). Сообщества формации распространены от Европейской части России до Приморья, Сахалина и Камчатки. Для сообществ формации характерно своеобразное распределение фитомассы с максимумом в ярусе корневищ и корней, и вторым максимумом в пологе плавающих розеток листьев. Сообщества монодоминантные, сопутствующие виды встречаются редко. На Камчатке сообщества *Nymphaea tetragona* встречаются в мелководных озерах и болотных мочажинах лесного пояса, довольно редко. Отмечены на Южной, Восточной, Западной Камчатке и в Срединном хр. Вид *N. tetragona* внесен в «Красную книгу Камчатки» (2007).

Формация *Nupharetum pumilae* — кубышки малой. Формация описана Б.А. Быковым (1965). Сообщества формации распространены в Европейской части России, Казахстане, Сибири и на Дальнем Востоке. Вид *Nuphar pumila*, широко распространен в умеренной зоне Евразии и на юге российского Дальнего Востока, на Камчатке находится на северо-восточной границе ареала. Внесен в «Красную книгу Камчатки» (2007).

Асс. *Nupharetum pumilae subpurum* описана И.М. Распоповым (1985). Сообщества ассоциации встречаются на илистом и глинистом грунтах, заиленном песке в речных заводях, по старицам и мелким озерам на глубине 50–150 см. Сообщества монодоминантные, в их составе сообществ иногда присутствуют виды рдестов.

Формация *Persicarieta amphibii* (syn.: *Polygoneta amphibii*) — горца земноводного. Сообщества водного гидрофильного горца *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray с ползучими корневищами и плавающими листьями. Формация *Polygoneta amphibii* выделена Б.А. Быковым (1965). Сообщества формации встречаются довольно часто в пойменных озерах, речных старицах и протоках, по берегам и мелководьям, а также на переувлажненных термальных площадках у горячих

ключей. Сообщества почти чистые, монодоминантные, иногда с участием рдестов и урутей. Распространены во всех районах полуострова, кроме северных.

Формация *Sagittarieta natantis* — стрелолиста плавающего. Сообщества стрелолиста обычно не занимают больших площадей. Сообщества формации обычно монодоминантны, иногда с участием рдеста плавающего и ряски. Встречаются в пресноводных мелких озерах и медленно текущих реках, на глубине до 1 м, на илистом грунте. Распространены только в южной половине полуострова: отмечены в Усть-Большерецком, Елизовском и Мильковском районах. Ареал вида *Sagittaria natans* охватывает всю умеренную зону Евразии и юг Дальнего Востока.

Формация *Potamogetoneta natantis* — рдеста плавающего. Описана Б.А. Быковым (1962). Сообщества формации широко распространены во всех районах России, кроме Арктики и альпийского пояса гор. Сообщества могут занимать значительные площади в озерах, старицах, реках с медленно текущей водой. *Potamogeton natans* — крупное растение (до 2 м), с простым маловетвистым стеблем и двумя ярусами листьев: погруженными линейными и плавающими эллиптическими. Укореняется на илистом дне.

Асс. *Potamogetoneta natantis subpurum* описана И.М. Распоповым (1985). Сообщества ассоциации встречаются на мелководьях в речных заводях, старицах и мелких озерах на глубине 50–150 см, на илистом грунте. Сообщества монодоминантные, с проективным покрытием 20–50%. В составе сообществ иногда встречаются виды рдестов и горец земноводный. Хозяйственное значение: рдест плавающий служит кормом для уток и других водоплавающих птиц, его сообщества являются местом нереста промысловых рыб.

### Сообщества свободноплавающих наводных растений

Класс формаций *Lemnetosa minoris* (*Aquoherbosa*) — свободноплавающих наводных растений

Группа формаций *Lemnetosum minoris* — мелких свободноплавающих гидрофитов

Формация *Lemneta* — сообщества рясок. Включает сообщества *Lemna minor* L. — ряски маленькой и *L. trisulca* L. — ряски тройчатой. Ряски образуют кратковременные густые сообщества на поверхности водоемов со стоячей или медленно текущей водой. Сообщества рясок встречаются в мелководных озерах, старицах, заводях рек и ручьев с медленным течением. Широко распространены во всех районах Камчатки, кроме севера полуострова. Н.Н. Цвелев (1996) указывает для Камчатки также *L. japonica* Landolt и *L. turionifera* Landolt — два мелких вида, слабо отличающихся от *L. minor* L.

Формация *Spirodelieta polyrrhizae* — многокоренника обыкновенного. Описана Б.А. Быковым (1962). Сообщества *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. — циркумполярного вида, широко распространенного на юге умеренной зоны северного

полушария, на Камчатке находятся на северной границе ареала. Встречаются редко, отмечены только в Центральной долине, в окрестностях с. Машура (Машурское оз.). Образуют сомкнутые сообщества на поверхности воды в озерах и речных старицах.

## Глава 5. ВЛИЯНИЕ СОВРЕМЕННОГО ВУЛКАНИЗМА НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАМЧАТКИ

На полуострове Камчатка в настоящее время насчитывается 30 действующих вулканов. Имеется также несколько десятков вулканов, в историческое время не извергавшихся, но в прошлом подверженных катастрофическим извержениям (Гришин, 2003). Мощность вулканических извержений определяется по объему изверженных пород (вулканитов). Небольшие по мощности извержения, измеряющиеся объемами от 1 до 10 млн м<sup>3</sup>, отмечаются почти ежегодно. Более крупные извержения случаются реже. Гигантские вулканические катастрофы с объемом изверженных пород свыше 1 км<sup>3</sup> происходят на Камчатке в среднем 1 раз в 400 лет. В течение голоцена в 10 вулканических центрах Камчатки было отмечено 23 катастрофических извержения (Брайцева и др., 1997). Самая крупная вулканическая катастрофа голоцена произошла в кальдере Курильского озера около 7700 лет назад, тогда было извержено 120–140 км<sup>3</sup> вулканитов (Брайцева и др., 1995; Дирксен, Дирксен, 2006). Крупнейшее катастрофическое извержение нашей эры на Камчатке произошло около 1800 лет назад в кальдере вулкана Ксудач. В ходе извержения было выброшено около 18–19 км<sup>3</sup> вулканитов (Брайцева и др., 1995), что по объему извергнутых пород близко к широко известному извержению Кракатау в 1883 г. В XVIII–XIX вв. столь масштабных вулканических извержений отмечено не было. Зато в XX веке их было четыре: в 1907 г. — вулкан Ксудач, в 1956 г. — Безымянный, в 1964 г. — Шивелуч, в 1975–1976 гг. — Толбачик (Рудич, 1974). В последние годы (1993–2005) наблюдается активная эксплозивная деятельность вулканов Шивелуч, Ключевской, Карымский и Безымянный (Федотов и др., 1995; Федотов, 1997; Брайцева и др., 1997; Гришин, 2003). Последнее по времени извержение Шивелуча (2004–2006 гг.) является довольно мощным и продолжается до настоящего времени, поэтому общий объем изверженных пород не установлен.

В районах действующих вулканов широко распространены свежие и остывшие пирокластические и лавовые потоки, отложения лахаров и шлаковые поля. В южных, восточных и центральных районах полуострова выражены многочисленные проявления современного вулканизма — термальные источники, сольфатары, фумаролы и др.

### 5.1. Основные факторы воздействия вулканизма на растительность

Различают большое количество факторов и форм воздействия современного вулканизма на растительный и животный мир (Манько, 1974а, б; Манько, Сидельников, 1989; Певзнер и др., 1994, 1997; Del Moral, Grishin, 1999, и др.). Прямое уничтожение или повреждение растительности производится взрывными (взрывными) извержениями и эффузивными извержениями, сопровождающимися излияниями лавы. Наиболее часты взрывные извержения, при которых выбрасываются тефра (пепел, песок, бомбы, лапилли), шлак и пемза (рис. 19). Сравнительно редким, но очень опасным явлением, уничтожающим все живое, является раскаленная пеплово-газовая туча, которая скатывается по склону вулкана. Гораздо чаще случаются пирокластические потоки, формирующиеся из раскаленных каменно-грязевых лавин и газов. Направленные взрывы разрушают вулканические постройки и переносят их материал на значительные расстояния. При мощных землетрясениях, которыми обычно сопровождаются извержения, происходит обрушение вулканических построек. Отложение значительных количеств горячих изверженных пород на ледники и снежники вызывает возникновение лахаров (вулканогенных селей). Действующие в вулканических районах сухие речки выносят к подножиям вулканов огромные массы рыхлого вулканического материала, который откладывается в конусах выноса сухих рек и погребает растительность.

Наибольшее влияние на растительность оказывают прямые воздействия взрывных и эффузивных вулканических извержений: раскаленные лавины, пирокластические и лавовые потоки, отложения аэральной пирокластики, сход лахаров и сухих речек. Результатами этих воздействий (в зависимости от их масштабов) могут быть: полное или частичное уничтожение растительного покрова на обширных площадях, повреждение растительности, возникновение пожаров, изменение условий среды, изменение химических и физических свойств местобитаний, начало новой фазы почвообразовательного процесса, ускорение или замедление таяния снега и др. Существенное влияние оказывает также постоянно сопутствующая вулканизму сольфатарная и гидротермальная деятельность, проявляющаяся в трансформации условий среды, создании специфического микроклимата, в изменении гидрологических условий и химизма горных пород (Манько, Сидельников, 1989).

Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки впервые исследовали Ю.И. Манько с сотрудниками (Манько, 1974а, б, 1980; Манько, Ворошилов, 1978; Манько, Сидельников, 1979, 1982, 1989, и др.). Ими установлено, что вулканизм нарушает естественную высотную поясность растительности, обуславливает формирование своеобразных растительных группировок в специфических условиях, влияет на возрастную и восстановительную динамику фитоценозов (Манько, Сидельников, 1989). Под влиянием вулканизма формируется комплекс вулканогенных сукцессий, представленных тремя группами смен: 1) форми-

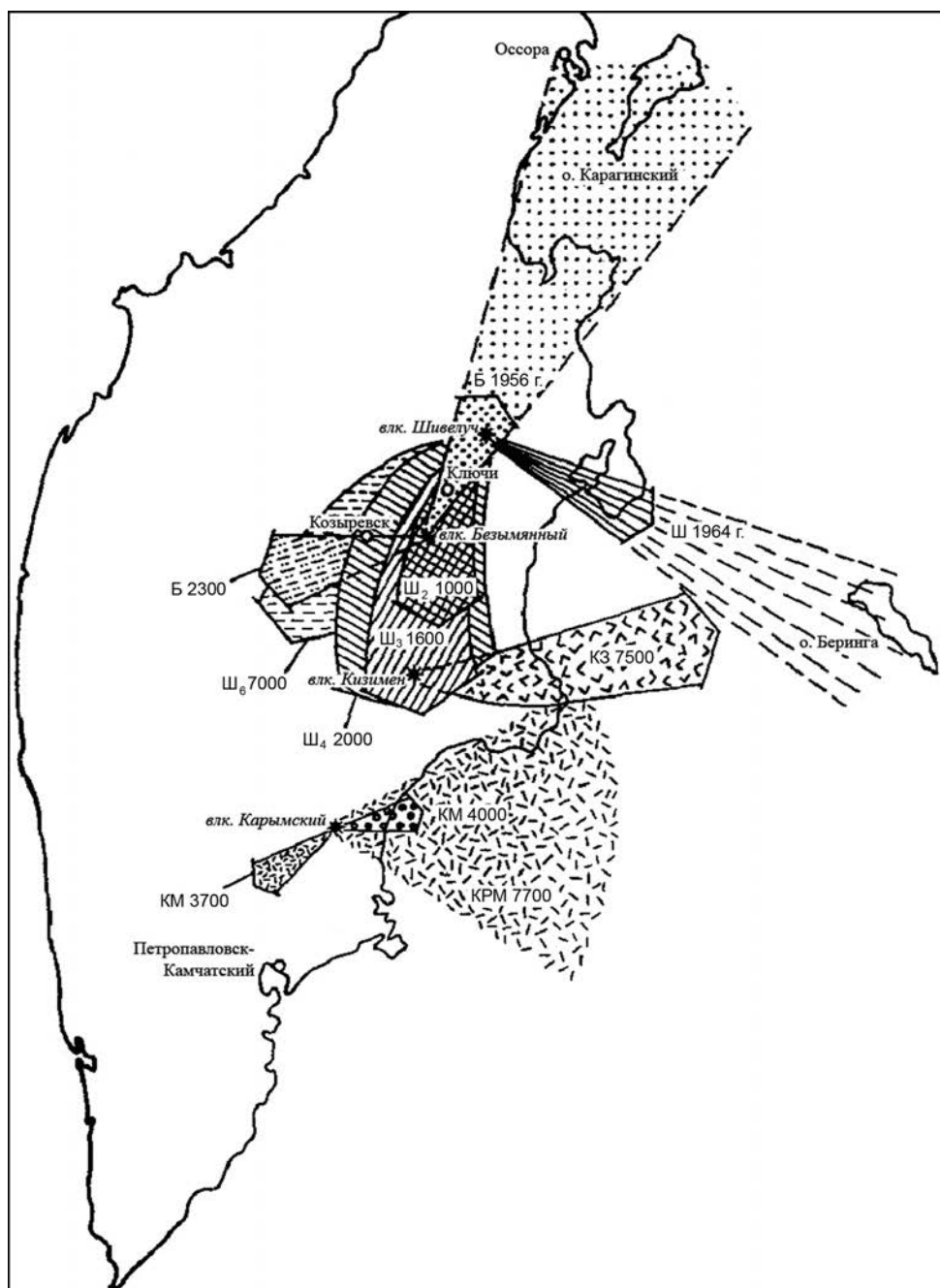


Рис. 19. Направления разноса пепла и даты крупнейших извержений вулканов Камчатки в голоцене (по: Пономарева и др., 1995).

рующиеся под непосредственным влиянием вулканических проявлений, 2) происходящие под влиянием сопутствующих вулканизму процессов и явлений, 3) осуществляющиеся под косвенным влиянием вулканизма и сопутствующих процессов (Манько, Сидельников, 1989).

## **5.2. Крупнейшие вулканические извержения последнего столетия и их влияние на растительность**

Современная вулканическая деятельность оказывает большое влияние на формирование и динамику растительного покрова. Особое внимание на воздействие вулканизма на растительность Камчатки впервые обратил В.Л. Комаров (1912, 1940). Он отмечал, что «Особенность камчатской растительности еще и в том, что она постоянно борется за свою жизнь с опустошительными проявлениями вулканизма. Вулканы то засыпают ее толстым слоем песков, то заливают лавами, то забрасывают лапиллями, а то сжигают или иссушают питающие ее воды или, наконец, отравляют парами хлористого водорода или сернистого водорода. Результатом крупных извержений является обычно полная пустыня» (Комаров, 1940, с. 47).

В марте 1907 г. произошло мощное извержение вулкана Ксудач (Южная Камчатка). На север от кальдеры было выброшено более 1 км<sup>3</sup> дацитовой пемзы (Брайцева и др., 1995). Растительность была полностью уничтожена на площади около 600 км<sup>2</sup> и существенно нарушена на площади около 1800 км<sup>2</sup>. При мощности отложений пемзы свыше 30 см погибли каменноберезовые леса, более 100 см — образовалась вулканическая пустыня.

Извержение Авачинского вулкана 25 февраля 1945 г. началось мощным взрывом. Пепел выпал на расстоянии более 400 км от вулкана, мощность тефры на расстоянии 10–13 км от кратера равнялась 40–60 см. Общий объем выбросов составил 0,3 км<sup>3</sup>, преобладал материал андезито-базальтового состава (Мелекесцев и др., 1994). Растительный покров был нарушен на площади около 200 км<sup>2</sup>. В лесном поясе произошла частичная гибель каменноберезового древостоя и полная гибель подчиненных ярусов (Гришин, 2003).

Гигантским извержением вулкана Безымянный 30 марта 1956 г. была уничтожена и повреждена растительность на территории около 500 км<sup>2</sup> (Горшков, Богоявленская, 1965). Общий объем выбросов составил около 1 км<sup>3</sup>. В результате извержения произошло снижение верхней границы растительности на 400–500 м. Раскаленная ударная волна, обогащенная вулканическим песком, уничтожила всю древесную растительность в зоне воздействия. Восстановительные сукцессии начались уже летом 1956 г., однако отличались по характеру. Участки, перекрытые свежими отложениями пирокластических потоков и разрушенных вулканических построек, в течение 30–40 лет не заселялись растениями, что связано с высокой температурой отложений, сохранявшейся в течение нескольких лет (Горш-



ков, Богоявленская, 1965), а также с водной эрозией рыхлых отложений. Через 40 лет после извержения (в 1996 г.) поверхность отложений была заселена только единичными травянистыми растениями и кустарничковыми ивами. В районе, испытавшем воздействие раскаленной взрывной волны, восстановление древесной и кустарниковой растительности началось быстрее. Ход восстановительных сукцессий дает основания предположить, что в течение ближайшего столетия растительность района останется гетерогенной — от начальных стадий сукцессий до относительно восстановившихся сообществ (Гришин, 1996).

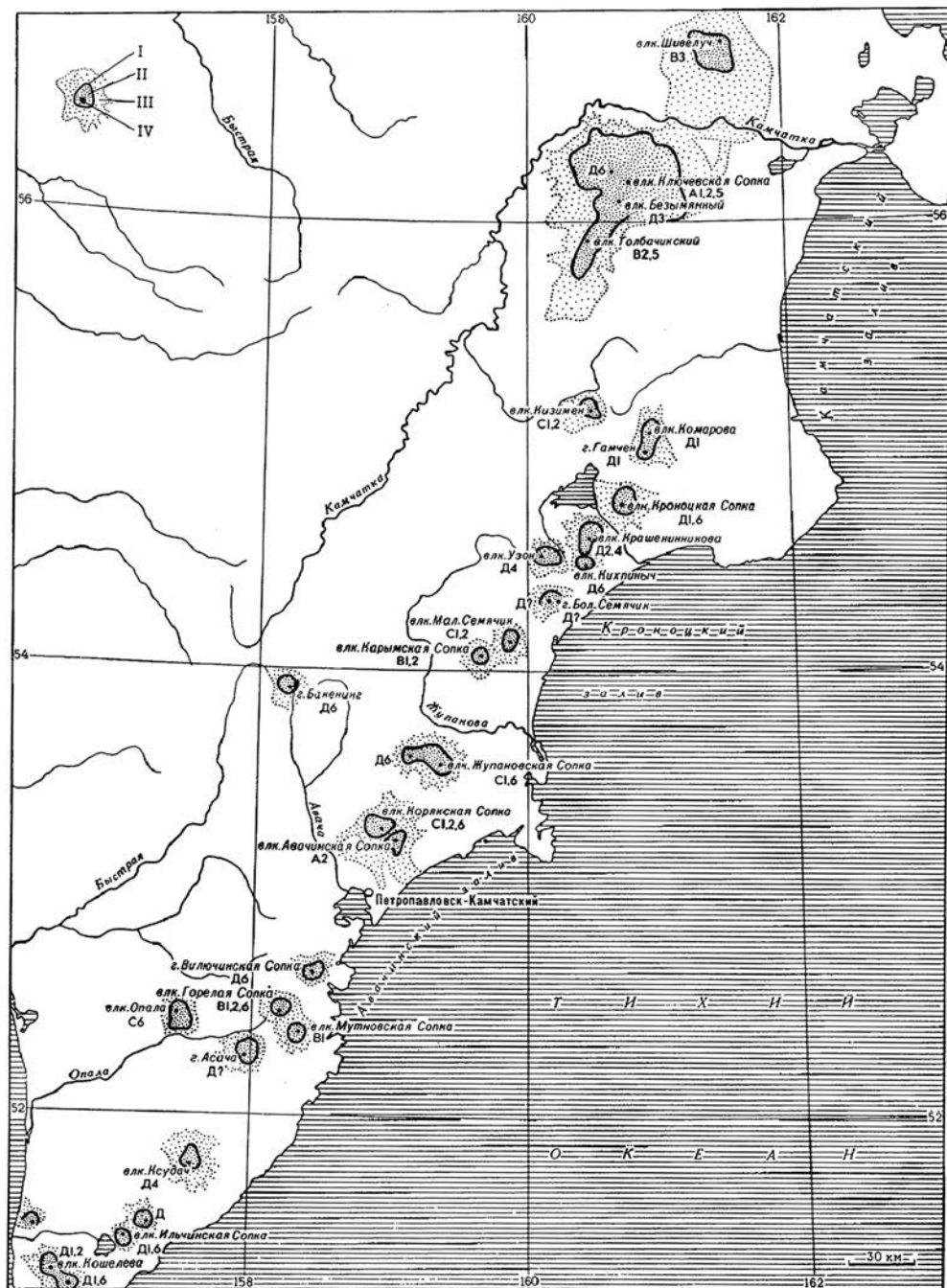
В ноябре 1964 г. произошло мощное извержение вулкана Шивелуч, относимое вулканологами к крупнейшим вулканическим событиям XX века (Горшков, Дубик, 1969; Белоусов, Белоусова, 1995). В результате отложений огромного объема материала (около  $2,0 \text{ км}^3$ ) произошло полное уничтожение растительного покрова на площади около  $100 \text{ км}^2$ . На этой территории образовалась вулканическая пустыня. С.Ю. Гришиным с соавт. (2000) выявлены пионерные виды начальной стадии сукцессии и показаны существенные различия в зарастании отложений вулканических построек и отложений пирокластических потоков. Поражение растительности под влиянием раскаленных пеплопадов произошло на территории площадью около  $200\text{--}300 \text{ км}^2$ . Здесь в настоящее время идут вторичные сукцессии восстановления нарушенной растительности (рис. 20).

Летом 1975 г. произошло крупное трещинное извержение вулкана Толбачик. Было выброшено  $0,7 \text{ км}^3$  базальтовой тefры, которая засыпала слоем более 10 см территорию в  $470 \text{ км}^2$ . Образовались три новых шлаковых конуса высотой до 300 м и излились лавовые потоки площадью около  $9 \text{ км}^2$ . Общая площадь, где полностью погибла растительность, составила около  $100 \text{ км}^2$ . Площадь частичного повреждения растительности  $250\text{--}300 \text{ км}^2$  (Гришин, 1992). Продолжительность восстановительных сукцессий на шлаковых полях не менее 150–200 лет, а на лавовых полях площадью более  $35 \text{ км}^2$  — более 1500 лет (Гришин, 1996).

---

Рис. 20. Картограмма типов извержений и зон поражения растительности (по: Мархинин, 1980).

Периодичность извержений: *A* — менее 10 лет; *B* — 10–50 лет; *C* — 50–100 лет; *D* — свыше 100 лет. Типы извержений: *1* — сильные взрывные извержения центральных конусов; *2* — взрывные и лавовые извержения центральных конусов и побочных кратеров; *3* — эксплозивно-экструзивные извержения вулканических массивов; *4* — эксплозивные и эксплозивные извержения кальдер; *5* — эффузивно-эксплозивные извержения боковых кратеров; *6* — эксплозивные и эксплозивно-эффузивные извержения боковых кратеров. Зоны поражения растительного покрова: *I* — зона распространения грубых пирокластических отложений и лав при сильных извержениях; *II* — зона распространения грубых пирокластических отложений и лав при слабых извержениях; *III* — пути схода грязевых потоков, селей, лахаров; *IV* — наивысшие точки вулканических построек.



Крупнейший вулкан Евразии — Ключевской (4850 м над уровнем моря) — является наиболее мощным и активным вулканом Камчатки. Только за первую половину XX века (1900–1950 гг.) произошло 20 его извержений (Влодавец, Пийп, 1957). В результате 17 извержений (с 1932 по 1987 г.) было извергнуто около 1 км<sup>3</sup> лавы и около 0,4 км<sup>3</sup> тефры. За этот период лавы 12 извержений покрыли площадь более 35 км<sup>2</sup>, уничтожив растительность от альпийского до лесного пояса. В результате постоянной вулканической деятельности структура высотной поясности растительности заметно нарушена, на восточном склоне вулкана растительность тундрового пояса отсутствует, преобладают вулканические пустыни (Гришин, 1996).

Наиболее высокой частотой вулканических извержений на полуострове отличается вулкан Карымский. Несмотря на их малую мощность, суммарное воздействие значительно и оценивается около 0,6 км<sup>3</sup> изверженных пород. Последний цикл активности начался в январе 1996 г. и продолжается уже несколько лет. Объем изверженных пород составил 40 млн м<sup>3</sup> (Федотов, 1997), радиус поражения горно-тундровой растительности вокруг вулкана Академии наук составил 600 м, вулкана Карымский — от 1,5 км (полное уничтожение растительного покрова) до 2,5 км (частичное поражение). Нарушенные извержением сообщества прослеживаются на расстоянии до 5–6 км (Grishin et al., 2000).

Таким образом, масштабы поражения и темпы последующего восстановления растительного покрова при вулканических извержениях зависят не только от объема изверженного материала, мощности и типа извержения, комплекса продуктов извержения, размещения отложенных вулканитов, но и от преобладающей растительности в зоне отложения вулканитов и ее зонального и высотного положения (Гришин, 2003). Всего, по оценкам С. Ю. Гришина, в XX веке крупнейшие извержения уничтожили растительный покров на площади около 0,2 млн га и существенно нарушили на значительно большей территории. Крупные извержения (с выбросом свыше 1 км<sup>3</sup> вулканитов) способны полностью уничтожать растительный покров на сотни квадратных километров, а повреждать — до первых тысяч квадратных километров. Крупные вулканические извержения являются локальными катастрофами для растительного покрова. Гигантские извержения с объемом выбросов от 10 до 100 км<sup>3</sup> (типа Ксудач 1800–1700 лет назад) являются субрегиональными или региональными катастрофами. Площадь поражения растительности может составлять от сотен до десятков тысяч квадратных километров. Восстановление естественной растительности в ходе первичных сукцессий на лавовых полях в ороарктических или оросубарктических условиях занимает несколько тысячелетий. В связи с этим структура современного растительного покрова Камчатки отражает воздействие не только исторических, но и позднеголоценовых извержений (Гришин, 2003).

Нами изучены различные факторы воздействия современных проявлений вулканизма на растительный покров на территории Южно-Камчатского заказника, Южно-Камчатского природного парка, Кроноцкого заповедника, Ключевской

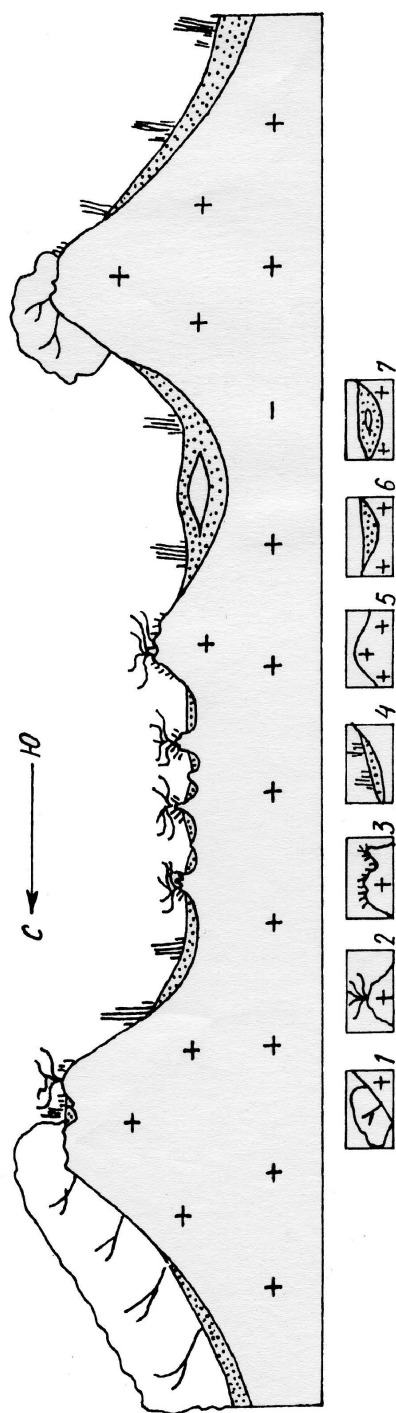


Рис. 21. Схема зарастания лавового потока «Клешня» на плато Толбачинский дол на высоте 1000 м (по: Гришин, 1992).

1 — сообщества ольховника (*Alnus kamischaticca*); 2 — отдельные кусты кедрового стланика (*Pinus pumila*); 3 — петрофитные группировки на обнаженных лавовых останцах (*Dryopteris fragrans*, *Saxifraga chertlerioides*, *S. funstonii*, *Diapensia obovata*); 4 — несомкнутые группировки злаков (*Leymus interior*, *Bromopsis rimpelliana*); 5 — поперечный профиль лавового потока; 6 — шлаково-пелловое отложение извержения 1975 г.; 7 — погребенные снежки.

группы вулканов, в районах вулканов Мутновский и Шивелуч. Вулканические воздействия находят отражение в различных динамических процессах, идущих в растительном покрове. Из них наиболее характерными являются следующие:

1) формирование комплекса серийных сообществ и группировок вулканогенных сукцессий, идущих на обширных шлаковых полях склонов и вулканических плато;

2) формирование специфических растительных сообществ и группировок гидротермальных местообитаний;

3) сукцессии зарастания лавовых полей, отложений пирокластических потоков и лахаров, отличающиеся крайне медленным протеканием. Например, на северо-восточном склоне вулкана Камбальный (в долине р. Хахыцин) возраст зарастания лахаров определен в 5000 лет (Зарецкая, 2001); на Толбачинском доле скорость зарастания лавового потока «Клешня» оценивается в 1500 лет (Гришин, 1992) (рис. 21);

4) особенности развития растительности и торфяной залежи болот — наличие многочисленных пепловых и пемзовых прослоек в торфяной залежи верховых и переходных осоково-сфагновых болот. «Омолаживание» растительного покрова болот (по сравнению с подстилающей торфяной залежью) под воздействием пеплопадов.

**Влияние вулканизма на растительность болот.** Наиболее подвержены воздействию вулканических извержений болота Центральнокамчатской и Восточнокамчатской провинций, расположенные в непосредственной близости от активных вулканов. Для торфяной залежи болот здесь характерны многочисленные прослойки вулканического пепла и песка. Такие залежи мы предлагаем называть «слоисто-пепловые вулканические торфяники», по аналогии со слоисто-пепловыми вулканическими почвами (Соколов, 1973). Воздействие вулканогенных отложений приводит к повышенной минерализации торфа и заметному эвтрофированию растительного покрова болот. Оно проявляется по-разному и зависит от мощности (толщины) слоя выпавшего пепла, его механического состава (по размеру частиц различаются песок, пемза, пепел) и химического состава торфяных прослоек, выпадающих на поверхности болота.

Н.Е. Зарецкая и О.Н. Успенская, проводившие радиоуглеродные исследования торфяников Южно-Камчатского заказника, на основании анализа 230 образцов из 7 разрезов датировали возраст 30 вулканических извержений и установили, что торфообразование на болотах началось не ранее 7200 лет назад, а большинство торфяников имеет возраст 5000–5500 лет. Воздействие вулканических извержений на болотную растительность обусловлено мощностью выпавшего слоя тефры (вулканического песка, пепла, шлака), ее химическим и гранулометрическим составом. Установлено, что отложение слоя тефры мощностью свыше 10 см приводит к уничтожению болотной растительности и последующему развитию нового сообщества. При отложении слоя тефры мощностью от 2 до 10 см происходит изменение соотношений видов в сообществах, то есть идет сукцессионная

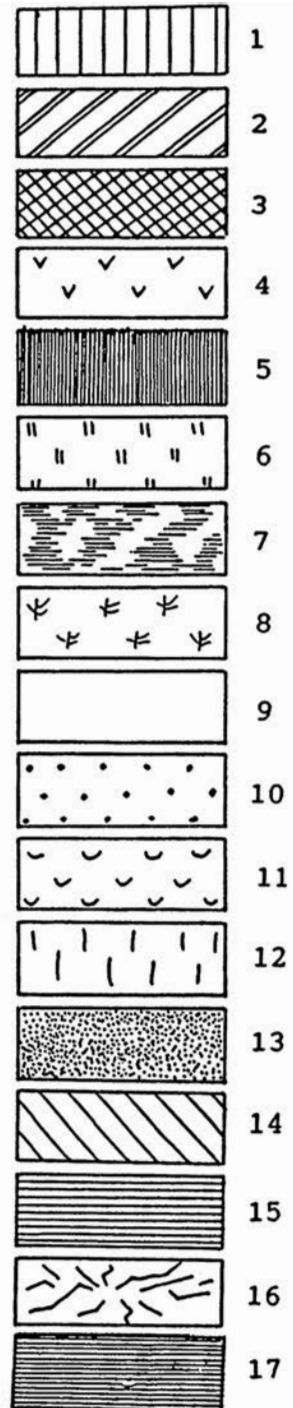
динамика. Выпадение тефры слоем менее 2 см не влияет на состав болотной растительности. Восстановление растительного покрова на поверхности болот идет довольно быстро, так как не обнаружено перерывов в торфообразовании (Зарецкая, 2001; Zaretskaia, Uspenskaia, 2001).

### 5.3. Растительный покров шлаковых полей

Районы Южной, Восточной и Центральной Камчатки находятся под влиянием современной вулканической деятельности. Действующие вулканы при извержениях выносят на поверхность значительные количества пирокластического материала (пемзы, пепла, шлака, лапиллей, вулканических бомб и др.). Вулканические пеплы и шлаки являются наиболее широко распространенными пирокластическими материалами, которые оказывают существенное воздействие на растительный покров и на почвообразовательные процессы (Соколов, 1973; Манько, Сидельников, 1989; Нешатаев, Храмцов, 1994). Под воздействием вулканических извержений формируются специфические шлаковые и лавовые поля, достигающие наибольшего развития в Ключевской группе вулканов, в Кроноцком заповеднике — в окрестностях вулканов Крашенинникова, Большой Семячик, Гамчен, Кихпинич, Кроноцкий, в Южно-Камчатском природном парке — в окрестностях вулканов Ильинский, Желтовский, Ксудач и др., а также в районах вулканов Карымский и Шивелуч.

В.Л. Комаров (1940), описывая характер растительного покрова на шлаковых и лавовых полях полуострова, указал на случайный характер его формирования. Он отметил, что обычно растения различных биоморф (от накипных и листоватых лишайников до тундровых кустарничков и трав) разбросаны одиночными группами на черной поверхности застывших лавовых потоков и пепельно-сером фоне шлаковых полей. Зачатки растений заносятся сюда ветром. По мере разрастания и смыкания наземных и подземных частей открытые группировки постепенно переходят в фитоценозы. В ходе восстановительных сукцессий на шлаковых полях формируются кустарничковые и кустарничково-лишайниковые сообщества горных тундр.

Э. Хульген (Hultsn, 1974), изучая в 1922 г. стадии зарастания шлаково-пепловых отложений, образовавшихся после извержения вулкана Ксудач в 1907 г., указывал, что уже через 15 лет после извержения на шлаковых полях образовался разреженный покров с участием *Calamagrostis langsdorffii*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Salix arctica*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Lonicera caerulea*, *Antennaria dioica*, *Artemisia arctica* и др. Хульген отметил, что на первых стадиях зарастания шлаковых полей мхи отсутствуют. Это связано с сильным нагревом черного субстрата солнцем. Развитие лишайникового покрова здесь также угнетено вследствие обилия снежников и временно избыточного увлажнения субстратов во время снеготаяния (Hultsn, 1974). На более поздних стадиях зарастания шлаковых



полей формируется сомкнутый покров из голубики, филлодоце, луазелеурии и других тундровых видов. Заращение шлаковых полей Авачинского вулкана изучал Ю.Б. Зонов с соавт. (1977).

В 1994 г. зарастающие шлаковые поля в окрестностях вулкана Ксудац обследовал С.Ю. Гришин с сотрудниками. Используя данные геологов о мощности тefры, они выделяют три зоны поражения растительности, отличающиеся по характеру идущих в них сукцессий: *зона 1* (мощность отложений более 1 м) — после извержения образовалась вулканическая пустыня, идет первичная сукцессия, длительность которой авторы оценивают в 1500–2000 лет; *зона 2* (мощность отложений 30–100 см) — сохранились единичные живые деревья, идут первичные и вторичные сукцессии, их длительность около 500 лет; *зона 3* (мощность мелкой пемзы менее 30 см) — лесные сообщества в основном уцелели во время извержения, был поврежден напочвенный покров (рис. 22). В настоящее время здесь идут вторичные сукцессии, для восстановления исходной растительности потребуется примерно 100–150 лет. Основными стадиями первичных вулканогенных сукцессий являются: I стадия — поселение пионерных видов травянистых растений и мохообразных, ее продолжительность — первые годы; II стадия — образование лишайникового ковра — первые десятилетия; III стадия — образование куртин кустарничков и дерновинных злаков и их постепенное смыкание — первые столетия; IV стадия — образование ксеромезофитных травяно-кустарничковых лугов с участием кустарников, поселение березы, постепенное смыкание древесного яруса; V стадия — формирование климаксовых каменноберезовых лесов.

Таким образом, в настоящее время, спустя столетие после извержения вулкана Ксудац, восстановление растительности происходит неодинаково и зависит от расстояния до вулкана, мощности вулканических отложений и близости источников распространения семян. Общая продолжительность первичной сукцессии в

---

Рис. 22. Картограмма зарастания отложений катастрофического извержения вулкана Ксудац, 1907 г. (по: Grishin et al., 1996).

Растительность, уцелевшая после извержения вулкана: 1 — каменноберезовые леса; 2 — сочетания фрагментов каменноберезняка и сообществ ольхового стланика; 3 — заросли ольхового стланика; 4 — горные тундры; 5 — пойменные леса; 6 — сочетания стланиковых сообществ и участков субальпийских лугов; 7 — вейниково-осоковые переувлажненные луга. Современный растительный покров, сформировавшийся после извержения 1907 г.: 8 — пемзовые пустыни; 9 — пемзовые пустыни с единичными уцелевшими деревьями; 10 — лишайниковые сообщества на пемзовых полях; 11 — открытые группировки тундровых растений на пемзовых полях; 12 — комплексы субальпийских лугов и куртин ольхового стланика; 13 — единичные молодые деревья с лишайниковым покровом на пемзовых полях; 14 — каменноберезовые редины с шикшево-лишайниковым покровом; 15 — сомкнутые молодые каменноберезняки; 16 — снежники и ледники; 17 — озера.



вулканической пустыне оценивается в 1500–2000 лет. Длительность смешанных сукцессий в зоне 2 — около 500 лет, а вторичных сукцессий — 100–150 лет (Grishin et al., 1996; Гришин и др., 1997).

На территории Кроноцкого заповедника изучена растительность на шлаковых полях кальдеры вулкана Крашенинникова (Нешатаев, Храмцов, 1994). Отмечено, что характерной чертой вертикальной структуры растительных группировок на вулканических шлаках является отсутствие деления на ярусы. Общее проективное покрытие не превышает 30–40%, большая часть субстрата остается незадернованной. Горизонтальная структура группировок сложена одновидовыми пятнами, диаметр которых не превышает 1 м. Растительный покров имеет несформированный характер.

В кальдере вулкана Крашенинникова (на высоте 1040 м над ур. моря) на поверхности голого шлака, подверженного ветровой эрозии, отмечены единичные особи *Carex koraginensis*, *C. flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii*, *Juncus beringensis*, *Luzula wahlenbergii*, *Oxyria digyna*, *Saxifraga merkii* и др. На склонах кальдеры между руслами сухих рек встречаются группировки психрофильных трав (*Oxytropis pumilio*, *Minuartia arctica*, *Poa arctica*, *Festuca altaica*, *Artemisia arctica*, *A. glomerata*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др.), тундровых кустарничков (*Cassiope lycopodioides*, *Salix arctica*, *S. arctica* ssp. *crassijulis*, *S. polaris* и др.), мхов (*Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Sanionia uncinata*, *Bryum* sp. и др.) и лишайников (*Thamnolia vermicularis*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *Cetraria nivalis*, *Alectoria nigricans*, *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum* и др.).

На более поздних стадиях сукцессий зарастания на шлаковых полях формируется сомкнутый покров из кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Phyllodoce caerulea*, *Loiseleuria procumbens*) и тундровых видов трав (*Artemisia arctica*, *Oxytropis pumilio*, *O. revoluta*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Poa arctica*, *Festuca altaica*, *Carex flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii*, *Pedicularis verticillata*, *Castilleja pallida* и др.). В таких сообществах уже хорошо развит лишайниковый покров (покрытие до 70%), доминируют ягельные кустистые лишайники (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*). Единично отмечены *Cladonia gracilis*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*. Далее развитие растительности идет по тундровому типу (Нешатаев, Храмцов, 1994).

В Южно-Камчатском заказнике шлаковые поля распространены в окрестностях вулканов Ильинский и Желтовский. Шлаковые поля вулканических плато лишены сомкнутой растительности. Растительный покров разрежен, общее проективное покрытие не превышает 30%. На фоне преобладания голого шлакового субстрата встречаются синузии и разреженные группировки отдельных видов. Характерно отсутствие деления на ярусы. Отдельные виды образуют пятна различного размера, чаще всего не более 1 м в диаметре, обычно одновидовые. Растительный покров южного склона вулкана Желтовский представлен разреженными группировками пионерных видов. Широко распространены синузии и груп-

пировки *Potentilla stolonifera*, *Taraxacum perlatescens*, *Chamerion latifolium*, *Allium strictum*, *Campanula chamissonis*, *Carex gmelinii*, *Draba borealis*, *Cardaminopsis lyrata*, *Botrychium lanceolatum*, *Antennaria dioica*. На зарастающих участках шлаковых полей встречаются фрагменты сообществ субальпийских лугов с участием *Chamerion angustifolium*, *Artemisia arctica*, *Solidago paramuschirensis*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Salix arctica*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea* (Нешатаева, 1988в, 2002а). На шлаковых полях вулкана Ильинский в поясе горных тундр нами описаны разреженные (общее покрытие 25–30%) сообщества с преобладанием *Rhododendron camtschaticum* (15%) и *Vaccinium uliginosum* (10%). Здесь также встречаются: *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce aleutica*, *Parageum calthifolium*, *Harimanella stellerana*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Pedicularis eriophora*, *Carex flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii*, *Sieversia pentapetala*, *Deschampsia paramuschirensis*, *Cassiope lycopodioides*, *Solidago paramuschirensis*, *Diphasiastrum alpinum*. По ложбинам стока и промоинам на шлаке отмечена *Sibbaldia procumbens*, на голых пятнах шлака близ снежников — *Campanula chamissonis*, *C. lasiocarpa*, *Saxifraga merkii*. На шлаковых осыпях крутых склонов каньонов ручьев характерны синузии пеннеллианта кустарникового (*Pennellianthus frutescens*), высокодекоративного пионерного вида, распространенного на вулканических субстратах Японии, Сахалина, Курильских островов и Южной Камчатки, северная граница ареала которого, по данным В.В. Якубова (2000), проходит в районе вулкана Карымский.

#### 5.4. Растительность окрестностей термальных источников

Одним из специфических проявлений современного вулканизма на Камчатке являются гидротермальные месторождения — участки с многочисленными выходами горячих минеральных источников в местах разгрузки гидротермальных систем. В окрестностях термоминеральных источников формируются специфические термальные местообитания на химически измененных породах, существенно отличающиеся от окружающих территорий по микроклимату, температурному режиму почв, геохимии субстратов, гидротермическому режиму. На полуострове Камчатка в настоящее время известно более 100 групп термальных источников (Пийп, 1937; Чернягина, 2000, и др.).

##### Экологические особенности термальных местообитаний

Термальные местообитания отделяются от фоновых по изотерме +20 °С на глубине 1 м. Поверхность почвы здесь теплая на ощупь, температура ее существенно увеличивается с глубиной, а также при приближении к местам выхода горячих источников, гейзеров, фумарол или паровых струй. Сами термальные источники также имеют различную температуру воды в связи с подтоком холодных грунтовых вод и их смешиванием с термальными водами. Значения почвен-

ных температур в термальных местообитаниях непостоянны и обусловлены многими факторами: сезоном года, суточными колебаниями температуры воздуха, процессами снеготаяния, мощностью почвенного горизонта, его гранулометрическим составом, степенью обводненности и др. Распределение температур в корнеобитаемом слое почвы, как правило, неравномерно как на поверхности почвы, так и в глубине ее. Это объясняется наложением зон теплового влияния различных источников и термопроявлений. Как показали исследования Л.И. Рассохиной в Долине гейзеров, на глубине 50–100 см происходит резкое снижение почвенных температур. При этом на поверхности термальных полей температура почвы в корнеобитаемом слое может достигать 60–70 °С (Рассохина, 2002).

Как показали исследования многих авторов (Комаров, 1912, 1940; Липшиц, 1936; Трасс, 1963; Манько, 1974б; Плотникова, Трулевич, 1975; Рассохина, Чернягина, 1982; Манько, Сидельников, 1989; Нешатаева, 1994б, 2002а; Нешатаева, Чернядьева, Нешатаев, 1997; Нешатаева, Чернягина, Чернядьева, 2005; Рассохина, 2000, 2002, и др.), влияние горячих источников на растительность проявляется на небольших по площади территориях, окружающих выходы термальных вод. При выбросе в атмосферу пара и горячих вод (гейзеры, пульсирующие источники, паровые котлы) радиус воздействия источников на растительный покров увеличивается. Вокруг горячих ключей формируются своеобразные «термальные урочища», характеризующиеся специфическим микроклиматом и повышенными температурами почв. Различный химизм субстратов и термальных вод также оказывает существенное влияние на разнообразие видов и растительных группировок в термальных местообитаниях. По характеристикам почвенных температур в корнеобитаемом слое (на глубине 5 и 10 см) Л.И. Рассохиной (2000, 2002) в Долине гейзеров выделены три группы термальных местообитаний:

1) *Термоаномальные местообитания* (по изотермам +48,5 °С на глубине 5 см и +52,5 °С на глубине 10 см). Растительный покров значительно разрежен, встречаются монодоминантные сообщества и группировки облигатных термофитов (*Fimbriclytis ochotensis*, *Agrostis pauzhetica*, *Bidens kamtschatica*). Площади сообществ и группировок невелики — от нескольких квадратных сантиметров до 1 м<sup>2</sup>. Корневые системы проникают до глубины 3–5 см. Группа местообитаний соответствует 1-й микрозоне (микрорясу), выделенной нами в Долине гейзеров (Нешатаева, 1994б).

2) *Терморегулируемые местообитания* (по изотермам +35 °С на глубине 5 см и +37,5 °С — на 10 см). Растительный покров фрагментарен, развиты моховые ковры из термофильных мхов, сообщества и группировки облигатных (*Lycopus uniflorus*, *Ophioglossum thermale*, *Spiranthes sinensis*, *Agrostis geminata*) и факультативных (*Potentilla stolonifera*, *Oreopteris quelpaertensis*, *Artemisia opulenta*, *Rubus arcticus* и др.) термофитов, а также адвентивных видов (*Plantago asiatica*, *P. major* и др.). Корневые системы распространены на глубине 5–10 см. Площади сообществ от 1 до 10 м<sup>2</sup>. Группа местообитаний соответствует 2-й и 3-й микрозонам (микрорясам), выделенным нами в Долине гейзеров (Нешатаева, 1994б).

3) *Термоадаптированные местообитания* (по изотермам соответственно +24,5 °С и +25,5 °С). Растительный покров сомкнут, сообщества по видовому составу и структуре близки к фоновым. Сообщества образованы *Chamerion angustifolium*, *Aruncus dioicus*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. Отличаются отсутствием арктоальпийских видов, большим разнообразием орхидных. Значительно удлинена вегетация растений, темпы их роста и развития, годовая продукция фитомассы также существенно превышает соответствующие характеристики фоновых сообществ. Группа местообитаний соответствует 4-й микрозоне (микроряду), выделенной нами в Долине гейзеров (Нешатаева, 1994б).

К термальным местообитаниям приурочены особые термофильные растительные сообщества и группировки, резко отличающиеся по флористическому составу и структуре от окружающей растительности. В связи с неодинаковым химическим составом термальных вод и различным температурным режимом каждой из многочисленных групп термальных источников термофильные растительные сообщества специфичны практически для каждой из них.

### **Флора и растительность термальных местообитаний**

Первые сведения об особенностях растительного покрова окрестностей горячих ключей Камчатки мы находим у С.П. Крашенинникова (1755), который, посетив Нижне-Семячикские источники, отметил: «А на вершине вышеописанной речки, по берегам ее в марте месяце росли зеленые травы, в том числе некоторые и в цвету были...» (Крашенинников, 1755, с. 143). Первое описание флоры растительности окрестностей горячих ключей дано В.Л. Комаровым (1912). Им был охарактеризован растительный покров Апачинских, Верхнепаратунских, Нижнепаратунских, Малкинских, Начикинских, Пущинских и Щапинских источников и кальдеры Узон (Комаров, 1912, 1940). В.Л. Комаров впервые отметил особенности экологии термофильных сообществ и видов, сформулировал гипотезу о путях заноса семян термофильных растений на горячие ключи перелетными птицами.

Материалы по флоре и растительности некоторых групп горячих источников приведены в работах ряда авторов (Комаров, 1912, 1940; Новограбленов, 1929; Липшиц, 1936; Трасс, 1963; Hultsn, 1974; Плотникова, Трулевич, 1975; Рассохина, Чернягина, 1982; Смазнова, 1982; Науменко и др., 1986; Нешатаева, 1988; Манько, Сидельников, 1989; Делемень, 1990; Нешатаева, Нешатаев, 1991, 1993; Нешатаева, 1994б; Нешатаева и др., 1997; Чернягина, 2000; Рассохина, 2000, 2002; Нешатаева, Чернягина, Чернядьева, 2005, и др.). Однако многие группы термальных источников, расположенные в малодоступных и отдаленных районах полуострова, до сих пор остаются неисследованными.

С.Ю. Липшиц (1936) выделял в составе флоры термальных источников Камчатки три компонента: термофильный (включающий эндемично-термогенную и реликтивно-термофильную группы), сорный и болотный. Он сомневался в возмож-

ности заноса семян растений на горячие ключи птицами и выдвинул гипотезу о сохранении во флоре термальных местообитаний видов — реликтов третичной флоры. В его работе дан список термофильного компонента флоры горячих источников Камчатки, включающий 38 видов. По мнению С.Ю. Липшица (1936), эндемичные виды растений-термофитов возникали под влиянием специфических условий гидротермальных местообитаний из экологических термофильных форм обычных, широко распространенных видов. К группе реликтово-термофильной он относил целый ряд видов растений, в настоящее время распространенных на Сахалине, Курильских о-вах, в Приморье, Японии, Китае и Северной Америке, а на Камчатке отмеченных только у горячих ключей. Он рассматривал эти виды как «третичные реликты» — остатки доледниковой флоры Камчатки, сумевшие сохраниться в рефугиумах, приуроченных к термальным источникам (Липшиц, 1936).

С.Ю. Липшиц считал горячие ключи Камчатки естественной природной лабораторией формирования новых видов и объяснял активное видообразование влиянием специфичных экологических условий, существующих на термальных полях (высокие температуры, наличие толстого слоя пара, отсутствие заморозков, необычный химический состав почвы и воды). Другие исследователи (Hultsn, 1974; Смазнова, 1982; Рассохина, Чернягина, 1982, и др.), отмечая морфологические различия растений, растущих вблизи термальных источников, и близких к ним форм вне влияния термопроявлений, ставят под сомнение целесообразность возведения этих экологических форм и разновидностей в ранг самостоятельных видов. Морфологические отличия видов, приуроченных к окрестностям термальных источников Чукотки, отмечает Б.А. Юрцев (1981б). По его мнению, ряд видов-термофитов заслуживает более высокого таксономического ранга, чем форма или разновидность. Однако для подтверждения степени обособленности их популяций необходимо проведение специальных морфолого-анатомических, физиологических и генетических исследований. Мы разделяем мнение Б.А. Юрцева (1981б) и считаем, что для решения вопроса о таксономическом статусе морфологически своеобразных популяций целого ряда видов, встречающихся у горячих источников, следует провести экспериментальные исследования, чтобы выяснить, какие признаки закреплены в генотипе, а какие связаны с воздействием специфических условий термальных местообитаний.

Кроме того, С.Ю. Липшиц (1936) полагал, что окрестности горячих ключей являются рефугиумами реликтовых видов более теплых третичных времен. В группе реликтово-термофильных растений представлен ряд видов, в настоящее время распространенных в более южных районах Дальнего Востока (на Курильских о-вах, в Приморье, на Сахалине, в Японии, Китае) и в Северной Америке. Эту группу С.Ю. Липшиц (1936) рассматривал как остатки древней доледниковой флоры Камчатки, сумевшие сохраниться во время ледниковых периодов в этих «убежищах жизни», приуроченных к термоаномалиям. Эту точку зрения С.Ю. Липшица на роль термальных местообитаний в истории растительности

полуострова разделял А.Л. Биркенгоф (1938), который считал, что ель аянская могла сохраниться в ледниковый период на участках, прилегающих к горячим ключам. По мнению Л.А. Скиба (1975), окрестности термальных источников (в р-не вулкана Малый Семячик) могли быть убежищем и для пихты грациозной. В настоящее время некоторые авторы не согласны с этой гипотезой (Нешатаева и др., 1997; Чернягина, 2000; Рассохина, 2000, 2002). По их мнению, вряд ли можно согласиться с предположением С.Ю. Липшица, поскольку активный современный вулканизм Камчатки, текущее горообразование, частые пеплопады и извержения вулканов регулярно уничтожают растительность на обширных площадях. К тому же постоянно происходит прекращение гидротермальной деятельности одних групп источников и возникновение новых, нередко отстоящих на многие десятки километров. В таких условиях было бы крайне трудно сохраниться реликтовым видам. Кроме того, в число видов реликтово-термофильной группы С.Ю. Липшиц (1936) включил явно заносные: *Truellum thunbergii* (syn.: *Polygonum thunbergii*) и *Plantago japonica*. В.Л. Комаров (1912, 1940) полагал, что зачатки растений переносят с источника на источник птицы. Липшиц (1936) отвергал возможность заноса семян птицами. Однако работы камчатских орнитологов (Лобков, 1986, 1988, и др.) подтверждают мнение В.Л. Комарова о том, что птицы находят себе весной зеленый корм именно на горячих источниках, а иногда даже зимуют на них. Несомненно также и то, что люди, постоянно посещая горячие источники с целью лечения и купания, способствуют заносу новых видов.

Х.Х. Трассом (1963) впервые описано явление микропоясности растительности вокруг термальных источников в Долине гейзеров. Он выделил 5 микропоясов растительности на термальных площадках, называя их «микроразнообразиями». В дальнейшем это явление было подтверждено рядом исследователей на других группах источников (Плотникова, Трулевич, 1975; Катенин, 1981; Рассохина, Чернягина, 1982; Нешатаева, 1994б; Нешатаева и др., 1997; Самкова, 2001, 2007; Рассохина, 2002; Нешатаева, Чернягина, Чернядьева, 2005, и др.). Установлено, что микропоясность растительного покрова термальных полей обусловлена не только температурным режимом почв, степенью увлажнения субстрата, химизмом термальных вод, но и другими факторами. Многие исследователи отмечают зависимость распределения растительных группировок на термальных полях от температуры субстрата и расстояния от выходов термальных вод, указывают на специфичность фитоценозов термальных местообитаний и малую общность видового состава растительного покрова различных групп горячих ключей (Липшиц, 1936; Трасс, 1963; Рассохина, Чернягина, 1982; Нешатаева и др., 1997).

Нами впервые изучены термофильные сообщества окрестностей термальных источников Южно-Камчатского заказника — Нижне-Кошелевские и Верхне-Кошелевские гидротермальные месторождения (Нешатаев, Нешатаева, 1991а, б; Нешатаева, Нешатаев, 1991, 1999а; Нешатаева и др., 1997), окрестностей Мутновского вулкана — Медвежья группа термальных источников (Нешатаева, Чернягина, Чернядьева, 2005) и 5 групп термальных источников Кроноцкого заповедни-

Таблица 63

Сравнительная характеристика флористического состава сообществ термальных местообитаний Кроноцкого заповедника и Южно-Камчатского заказника

Виды	Кроноцкий заповедник	Южно-Камчатский заказник
<b>I. облигатные термофилы</b>		
<i>Ophioglossum thermale</i>	+	
<i>Fimbristylis ochotensis</i>	+	
<i>Lycopus uniflorus</i>	+	+
<i>Stachys aspera</i>	+	
<i>Carex oxyandra</i> var. <i>pauzhetica</i>	+	+
<i>Agrostis pauzhetica</i>		+
<i>Spiranthes sinensis</i>	+	
<b>II. Факультативные термофилы</b>		
<i>Oreopteris quelpaertensis</i>	+	+
<i>Juncus filiformis</i>	+	+
<i>Trientalis europaea</i>	+	+
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	+	
<i>E. thermalis</i>	+	
<i>E. kamtschatica</i>	+	
<i>E. palustris</i>	+	
<i>Asplenium incisum</i>	+	
<i>Geum macrophyllum</i> ssp. <i>fauriei</i>	+	
<i>Juncus nodulosus</i>	+	
<i>J. alpinoarticulatus</i>	+	
<i>Scirpus microcarpus</i>	+	
<i>S. tabernaemontani</i>	+	
<i>Phragmites australis</i>	+	
<i>Agrostis scabra</i>	+	
<i>A. geminata</i>	+	
<i>Carex pyrophila</i>	+	
<i>C. appendiculata</i>		+
<i>Epilobium palustre</i>	+	
<i>E. hornemannii</i>		+
<i>E. alpinum</i>		+
<i>E. glandulosum</i>	+	+
<b>III. Лесные и луговые</b>		
<i>Iris setosa</i>	+	+
<i>Artemisia opulenta</i>	+	+
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	+	+
<i>Calamagrostis purpurea</i> s.l.	+	+
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	+
<i>Equisetum arvense</i>	+	+
<i>Geranium erianthum</i>	+	+
<i>Thalictrum minus</i>	+	+
<i>Filipendula kamtschatica</i>	+	+

## Окончание таблицы 63

Виды	Кроноцкий заповедник	Южно-Камчатский заказник
<i>Senecio cannabifolius</i>	+	+
<i>Heracleum lanatum</i>	+	+
<i>Spiraea beauverdiana</i>	+	+
<i>Trientalis europaea</i> ssp. <i>arctica</i>	+	+
<i>Angelica genuflexa</i>	+	+
<i>Aruncus dioicus</i>	+	+
<i>Galium boreale</i>	+	
<i>Ptarmica camtschatica</i>	+	
<i>Solidago spiraeifolia</i>	+	
<i>S. paramuschirensis</i>		+
<i>Parageum calthifolium</i>		+
<i>Glyceria alnasteretum</i>		+
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>		+
<i>Rhododendron aureum</i>		+
<b>IV. Рудеральные</b>		
<i>Scutellaria galericulata</i>	+	
<i>Galeopsis bifida</i>	+	
<i>Plantago asiatica</i>	+	
<i>P. major</i>	+	
<i>Myosotis cespitosa</i>	+	
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	+	
<i>Agrostis gigantea</i>	+	
<i>Bidens kamtschatica</i>	+	

ка: Малые и Большие Тюшевские ключи, Чажминские ключи, Нижне-Семячические источники (руч. Горячий Ключ), источники Долины гейзеров и кальдеры Узон (Нешатаева, 1994б). Проанализирована флора растительных группировок и сообществ термальных местообитаний 9 групп горячих источников Южной и Восточной Камчатки (Нешатаева, 1988в, 1994б; Нешатаева, Нешатаев, 1991, 1993; Нешатаева и др., 1997; Нешатаева, Чернягина, Чернядьева, 2005). Проведен сравнительный анализ видового состава термальных сообществ. Используются также данные других авторов (Липшиц, 1936; Трасс, 1963; Hultsn, 1974; Рассохина, Чернягина, 1982; Смазнова, 1982; Науменко и др., 1986; Рассохина, 2000; Чернягина, 2000, и др.). Результаты исследований показали, что растительные группировки окрестностей термальных источников характеризуются значительным разнообразием флористического состава. Так, для 5 групп горячих источников на территории Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка) нами отмечено 120 видов сосудистых растений (Нешатаева, 1994б), из них только 6 видов являются облигатными термофилами: *Ophioglossum thermale*, *Fimbristylis ochotensis*, *Lycopus uniflorus*, *Stachys aspera*, *Carex pauzhetica*, *Spiranthes sinensis* (табл. 63). По данным Л.И. Рассохиной (2000, 2002), конкретная флора Долины гейзеров насчи-



тывает около 300 видов, в состав флоры термальных местообитаний входит 30 видов, из них только 5 отнесены к облигатным термофилам (*Bidens kamtschatica*, *Ophioglossum thermale*, *Agrostis pauzhetica*, *A. geminata*, *Fimbristylis ochotensis*). Из них 4 вида считаются неоэндемиками Камчатской области, однако эндемичный статус этих видов признают далеко не все авторы (Рассохина, 2002).

На территории Южно-Камчатского заказника нами детально изучена флора и растительность 2-х групп термальных источников, близ которых отмечено 78 видов сосудистых растений, принадлежащих к 25 семействам. В термоаномальных местообитаниях, отграниченных по изотерме 50–70 °С (на глубине 50 см), встречено 10 видов: *Carex appendiculata*, *C. pauzhetica*, *Trientalis europaea*, *Oreopteris quelpaertensis*, *Lycopus uniflorus*, *Agrostis pauzhetica*, *Calamagrostis purpurea*, *Artemisia opulenta*, *Cirsium kamtschaticum*, *Glyceria alnasteretum* (Нешатаева, Чернядьева, Нешатаев, 1997). Из них только 3 вида являются облигатными термофилами: *Agrostis pauzhetica*, *Lycopus uniflorus*, *Carex pauzhetica*. В результате проведенных исследований установлено, что флористический состав термофильных сообществ и группировок определяется в основном составом окружающих растительных сообществ и обусловлен широтной зональностью, степенью океаничности климата и высотной поясностью растительности. Термальная флора формируется преимущественно из видов, встречающихся в других местообитаниях, за исключением нескольких стенотопных видов — облигатных термофилов.

### Растительный покров Нижне-Кошелевских горячих ключей

Сообщества и группировки окрестностей Нижне-Кошелевских термальных источников (Южная Камчатка) изучены в долине горячего ручья, в границах термального поля, а также по его периферии. Нижне-Кошелевское термальное поле расположено на отлогом внешнем склоне древнего конуса Западного вулкана Кошелевского массива на высоте 750–800 м над уровнем моря. Термопроявления приурочены к дну и северному пологому склону оврага, протянувшегося в широтном направлении. Дно оврага представляет собой обнаженный глиняный субстрат с различными формами гидротермопроявлений: кипящих водоемов, кипящих воронок, грязевых котлов и струй перегретого пара. В восточной части поля расположены горячие источники и теплое озеро. Через термальное поле протекает ручей с температурой воды 80–90 °С. Выше по склону, у северной границы поля, расположено термальное болото, воды которого стекают в горячий ручей. Воды термальных источников по химическому составу сульфатные, с высоким содержанием кальция и натрия. Степень их минерализации достигает 200–250 мг/л. Вынос пара составляет около 40 кг/с, из которых более 25% конденсируется у поверхности, а остальной пар выбрасывается в атмосферу (Вакин и др., 1976а). Термальные местообитания представлены зонами с различной температурой на поверхности субстрата. Грязевые котлы, кипящие озерки и котлы, парогазовые струи, горячие источники создают набор специфических условий местообитания, существовать в которых могут лишь немногие виды растений.

Таблица 64

Флористический состав и проективное покрытие видов термофильных сообществ и группировок на термальных полях Нижне-Коселевских горячих источников (Южная Камчатка)

Виды	Расстояние от термальных источников, м														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Carex appendiculata</i>		0,4	2,8	1,2	55	23	28	0,4	44	30	4,1	2,4	0,3	0,1	12,5
<i>Calamagrostis purpurea</i>					0,2	1,3	4,6	5,6	0,7			0,6		14	0,1
<i>Oreopteris quelpaertensis</i>					3,5	0,1	0,5	3,0	9,4	0,1	3,7	4,0	0,4		
<i>Spiraea beauverdiana</i>							0,5					0,1	0,6	1,4	
<i>Agrostis pauzhetica</i>								0,1		0,8	2,3	1,9	1,2	0,2	
<i>Carex oxyandra</i> var. <i>pauzhetica</i>										0,7	1,2	0,5	15	5,7	0,1
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>											4,1	2,6	1,5	0,5	
<i>Aruncus dioicus</i>											2,5				
<i>Rhododendron aureum</i>													7,3		
<i>Trientalis europaea</i>													1,8	0,1	
Термофильные мхи					0,3										
Общее проективное покрытие, %		0,4	2,8	1,2	59	24,4	33,6	9,1	54,1	31,6	17,9	12,1	28,1	30,0	12,7

Примечание. Учеты проективного покрытия (%) выполнены на трех сплошных линейных трансектах на площадках 20 x 50 см.

Растительные группировки территории гидротермального поля подчинены горизонтальной микропоясности: их распределение зависит от температуры субстрата, а также от интенсивности гидротермопроявлений и степени удаления от них. Участки вокруг выходов струй перегретого пара, кипящих водяных котлов и озерков, грязевых котлов, горячих ключей лишены высшей растительности. В воде термальных источников присутствуют лишь отдельные термофильные виды синезеленых и зеленых водорослей. На камнях вокруг термальных источников и парогазовых струй изредка встречаются небольшие пятна и синузии мхообразных. Лишайники отсутствуют, поскольку они чувствительны к загрязнению воздуха и не выдерживают высокой концентрации соединений серы в парах источников и в субстрате. Наиболее термотолерантные виды образуют разреженные группировки и сомкнутые сообщества в периферической части термального поля (табл. 64). Наиболее термоустойчивый и хемоустойчивый вид — осока при-

датконосная (*Carex appendiculata*) — образует здесь группировки с проективным покрытием 1–5% и по мере удаления от выходов термальных вод — сомкнутые сообщества (40–80%) уже на расстоянии 5–10 м от горячих источников и парогазовых струй. При дальнейшем удалении от источников появляются вейниковые сообщества с господством *Calamagrostis purpurea*. Фитоценоотическое разнообразие термофильных сообществ здесь невелико и представлено двумя ассоциациями, относящимися к двум формациям.

Формация *Magnocariceta* — крупноосочники

Асс. *Magnocaricetum caricosum appendiculatae (thermalis)* — крупноосочник из осоки придатконосной на термальных местообитаниях. Сообщества ассоциации характеризуются доминированием термотолерантной осоки придатконосной (*Carex appendiculata*). Ее проективное покрытие составляет 25–80% и зависит от расстояния от источника гидротермопроявлений, а также от его интенсивности. Сообщества ассоциации отличаются низким флористическим разнообразием: кроме господствующей осоки придатконосной, по мере удаления от выходов парогидротерм в составе фитоценозов появляются единичные особи *Calamagrostis purpurea*, *Trientalis europaea*, *Agrostis pauzhetica*, *Lycopus uniflorus*. Сообщества осоки придатконосной тянутся узкой полосой вдоль русла термального ручья, до места его слияния с холодным притоком. Наибольшее распространение эти сообщества имеют в пределах термального поля на дне каньона, где они занимают значительную площадь вокруг фумарольных полей, кипящих водяных котлов, термальных источников. Сообщества ассоциации характеризуются развитым кочковатым микрорельефом, образованным вследствие накопления очеса осоки.

Формация *Calamagrostideta purpurei* — пурпуровейниковая

Асс. *Calamagrostidetum purpurei (thermalis)* — пурпуровейниковая на термальных местообитаниях. Сообщества ассоциации встречаются на участках, более удаленных от выходов парогидротерм, чем термофильные группировки и сообщества осоки придатконосной. Распространены на расстоянии 20–25 м от гидротермопроявлений, на склонах долины термального ручья, на дне каньона с горячими источниками. Сообщества ассоциации характеризуются господством вейника пурпурного (*Calamagrostis purpurea*), встречающегося с покрытием 50–100%. С высокой константностью присутствуют: *Trientalis europaea*, *Spiraea beauverdiana*. Вейниковые фитоценозы образуют бордюры шириной 10–30 м вокруг яса из сообществ и группировок осоки придатконосной, а также на склонах каньона.

**Растительные группировки эродированных склонов.** На склонах в долину термального ручья, где выражены эрозионные процессы и преобладает голый глинистый субстрат, встречаются несомкнутые группировки (проективное покрытие 5–10%) с участием: *Calamagrostis purpurea*, *Agrostis pauzhetica*, *Carex oxyandra* ssp. *pauzhetica*, *Oreopteris quelpaertensis*, *Spiraea beauverdiana*. На крутых склонах каньона встречаются разреженные сообщества (проективное покрытие 10–20%),

образованные *Artemisia opulenta*, *Cirsium kamtschaticum*, *Polystichum braunii*. Флористический состав сообществ нестабилен, проективное покрытие видов значительно варьирует. Такие сообщества и группировки являются стадиями восстановительных сукцессий при зарастании эродированных склонов каньона и долины термального ручья.

**Термофильные болотные сообщества.** В районе верхнего fumarольного поля (истоки и верховья термального ручья) встречаются своеобразные термофильные болотные сообщества, приуроченные к влажным термальным местообитаниям в перегибах пологих склонов. Эти сообщества отнесены нами к одной формации и одной ассоциации.

Формация *Herbosphagneta* — травяно-сфагновая

Асс. *Herbosphagnetum eriophorosum scheuchzeri-polystachyonis* — пушицево-сфагновая. В составе сообществ преобладают пушицы Шейхцера и многоколосковая (*Eriophorum scheuchzeri*, *E. polystachyon*) — покрытие 15%, ситник берингский (*Juncus beringensis*) — 15%, осоки (*Carex eleusinoides*, *C. micropoda*, *C. hakkodensis*, *C. appendiculata*, *C. cryptocarpa*) — покрытие 5–40%. Общее покрытие травяного яруса 50–70%. Проективное покрытие мохового яруса 90–100%. Характерно развитие мощных моховых ковров, образованных *Sphagnum centrale*, *S. compactum*, *S. fimbriatum*, *S. riparium*, *S. girgensohnii*, *Warnstorfia fluitans*, *Calliergon stramineum*, *Dicranum fuscescens*, *Polytrichastrum alpinum*, *P. sexangulare*, *Polytrichum commune*, *Philonotis fontana*, *Pohlia nutans*, *Plagiomnium medium*, *Bryum* sp., *Marchantia* sp. и др. Сообщества ассоциации встречаются на переувлажненных слабонаклонных перегибах склонов в верховьях долины термального ручья и имеют локальное распространение.

Таким образом, видовой состав сосудистых растений Нижне-Кошелевского термального поля формируется из видов, которые отмечаются и в других местообитаниях, за исключением *Lycopus uniflorus* и *Agrostis pauzhetica* (если не считать его разновидностью *A. scabra*). Поэтому большинство видов, встречающихся в условиях Нижне-Кошелевских горячих источников, на наш взгляд, правильнее называть не термофильными, а термотолерантными (выдерживающими высокие температуры). Как среди сосудистых растений, так и среди мохообразных здесь наиболее распространенными являются виды нарушенных субстратов, виды широкой экологической амплитуды и виды-гигрофиты.

Нами составлена карта растительного покрова Нижне-Кошелевского термального поля (рис. 23), на которой отражена микропоясность растительных сообществ и группировок (Нешатаева, Чернядьева, Нешатаев, 1997). Растительный покров был закартирован в масштабе 1 : 1000, с поконтурным описанием растительных группировок. В качестве топографической основы использовали уточненный план Е.А. Вакина с соавт. (1976а), на который нанесены изотермы почвенных температур на глубине 50 см, высотные горизонталы и все гидротермопроявления. Кроме того, на термальном поле для изучения динамики растительного

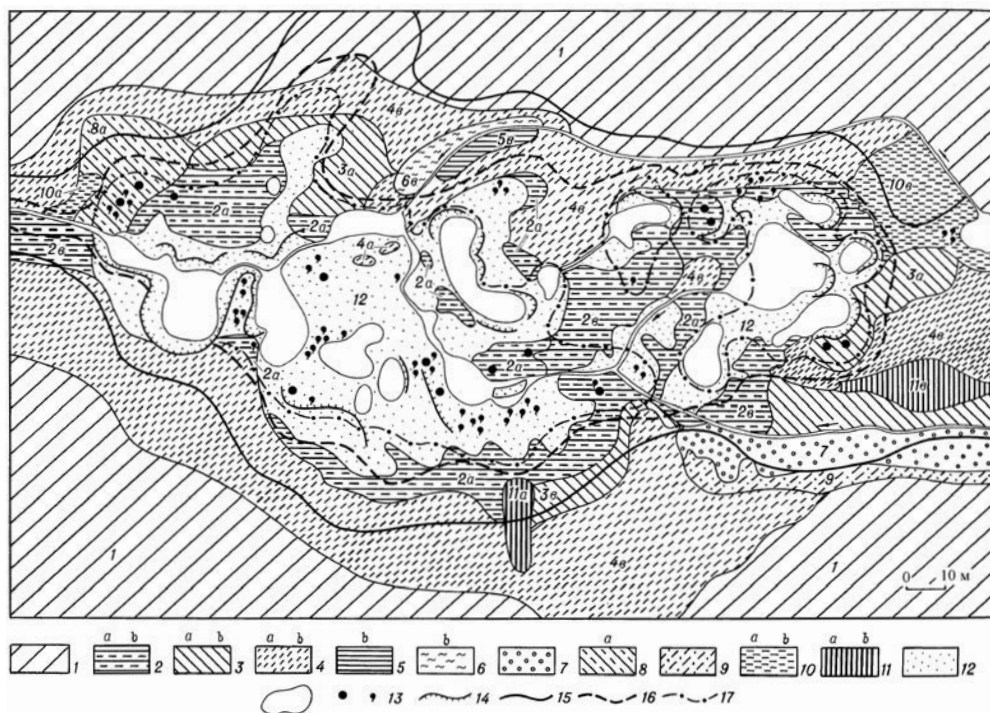


Рис. 23. Геоботаническая карта Нижне-Кошелевского термального поля.

1 — окружающие сообщества; 2 — сообщества и группировки *Carex appendiculata*; 3 — сообщества и группировки *C. appendiculata* и *Calamagrostis langsdorffii*; 4 — сообщества с преобладанием *C. langsdorffii*; 5 — сообщества с преобладанием *C. langsdorffii* и *Oreopteris quelpaertensis*; 6 — сообщества *Oreopteris quelpaertensis*; 7 — сообщества *Glyceria alnasteretum*; 8 — сообщества с преобладанием *Artemisia opulenta* и *Cirsium kamtschaticum*; 9 — разреженные группировки с участием *Equisetum palustre*, *Luzula wahlenbergii*, *Solidago kurilensis*; 10 — сообщества с преобладанием *Cirsium kamtschaticum*; 11 — сообщества *Carex cryptocarpa*; 12 — участки, лишённые высших растений; 13 — кипящие водные котлы и озёрки; 14 — обрывы. Температура корнеобитаемого слоя почвы (°C): 15 — изотерма 20, 16 — изотерма 50, 17 — изотерма 70. Проективное покрытие (%): a — менее 25, b — более 25.

покрова и ведения геоботанического мониторинга были заложены три фиксированных трансекта длиной по 20 м и шириной по 40 см каждый. На трансектах учитывали проективное покрытие видов на площадках 20 x 20 см. На карте видно, что за изотермой 70 °C на почве вокруг выходов парогазовых струй, кипящих водяных котлов и озёрков и грязевых котлов растительность отсутствует. На расстоянии 1–2 м от выходов гидротерм появляются небольшие корочки водорослей (роды *Oedogonium*, *Ulotrix*, *Bulbochaeta*, *Vaucheria*) и единичные проростки мхов *Bryum* sp., *Pohlia* sp. При удалении от выходов гидротерм на 5 м появляются от-

дельные особи осоки придатконосной, вейника пурпурного, седмичника, а также мха *Dicranella* cf. *heteromalla*. По краю изотермы 70 °С (на расстоянии 5–10 м от выходов термальных источников) появляются разреженные осоковые группировки (покрытие 1–5%) и отдельные несомкнутые группировки с участием *Calamagrostis purpurea* и *Artemisia opulenta*. Мхи и печеночники произрастают разреженными дерновинками: *Dicranella* cf. *heteromalla*, *Leptobryum pyriforme*, *Oligotrichum hercynicum*, *Pohlia drummondii*, *P. nutans*, *Nardia assamica*, *Jungermannia* sp. На камнях встречается *Racomitrium fasciculare*, в увлажненных западинках — *Warnstorfia pseudostraminea*. Общее проективное покрытие мохообразных не превышает 10%.

Между изотермами 70 и 50 °С (10–25 м от гидротермопроявлений) отмечены сомкнутые сообщества осоки *Carex appendiculata* (покрытие 25–80%), занимающие значительные площади и тянущиеся полосой (до 2 м шириной) вдоль термального ручья. По мере удаления от источников в осоковых сообществах появляются отдельные особи вейника пурпурного, седмичника, полевицы (*Agrostis pauzhetica*) и зюзника (*Lycopus uniflorus*). Отмечены также смешанные вейниково-осоковые сообщества. При высокой сомкнутости травяного яруса (70–100%) моховой покров практически отсутствует. При сомкнутости травяного яруса до 50% развивается моховой покров (покрытие 25–30%) из *Arctoa fulvella*, *Ditrichum flexicaule*, *Pohlia nutans*, *Conostomum tetragonum*, *Gymnocolea inflata*.

Между изотермами 50 и 20 °С (в 25–30 м от выходов парогидротерм) преобладают вейниковые сообщества (покрытие 50–100%), образующие полосы шириной 10–30 м вокруг пояса осочников. В составе вейниковых сообществ константны *Trientalis europaea* и *Spiraea beauverdiana*. Здесь же встречаются вейниково-осоковые и папоротниковые сообщества с доминированием *Oreopteris quelpaertensis*, а также сообщества с преобладанием *Artemisia opulenta*, *Cirsium kamtschaticum*, реже *Carex cryptocarpa* или *Glyceria alnasteretum*. Видовой состав мохового покрова такой же, как и в предыдущем микропоясе, добавляются мхи, встречающиеся в стланиковых и тундровых сообществах: *Sanionia uncinata*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Racomitrium sudeticum*.

На склонах долины с умеренным прогревом почвы (до 20 °С) и глинистым осыпавшимся субстратом встречаются несомкнутые группировки (покрытие 5–10%) с участием *Calamagrostis purpurea*, *Agrostis pauzhetica*, *Carex oxyandra* ssp. *pauzhetica*, *Oreopteris quelpaertensis*, *Spiraea beauverdiana*. На пологих участках глинистых осыпей поселяются мхи: *Ceratodon purpureus*, *Pohlia cruda*, *P. annotina*. За изотермой 20 °С на крутых эродированных склонах каньона встречаются разреженные сообщества (покрытие 10–20%), образованные *Artemisia opulenta*, *Cirsium kamtschaticum*, *Polystichum braunii*.

### Растительный покров Верхне-Кошелевских горячих ключей

На Верхне-Кошелевских горячих ключах, расположенных в северо-западной части хребта Кошелевского вулканического массива в большой эрозионной кот-

ловине на высотах около 1250 м над уровнем моря, проведено маршрутное геоботаническое обследование с целью выявления флористического разнообразия растительных сообществ и группировок.

Фумарольные и термальные поля Верхне-Кошелевских парогидротерм занимают большую часть площади месторождения и отличаются чрезвычайно активными проявлениями гидротермальной деятельности. Площадь термального поля по изотерме +20 °С на глубине 0,5 м составляет 303 тыс. кв.м (Вакин и др., 1976а). Поле наклонено на запад, перепад высот в его пределах составляет около 50 м. Гидротермальные проявления представлены струями перегретого пара (с температурой 120–150 °С), кипящими воронками и озерами, грязевыми котлами и вулканчиками, горячими фонтанами, термальными источниками и ручьями. Термальное поле пересекают два крупных холодных ручья, берущие начало в снежниках, лежащих на крутых склонах скалистых гребней, окружающих котловину, а также множество мелких термальных ручейков, вытекающих из горячих водоемов, заболоченных местообитаний и термальных источников. На термальном поле отмечено несколько источников с температурой воды 95–96 °С, расположенных в уступе рельефа. Источники с температурой воды 73–74 °С находятся на заболоченном участке у западной границы поля (Вакин и др., 1976а). Поверхность измененных пород на сильно прогретых участках термального поля покрыта корочками возгонов, состоящих из сульфатов железа, алюминия, магния, кальция. Около паровых струй и на парящих участках породы насыщены самородной серой.

На участках с активной гидротермальной деятельностью в ближайших окрестностях термальных и фумарольных полей не встречено высшей растительности. Лишь на расстоянии 150–200 м от центра главного фумарольного поля между камней отмечены отдельные особи и небольшие синузии *Juncus filiformis*, *Luzula parviflora*, *L. arcuata* ssp. *unalaschkensis*, *Carex micropoda*, *C. flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii*. В периферической части центрального фумарольного поля вдоль термальных ручьев сомкнутые одновидовые сообщества образует ситник нитевидный (*Juncus filiformis*) — проективное покрытие до 40%. На каменистых россыпях встречаются ожиково-осоковые группировки, образованные *Luzula parviflora*, *L. arcuata* ssp. *unalaschkensis*, *Carex micropoda*. Эти виды сначала встречаются отдельными экземплярами и небольшими синузиями, которые при удалении от центра термального поля смыкаются, образуя одновидовые ковры размерами до 4–5 кв.м или маловидовые сообщества.

По краю термального поля вдоль русла теплого ручья преобладают моховые ковры, образованные термофильными мхами родов *Bryum* и *Philonotis*. На каменистых склонах кратера вулкана, возвышающихся над термальными полями, встречаются также *Carex flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii*, *Oreopteris quelpaertensis*, *Arctericia nana*, которые образуют сомкнутые сообщества при удалении от парогидротерм, по берегам холодных ручьев, берущих начало в ледниках.

На вершинах каменистых гряд, расположенных в северной части кратера, за границей термальных полей, встречаются субальпийские лужайки, образованные

*Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana*, *Saxifraga merkii*, *Phyllodoce aleutica*, *P. caerulea*, *Bryanthus gmelinii*, *Cassiope lycopodioides*, *Parageum calthifolium*, *Primula cuneifolia*, *Veronica grandiflora*, *Lloydia serotina*, *Sieversia pentapetala*, *Sibbaldia procumbens*, *Harimanella stellerana*. На каменистых осыпях, повсеместно распространенных на стенках эрозионной котловины, единично встречаются *Saxifraga merkii*, *S. cherlerioides*, *Cardamine bellidifolia*, а на пятнах мелкозема — *Luzula unalaskensis* и *Carex krascheninnikovii*.

### Сообщества термальных местообитаний окрестностей Мутновского вулкана

Район исследований расположен в 70 км к югу от Петропавловска-Камчатского (между 52°31' и 52°33' с.ш. и между 158°11' и 158°12' в.д.) и находится в окрестностях действующего вулкана Мутновский, на правом берегу р. Фальшивая, в межгорной депрессии между гор Скалистая и Длинная. Вулканическая активность Северо-Мутновской вулcano-тектонической зоны проявляется в виде выходов высокотемпературных парогазовых струй и горячих источников. Термальные поля и горячие источники приурочены к наиболее расчлененным участкам рельефа и, как правило, располагаются рядом с экструзивными и шлаковыми куполами (Вакин и др., 1976б).

У восточного подножия горы Скалистая расположены выходы Дачных термальных источников, разбросанные по крутым склонам глубоких эрозионных врезов, в тальвегах оврагов или сосредоточенные в днищах котловин, образованных фреатическими взрывами. Выходы термальных вод прослеживаются широкой полосой на протяжении более 1 км и отчетливо подразделяются на пять групп горячих источников и паровых струй. Нами изучен растительный покров территории Медвежьей группы источников.

Термальные источники Медвежьей группы расположены в юго-западной части межгорной депрессии. Они занимают днище и нижние части склонов котловины, расположенной у подножия горы Скалистая. Дно котловины плоское, по нему протекают ручьи, берущие начало за пределами термального поля. Термопроявления представлены многочисленными горячими источниками, кипящими котлами, паровыми струями и термальными болотцами с небольшими теплыми озерами. Выходы паровых струй расположены на приподнятых участках термального поля. Общая площадь прогретой поверхности составляет 12,2 тыс. м<sup>2</sup>. Термальные воды Медвежьей группы характеризуются высоким содержанием радона, в среднем 400–600 беккерелей на 1 литр (наибольшая концентрация — 1800 беккер./л), их температура достигает 96–98 °С. Грунтовые воды залегают на глубине от 0,5 до 4,5 м (Вакин и др., 1976б).

В окрестностях термальных источников встречаются виды, нетипичные для субальпийского пояса (*Botrychium robustum*, *Platanthera camtschatica*, *P. convallariifolia*, *P. ditmariana*, *Hypericum kamtschaticum*, *Hippuris vulgaris*, *Drosera rotun-*



*difolia* и др.). Среди них отмечены 6 редких и охраняемых видов (*Agrostis geminata*, *A. pauzhetica*, *Oreorchis patens*, *Platanthera camtschatica*, *Fimbrystilis ochotensis* и *Ribes dikusha*), занесенных в «Красную книгу СССР» (1984), «Красную книгу РСФСР» (1988) и «Красную книгу Камчатки» (2007). Все эти виды находятся на верхнем пределе своего высотного распространения, в условиях сильного антропогенного воздействия и нуждаются в охране (Черныгина и др., 2003). К окрестностям горячих источников приурочены специфические термофильные сообщества и группировки.

Растительные сообщества и группировки описаны в центральной и восточной частях термального поля. Термальные местообитания представлены микрозонами с различной температурой корнеобитаемого горизонта и различной обводненностью. Термопроявления, представленные грязевыми котлами, кипящими грифонами, парогазовыми струями и горячими источниками, создают специфические условия местообитания. В воде термальных котлов и озерков отмечены водорослевые пленки и бактериальные маты, образованные термофильными видами бактерий, синезеленых и зеленых водорослей.

*Первый трансект* заложен в восточной, значительно обводненной части термального поля, между руслом холодного ручья (температура воды 15,5 °С), протекающего через термальное урочище, и грифоном гидротермального источника (с температурой 70 °С). Температура корнеобитаемого горизонта на площадках составляет 13,5–43 °С. Уровень грунтовых вод на трансекте варьирует от –1 до +2 см. Все изученные фитоценозы приурочены к переувлажненным местообитаниям. Растительный покров сложен сообществами с преобладанием вейника пурпурного (*Calamagrostis purpurea* s.l.), осоки носатой (*Carex rostrata*), фимбристилисы охотского (*Fimbrystilis ochotensis*), с участием щучки сизой (*Deschampsia glauca*), болотницы одночешуйной (*Eleocharis uniglumis*), ситника (*Juncus filiformis*, *J. bufonius*), кипрея (*Epilobium glandulosum*, *E. palustre*, *E. hornemannii*) и других видов.

*Второй трансект* расположен в центральной, более дренированной части термального поля, между термальным котлом (с температурой 33,5 °С) и холодным ручьем (14,5 °С). Температура корнеобитаемого горизонта здесь существенно выше и составляет от 20,6 °С до 49,5 °С. Растительный покров образован долгомошно-ситниковыми (с преобладанием *Juncus filiformis*, *Polytrichum jensenii*), щучковыми (с преобладанием *Deschampsia glauca*), печеночниково-щучковыми, фимбристилисовыми, моховыми и печеночниковыми сообществами.

Фитоценотическое разнообразие на первом трансекте представлено сообществами формаций *Calamagrostidetum purpurei*, *Magnocariceta*, *Fimbristyleta*. На втором трансекте — сообществами формаций *Junceta filiformis*, *Deschampsietum glaucae* и *Fimbristyleta*.

Сообщества из вейника пурпурного широко распространены на Камчатке. На термальных местообитаниях в окрестностях Нижне-Кошелевских горячих источников (Южно-Камчатский заказник) описана асс. *Calamagrostidetum purpurei (thermalis)* (Нешатаева, Чернядьева, Нешатаев, 1997; Нешатаева, 2002a).

Крупноосочники из осоки носатой (*Magnocaricetum caricosum rostratae*) часто встречаются на сырых лугах и осоковых болотах в различных районах Камчатки. В окрестностях Медвежьей группы термальных источников сообщества ассоциации приурочены к умеренно прогретым участкам с температурами корнеобитаемого слоя от 16,5 °С до 23 °С и связаны с переувлажненными местообитаниями. Термофильные крупноосоковые сообщества этой формации, но с участием осоки придатконосной (*Carex appendiculata*) — асс. *Magnocaricetum caricosum appendiculatae (thermalis)* — описаны на Паужетских (Трулевич, Плотникова, 1974) и Нижне-Кошелевских источниках (Нешатаева, Чернядьева, Нешатаев, 1997), они также отмечены на термальных полях Долины гейзеров (Рассохина, 2002).

Сообщества формации ситника нитевидного (*Junceta filiformis*) широко распространены на Камчатке, обычно приурочены к сырым и заболоченным местообитаниям, часто встречаются на термальных полях. Термофильные сообщества, образованные ситником нитевидным, описаны на Верхне-Кошелевских горячих ключах (Нешатаева, 2002), отмечены в Южно-Камчатском заказнике (Якубов, 2002) и Долине гейзеров (Рассохина, 2002). Сообщества с преобладанием ситника нитевидного и ужовника термального (*Juncus filiformis* — *Ophioglossum thermale*) описаны на Малых Тюшевских ключах (Нешатаева, 19946).

Сообщества формации щучки сизой (*Deschampsieta glaucae*) встречаются на Камчатке в поясе горных тундр по берегам ручьев, на галечниках и каменистых склонах. Довольно обычны у горячих источников, отмечены на термальных полях Долины гейзеров (Якубов, 1997, 2002; Рассохина, 2002).

Наибольший интерес представляют сообщества с преобладанием *Fimbristylis ochotensis* (*Cyperaceae*). Фимбристилис охотский — однолетник, облигатный термофит, эндем Камчатки, вид с сокращающимся ареалом. Внесен в «Красную книгу Российской Федерации» (2008). Обычно формирует монодоминантные сообщества, реже сообщества с участием других видов.

Формация *Fimbristyleta ochotensis* — фимбристилиса охотского

Асс. *Fimbristyletum ochotensis deschampsiosum glaucae* — фимбристилисово-сизощучковая.

Асс. *Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulans* — фимбристилисово-мохово-кладониевая.

Синтаксономия. Асс. *Fimbristyletum ochotensis deschampsiosum glaucae* вместе с асс. *Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulans* и асс. *Fimbristyletum ochotensis* относятся к эндемичной камчатской формации *Fimbristyleta ochotensis*. Близкая асс. *Fimbristyletum ochotensis* впервые описана в Долине гейзеров под названием «термальный фитоценоз *Fimbristylis ochotensis*» (Рассохина, Чернягина, 1982).

Фитоценотическая характеристика. В сообществах асс. *Fimbristyletum ochotensis deschampsiosum glaucae* доминирует фимбристилис охотский (покрытие 40–

80%), образующий густые дерновинки высотой до 10–15 см. Обильна *Deschampsia glauca* (покрытие 10–50%), иногда встречается *Calamagrostis purpurea* (20%), единично отмечен *Epilobium glandulosum* (2%). Моховой ярус не выражен.

В сообществах асс. *Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulans* доминирует фимбристилис охотский (покрытие 20–25%), образующий дерновинки высотой до 10 см, встречается ситник нитевидный — *Juncus filiformis* (5%), единично отмечена щучка сизая — *Deschampsia glauca* (1%). В мохово-лишайниковом ярусе (20%) обильны *Cladonia granulans* (15%), *Dicranella palustris* (10%), *Bryum schleicheri* (10%), единично встречен *Polytrichum jensenii*.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на хорошо увлажненной, прогретой почве с температурой корнеобитаемого слоя от 40 до 60 °С. Часто образуют бордюры у выходов термальных вод, иногда встречаются на сухих термальных лужайках (Чернягина, 2000). На изученном ключевом участке фимбристилис достигает наиболее высокого проективного покрытия при температуре субстрата 42–43 °С. Сообщества асс. *Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulans* встречаются на умеренно прогретой почве с температурой 30–33 °С.

Синдинамика. Время самоподдержания сообществ обусловлено длительностью существования термальных источников. По мере ослабления очага вулканической активности и исчезновения гидротермопроявлений термальные источники постепенно остынут и растительный покров на термальных полях будет сменяться окружающими фитоценозами — субальпийскими разнотравными лугами и сообществами ольхового стланика.

Географическое распространение. Ареал ассоциаций определяется ареалом основного ценозообразователя; фимбристилис охотский встречается на термальных ключах Южной, Юго-Западной, Юго-Восточной, Восточной и Западной Камчатки. Известно 19 местонахождений этого вида (Елизовский, Усть-Большерецкий, Усть-Камчатский, Тигильский р-ны). На сольфатаргах и термальных полях Японии встречается близкий вид *Fimbristylis dichotoma* var. *annua*, формирующий монодоминантные сообщества (Ohba, 1975). На юге Дальнего Востока России встречаются 5 видов этого южноазиатского и австралийского субтропического рода, насчитывающего около 300 видов (Сосудистые..., 1988). Ареал кладонии зернышковой (*Cladonia granulans*) включает Камчатку, Курильские о-ва, Японию, Северную Америку (Аляску, Вайоминг); этот вид встречается преимущественно на термальных вулканических почвах (Трасс, 1978).

Основными дестабилизирующими факторами является антропогенное воздействие, проявляющееся в значительном нарушении почвенного покрова и усиленной рекреации. Термофильные сообщества находятся в зоне строительства Мутновской ГеоЭС и подвержены значительному рекреационному и техногенному воздействию.

Сообщества термальных местообитаний отражают историю формирования растительного покрова Камчатки и являются местообитанием редких и охраняе-

мых видов сосудистых растений. На необходимость строгой охраны этих сообществ указывали многие авторы (Харкевич, Качура, 1981; Рассохина, Чернягина, 1982; Редкие..., 1993; Чернягина, 2000, и др.).

Таким образом, прямое влияние термальных источников на растительный покров происходит на относительно небольших участках (размерами от 1 м<sup>2</sup> до нескольких десятков и первых сотен м<sup>2</sup>). Это воздействие имеет место постоянно и изменяет фенологию видов и сообществ. Видовой состав и структура растительного покрова термальных местообитаний зависят от температуры источников, температуры субстрата, степени увлажненности местообитаний и химического состава почв и термальных вод, а также они определяются зональными факторами, составом окружающей растительности и историей развития растительного покрова. На наиболее хорошо прогретых (термоаномальных) местообитаниях распространены термофильные сообщества с преобладанием сосудистых растений — облигатных термофитов и термофильных мхов. При понижении температуры почвы на сухих глинистых участках встречаются луговоподобные группировки, на участках хорошего увлажнения — высокотравные сообщества. Особые экологические условия термальных местообитаний способствуют отбору видов, устойчивых к высоким температурам и специфическому химическому составу термальных вод и почв. Под влиянием этих особых условий в окрестностях горячих источников, по-видимому, идут процессы видообразования. Термальные аномалии способствуют сохранению на этих территориях реликтовых видов растений, которые были распространены на полуострове в более теплые климатические периоды.

## 5.5. Растительный покров на отложениях сухих рек

Сухие реки играют важную роль в формировании ландшафта молодых вулканических районов Камчатки. Они представляют собой водно-грязевые потоки, стекающие со склонов действующих вулканов, и отличаются непостоянством гидрологического режима. Питание сухих рек осуществляется за счет таяния ледников и снежников на склонах гор, а также за счет атмосферных осадков. Максимальные разливы рек наблюдаются в начале — середине лета при сильном таянии снега в горах, после выпадения обильных дождей, а также при катастрофическом таянии льда и снега во время извержений вулканов. Водные потоки переносят, сортируют и откладывают огромное количество пирокластического материала — вулканического песка, пепла, шлака, пемзы, лапиллей и др., что приводит к образованию обширных аккумулятивных равнин у подножий действующих вулканов (Мелекесцев и др., 1970). Периодическое отложение рыхлого материала вызывает поднятие русла сухой реки, растекание водно-грязевого потока и образование обширного поля песчано-галечных отложений, называемого наземной, или континентальной, дельтой (Краевая, 1964). Деятельность сухих рек

рассматривают как одну из форм почвенной эрозии на Камчатке (Зонн и др., 1963; Гавва, 1972, 1973, и др.).

Влияние сухих речек на растительность Камчатки отмечали многие исследователи (Комаров, 1912; Биркенгоф, 1938; Кабанов, 1963, 1964; Манько, 1974а, б; Манько, Ворошилов, 1978; Нешатаева, 1987; Манько, Сидельников, 1989; Нешатаева, Гимельбрант, 2005, и др.). Установлено, что отложения наземных дельт сухих речек, нарастая, приводят к усыханию древостоя, вызванному недостатком кислорода в почве (Взнуздаев, Карпачевский, 1960), погребаяют почву, травянистую и кустарниковую растительность. По данным В.В. Стефина (1960), гибель деревьев связана также с химическими свойствами вулканических пеплов, характеризующихся очень кислой реакцией ( $\text{pH}_{\text{водн}}$  составляет 3,2–4,5) и высокой адсорбцией газов. Кроме того, перемытые и перевеянные отложения сухих речек образуют подвижный эоловый мезорельеф в виде валов и дюн до 10 м высотой, которые передвигаются со скоростью 18–37 см в год, засыпая соседние участки леса (Гавва, 1973). Так образуются «мертвые зоны», где полностью уничтожена растительность и лишь кое-где торчат сухие окоренные стволы деревьев.

Различные авторы неоднократно пытались проследить этапы зарастания отложений сухих речек. Так, А.А. Былинкина (1954) отметила четыре стадии зарастания наносов сухих речек Ключевской группы вулканов; заключительной стадией, по ее мнению, является «густой березняк с богатым подлеском» (Былинкина, 1954, с. 24). Н.Е. Кабанов (1964) выделил три этапа зарастания песков сухих речек Пахчи и Кравчи, отметив, что в результате формируются лишайниковые листовенничники. Ю.И. Манько и В.П. Ворошилов (1978), изучавшие динамику еловых лесов у подножия вулкана Шивелуч, указывают, что формирование еловых древостоев на вулканогенно-пролювиальных отложениях сухой речки Каменской продолжается около 200–250 лет. Поскольку единого мнения о ходе зарастания отложений сухих речек не существует, очевидно, что закономерности смен растительности здесь зависят от многих факторов и обусловлены как особенностями деятельности самих речек, так и составом окружающей растительности (Нешатаева, 1987).

Нами (Нешатаева, 1987; Нешатаева, Гимельбрант, 2005) изучена растительность на отложениях сухих речек Пахчи и Студеной в урочищах Пахчинские пески и Куль (в 20 км к югу от пос. Козыревск). На территории урочищ встречаются различные стадии зарастания песчано-галечных отложений сухих речек — от подвижных эоловых песков до сформировавшихся сомкнутых листовенничников. На основании материалов маршрутных исследований и литературных данных ход сингенетических сукцессий можно представить следующим образом.

I стадия — поселение пионерных видов растений, в основном корневищных злаков и ползучих трав: *Leymus ajanensis*, *Dianthus repens*, *Silene repens*, *Artemisia borealis*, *Astragalus schelichowii*, *Hierochloë alpina*. Травянистый покров разрежен, почва не сформирована. Заметную роль в растительном покрове играют эпигейные лишайники, активно заселяющие рыхлые пески и образующие латки до 10–

15 см в диаметре. Местами эти латки сливаются, формируя сплошную «лишайниковую кору» на поверхности субстрата. На этой стадии зарастания отложений распространены лишайники: *Cladonia rangiferina*, *C. mitis*, *C. submitis*, *C. portentosa*, *C. pseudoevansii*, *C. amaurocraea*, *C. balfourii*, *C. cornuta*, *C. verticillata*, *Peltigera spuria*, *Stereocaulon alpinum* и др. Мхи играют гораздо меньшую роль в растительном покрове и представлены отдельными дернинками *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *Racomitrium canescens* и др.

II стадия — поселение древесных пород: лиственницы (*Larix cajanderi*), тополя (*Populus suaveolens*) и кедрового стланика (*Pinus pumila*) и формирование тополево-лиственничных редин. На этой стадии формируются комплексы из фитоценозов кедрового стланика, фрагментов лиственничных сообществ, синузид мхов и лишайников и агрегаций корневищных растений на открытых пространствах. Кедровый стланник активно заселяет отложения сухих речек, будучи светолюбивым и нетребовательным к почвенному богатству и увлажнению видом. На его рост и развитие благоприятно влияют хорошая освещенность и отсутствие конкуренции. Кедровый стланник встречается крупными кустами (до 10 м в диаметре), имеющими чашеобразную форму роста и достигающими высоты 3–3,5 м. Наблюдается хорошее семеношение и многочисленное семенное возобновление стланика (Нешатаева, 1987). Сомкнутость кедрового стланика на этой стадии достигает 0,2–0,3 (табл. 65). Под его пологом накапливается подстилка, под кронами стланика создаются условия (затенение и влажный микроклимат), благоприятные для поселения теневыносливых лесных мезофитов: *Linnaea borealis*, *Pyrola incarnata*, *Orthilia secunda*, *Vaccinium vitis-idaea* и зеленых мхов-мезофитов: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *D. bergeri*, *Sanionia uncinata* и др. Древостой очень разреженный, представлен лиственницей, тополем, реже березой плосколистной (*Betula platyphylla*). Высота лиственницы не превышает 8–10 м, средний диаметр ствола 20 см, возраст около 100 лет. Крона лиственницы опущена почти до основания ствола, под ней скапливается опад и поселяются кустарнички: *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, часто встречается можжевельник (*Juniperus sibirica*), образующий густые куртинки. Тополь нередко представлен суховершинными экземплярами, образующими несколько ярусов боковых корней. Его поверхностная и чрезвычайно разветвленная корневая система позволяет ему активно заселять рыхлый субстрат. Средняя высота тополя здесь 5–6 м, диаметр ствола 12–16 см, средний возраст 60 лет. На этой стадии зарастания отложений сухих рек лишайники также играют заметную роль в растительном покрове, их проективное покрытие 25–50%. Возобновление древесных пород единичное, часто угнетенное, что объясняется сухостью субстрата и продолжающейся ветровой эрозией.

III стадия — тополево-лиственничное редколесье с примесью березы плосколистной, черемухи (*Padus avium*), рябины (*Sorbus aucuparia* ssp. *sibirica*), ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*), осины (*Populus tremula*). Сомкнутость древостоя достигает 0,2. Высота лиственницы здесь 12–15 м, диаметр ствола 24–28 см, средний

Таблица 65

Геоботаническая характеристика сообществ зарастающих отложений  
сухих речек

Ярусы, виды	Динамические стадии											
	II				III					IV		
	Номера описаний											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Древостой, сомкнутость</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>&lt;0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,1</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>0,3</b>
Число стволов:												
<i>Larix cajanderi</i>	6	4	1	1	25	20	30	90	80	100	168	200
<i>Populus suaveolens</i>	4	4	5	6	40	25	20	10	10	+		
<i>Betula platyphylla</i>					20				10		20	40
<i>Padus asiatica</i>					+	+	1		+			
<i>Sorbus aucuparia</i> ssp. <i>sibirica</i>						1			+			
<i>Alnus hirsuta</i>							1	+	+			
<b>Возобновление, число экз.</b>												
<i>Larix cajanderi</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	+	130	100
<i>Populus suaveolens</i>	+	+		+			+	+				
<i>Sorbus aucuparia</i> ssp. <i>sibirica</i>					+							
<i>Padus avium</i>							+					
<i>Populus tremula</i>												+
<b>Кустарниковый ярус, сомкнутость</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,6</b>	<b>0,7</b>	<b>0,3</b>	<b>0,1</b>	<b>0,7</b>	<b>0,1</b>	<b>0,7</b>	<b>0,8</b>
<i>Pinus pumila</i> , покрытие, %	25	20	15	20	60	70	30	10	20	10	60	40
<i>Juniperus sibirica</i>	1	1		10	20	10	20	5	60	5	10	60
<i>Lonicera caerulea</i>					+	+	+				1	3
<i>Rosa acicularis</i>					+		+		+		+	
<i>Alnus kamschatica</i>							1				1	
<b>Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %</b>	<b>5</b>	<b>&lt;5</b>	<b>20</b>	<b>&lt;5</b>	<b>40</b>	<b>30</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>30</b>	<b>40</b>
<i>Astragalus schelichowii</i>	5	2	20	+	+		+		1			
<i>Artemisia borealis</i>	+	+	1	+	+	+	+	1	1	1		
<i>Silene repens</i>	+		+	+	+			1				
<i>Leymus interior</i>					+	5	+	1	1			
<i>Atragene ochotensis</i>					+	5	+	1	1	+	2	3
<i>Pyrola incarnata</i>	+	+			40	25	5	+	1	1	3	3
<i>Orthilia secunda</i>		+			+		+		1		3	2
<i>Hieracium umbellatum</i>						+	+		1		+	+
<i>Chamerion angustifolium</i>							+	+			+	
<i>Solidago spiraeifolia</i>							+					+
<i>Polemonium pulcherrimum</i>							+		+			
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>							+	+			20	20
<i>Linnaea borealis</i>							+				5	10
<i>Empetrum nigrum</i>							+					3

Окончание таблицы 65

Ярусы, виды	Динамические стадии											
	II				III						IV	
	Номера описаний											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Carex vanheurckii</i>											+	+
<i>Trisetum molle</i>											+	+
<i>Antennaria dioica</i>											+	+
<b>Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %</b>	<b>70</b>	<b>30</b>	<b>45</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>&lt;5</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>60</b>	<b>60</b>
<i>Ceratodon purpureus</i>	2	5	10	+	1	<1	+				10	
<i>Polytrichum piliferum</i>	5	5	10	+	1	+						
<i>Racomitrium canescens</i>	1	2									+	
<i>Polytrichum juniperinum</i>					<2						1	10
<i>Sanionia uncinata</i>					<1	<1					1	1
<i>Pleurozium schreberi</i>					<1						5	10
<i>Dicranum majus</i>											5	+
<i>Pohlia nutans</i>				+			+					10
<i>Cladina rangiferina</i>				1	+	+	5				15	5
<i>C. arbuscula</i>				1			5	5		10		5
<i>Stereocaulon alpinum</i>	3	1	<1	5		+						
<i>S. paschale</i>								+		10	10	10
<i>Peltigera spuria</i>	+	+	1									
<i>P. rufescens</i>					+	+						
<i>P. polydactyloides</i>											+	3
<i>P. leucophlebia</i>											+	1
<i>Cladonia cornuta</i>		5	+	+	+		1		+	+	+	+
<i>C. amaurocraea</i>	5			+			1		+	+	+	+
<i>C. verticillata</i>	5	5	5									
<i>C. balfourii</i>	5	5										
<b>Количество видов на пробной площади</b>	<b>22</b>	<b>20</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>25</b>	<b>21</b>	<b>29</b>	<b>13</b>	<b>19</b>	<b>11</b>	<b>37</b>	<b>31</b>

Примечание. На пробных площадях отмечены также: *Spiraea media*, *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis* — 11, *Calamagrostis langsdorffii* — 3, *Hierochloë alpina* — 4, *Malanthemum dilatatum* — 11, *Goodyera repens* — 11, *Festuca altaica* — 12, *Dicranum fuscescens* — 5, *D. bergeri* — 11, *Cladina mitis* — 1(1), *C. portenfosa* — 1(1), *C. pseudoevansi* — 2(1), *C. submitis* — 3(5), *C. stellaris* — 11(10), *C. grisea* — 11(15), *Peltigera canina* — 6, *Cetraria nivalis* — 7, *Cladonia macrocraea* — 11, *C. chorophaea* — 1(5), *C. lepidota* — 1(5), *C. crispata* — 1(5), *C. cenotea* — 2(5), *C. digitata* — 2(1), *C. pyxidata* — 2(1), *C. pityrea* — 6, *C. kanewskii* — 6.

возраст 120–160 лет. Лиственница образует 1-й полог, во 2-м пологе обычна береза плосколистная высотой 8–10 м, диаметром 20–24 см. Тополь достигает высоты 6 м и 28–32 см в диаметре. На этой стадии происходит увеличение флористического разнообразия сосудистых растений, в составе сообществ появляются:



жимолость (*Lonicera caerulea*), шиповник (*Rosa acicularis*), иногда ольховый стланик (*Alnus kamtschatica*). В травяно-кустарничковом ярусе наряду с теневыносливыми видами встречаются также лугово-лесные мезофиты: *Solidago spiraeifolia*, *Chamerion angustifolium*, *Hieracium umbellatum* и др. Покрытие мхов и лишайников заметно снижается (до 5–10%), мхи приурочены к подкроновым участкам, лишайники встречаются на осветленных прогалинах. Сообщества лиственничных редколесий на песках сухих речек описаны Н.Е. Кабановым (1963) под названием «тип леса *Kurilense-Laricetum arenosum*».

IV стадия — кустарничково-лишайниковый лиственничник. На этой стадии формируются сомкнутые лиственничные древостои, которые А.Л. Биркенгоф (1938) относил к типу леса *Laricetum cladoniosum*, а Н.Е. Кабанов (1963) — к типу леса *Kurilense-Laricetum cladoniosum planum*. Сомкнутость древостоя составляет 0,4. В древесном ярусе преобладает лиственница, достигающая 16–18 см в высоту и 20–24 см в диаметре. Возраст лиственницы 200–220 лет. В примеси встречается береза плосколистная высотой 8–10 м и диаметром 16–18 см. Тополь на этой стадии отсутствует, так как он постепенно выпадает из состава лиственничных древостоев. Подлесок образован кедровым стлаником (сомкнутость 0,4–0,5). Во 2-м подъярусе подлеска обильны можжевельник (покрытие до 50%), встречаются жимолость, шиповник, ольховый стланик, спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*), ива параллельножилковая (*Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*). Травяно-кустарничковый ярус развит хорошо, его покрытие 30–40%, преобладает *Vaccinium vitis-idaea* (20%), обильны *Linnaea borealis*, *Pyrola incarnata*, *Orthilia secunda*. В лишайниковом ярусе (покрытие до 50–60%) обильны кустистые лишайники (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. grisea*, *Stereocaulon paschale*). Моховые синузии приурочены к подкроновым участкам лиственницы и кедрового стланика и образованы лесными мезофитами: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. bergeri*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum juniperinum*. Почва грубогумусная, выражена подстилка мощностью около 6 см, ниже залегает серая пепловая прослойка мощностью 2 см, переходящая в коричневый горизонт, который на глубине 11 см подстилается песчано-галечными отложениями сухой речки.

Таким образом, развитие лесной растительности на песчано-галечных отложениях сухих речек Центральной Камчатки проходит ряд последовательных стадий: от поселения единичных особей корневищных трав до сомкнутого кустарничково-лишайникового лиственничника. По мнению Д.Ф. Ефремова (1973а, б), лиственничники лишайниковые не являются заключительной стадией сукцессии и в дальнейшем сменяются лиственничниками багульниковыми или лиственничниками можжевельново-разнотравными. Он указывает, что весь цикл развития кустарничково-разнотравных лиственничников на песках сухих речек занимает около 400–500 лет.

## Глава 6. ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

Полуостров Камчатка отличается весьма обособленным географическим положением и чрезвычайно своеобразными природными условиями. Это обусловлено как сложной геологической историей, своеобразными климатическими особенностями, крайне расчлененным горным рельефом, так и постоянным воздействием современного вулканизма. Как следствие, Камчатка характеризуется своеобразным растительным покровом, что дает основание большинству исследователей рассматривать ее как особую единицу районирования высокого ранга. В большинстве существующих схем природного районирования полуостров Камчатка выделяется как провинция в системе физико-географического или ландшафтного районирования (Естественноисторическое..., 1947; Любимова, 1961; Сочава, 1962а, б; Куницын, 1963а, б; Кожемяко, 1963; Потапова, 1963; Исаченко, 1985) либо как область в системе геоботанического районирования (Васильев, 1947; Колесников, 1961а, 1963; Хоментовский и др., 1989; Нешатаева, Нешатаев, 2000).

### 6.1. Анализ существующих схем геоботанического районирования

Для полуострова Камчатки и Камчатской области существует несколько схем ботанико-географического и геоботанического районирования. Они представляют не только самостоятельный интерес, но также были использованы нами как аналитический материал при разработке нового детального геоботанического районирования.

По «Геоботаническому районированию СССР» (1947) территория полуострова Камчатка отнесена к особой *Камчатской травяно-лиственнолесной области*. Геоботаническое районирование Камчатки разработано Я.Я. Васильевым (1947), им выделено на полуострове пять округов: 1 — *Западно-Камчатский прибрежный*, 2 — *Средне-Камчатский горный*, 3 — *Внутри-Камчатский* и 4 — *Восточно-Камчатский горный*, 5 — *Командорские о-ва*. Еще два округа в пределах области выделил Е.М. Лавренко: 6 — *Северо-Курильский* и 7 — *Средне-Курильский* (Геоботаническое..., 1947). Несколько позже Е.М. Лавренко (1950) отнес полуостров Камчатка с прилегающими островами в особую *Северотихоокеанскую луговую область*.

Позднее ботанико-географическое и геоботаническое районирование территории Камчатской области было разработано Б.П. Колесниковым (1961а, 1963). Полуостров Камчатка с близлежащими островами и прилегающей материковой частью он отнес к двум геоботаническим областям. В *Берингийскую лесотундровую область* он включил Корьякское нагорье, Парапольский дол, Пенжинский и Пенжино-Анадырский округа, а также три горных округа, расположенных на полуострове (*Восточного Камчатского хребта, Срединного Камчатского хребта, предгорий Срединного хр. и о. Карагинский*). Собственно полуостров Камчатка (без трех горных округов) он относил к *Северотихоокеанской лугово-лиственно-лесной области*, в пределах которой он выделил 5 округов (*Западно-Камчатский, Центрально-Камчатский, Петропавловский, Лопаткинско-Северокурильский и Командорский*). Границу между геоботаническими областями Б.П. Колесников проводит по Кроноцкому полуострову, среднему течению р. Озерная, захватывает верхнюю высотную полосу Срединного и Восточного хребтов, верховья р.Тигиль и выходит на западное побережье Камчатки по водоразделу между бассейнами рек Хахтана и Палана. Такое подразделение, по-видимому, связано с преобладающим распространением зональных типов растительности: на севере Камчатки — стелющихся лесов ольхового и кедрового стлаников и тундр, на юге — каменистых березняков и стлаников. Однако существенным недостатком районирования Б.П. Колесникова, по нашему мнению, является отнесение горных систем и прилежащих межгорных долин одной и той же территории к разным геоботаническим областям, что, на наш взгляд, нецелесообразно. Кроме того, в основе выделения единиц районирования одного и того же ранга (округов) Б.П. Колесниковым (1961а, 1963) не всегда выдержан единый принцип. В основу выделения равнинных округов им положена плакорная растительность. В то же время горные округа он выделяет по неплакорной растительности — по высотным поясам тундр, редколесий и стлаников, что позволило ему отнести горные округа полуострова Камчатка к лесотундровой области. По нашему мнению, такое районирование является принципиально неверным.

Своеобразное геоботаническое районирование полуострова Камчатка предложено П.А. Хоментовским, Н.В. Казаковым и О.А. Чернягиной (Хоментовский и др., 1989). В основу их районирования положена схема горных округов Б.П. Колесникова, не учитывающая плакорной растительности. В нее внесены дополнительные изменения, подчеркивающие преобладание на полуострове лесотундровой растительности, к которой отнесены высотные пояса лиственничных редколесий и сообществ кедрового и ольхового стлаников. При этом авторы не соглашались ни с отнесением п-ова Камчатка к Северотихоокеанской (Камчатской) травяно-лиственнолесной области, ни с границами выделенных в ее составе округов. В результате они относят Камчатку к особой *Камчатской полуостровной тундрово-лесистой области* с тремя провинциями: 1) *Центрально-Камчатской равнинно-предгорной провинцией хвойно-каменноберезовых лесов*, 2) *Срединно-Западной среднегорно-равнинной камменноберезово-тундрово-лесной провинцией*,

3) *Восточной горно-прибрежной каменноберезово-тундроволесной провинцией* и 10 округами. По нашему мнению, предложенное геоботаническое районирование, выполненное по высотно-поясной растительности гор и совершенно не учитывающее плакорной растительности равнинных территорий, вряд ли можно признать целесообразным.

## 6.2. Принципы и основные единицы геоботанического районирования

Геоботаническое районирование представляет собой анализ широтной и региональной дифференциации растительного покрова на разных уровнях его организации: топологическом, региональном и планетарном (Сочава, 1979; Геоботаническое..., 1989). Геоботаническое районирование отражает объективно существующие закономерности пространственной дифференциации растительного покрова, как зональные, так и провинциальные, и выявляет признаки растительного покрова, характерные для различных единиц районирования, а также признаки, общие для единиц различных уровней. Геоботаническое районирование — это типологическая схема растительного покрова, исторически возникшего на данной территории. Главным критерием геоботанического районирования являются признаки растительного покрова, а не условий его существования. При геоботаническом районировании учитывают следующие критерии: типы растительных сообществ, состав доминантов-эдикаторов плакорных и неплакорных сообществ, набор дифференцирующих видов, характерных для экологических и географических вариантов плакорных сообществ (Лавренко, 1947; Геоботаническое..., 1989).

Принципы геоботанического районирования СССР были разработаны коллективом Отдела геоботаники Ботанического института АН СССР в 1934–1940 гг. В 1935 г. в БИН АН СССР состоялась дискуссия «Принципы и методы геоботанического районирования», в которой приняли участие крупнейшие геоботаники того времени: Е.М. Лавренко, Б.Н. Городков, А.П. Шенников, С.Я. Соколов, А.В. Прозоровский и другие (Принципы геоботанического районирования..., 1940). Эта дискуссия явилась очень плодотворной и внесла огромный теоретический вклад в развитие принципов геоботанического районирования. «Карта геоботанических районов СССР» и сопроводительный текст к ней были подготовлены к печати в 1940 г., но из-за Великой Отечественной войны публикация была осуществлена только в 1947 г.

Следуя принципам геоботанического районирования, разработанным русской (советской) геоботанической школой, при проведении районирования мы учитывали признаки самого растительного покрова, а не условий его существования. Нами использована система единиц геоботанического районирования, принятая в работах отечественных геоботаников (Принципы геоботанического райониро-

вания..., 1940; Сочава, 1945, 1948, 1952, 1958, 1961, 1966, 1979; Лавренко, 1947, 1948, 1950, 1968; Исаченко, 1962; Карамышева, Рачковская, 1969; Юрцев, Сафронова, 1973; Ильина, 1975; Лавренко, Исаченко, 1976; Исаченко, Лавренко, 1980; Малышев, 1987; Геоботаническое..., 1989; Огуреева, 1991; Волкова, 1994, 1997; Сафронова, 1996; Рачковская, Сафронова, Волкова, 2003, и др.).

Наиболее крупной единицей подразделения растительного покрова является геоботаническая область (зона), выделяемая по господству одного или нескольких типов растительности, которые соответствуют зональным климатическим условиям. При этом в каждой области (зоне) могут встречаться сопутствующие фитоценозы, относящиеся к другим типам растительности, занимающие иногда значительные площади. Например, в таежной зоне наряду с лесами широко распространена растительность болот.

**Геоботаническая область** характеризуется преобладанием на плакорных определенных типах растительности, а также ряда сопутствующих ему типов растительности, приуроченных к неплакорным местообитаниям. Для геоботанической области характерна определенная система типов высотной поясности растительности. В горных районах мы выделяем аналоги плакорных (в смысле В.Б. Сочавы, 1979). В пределах геоботанических областей различаются *подобласти*, отличающиеся по особенностям типологии и структуры растительного покрова в пределах области. В связи с его изменением с севера на юг в пределах областей (подобластей, провинций) выделяются *широтные полосы*. В соответствии с региональными изменениями структуры растительного покрова, наблюдающимися при движении с запада на восток, различаются *географические варианты*. Они характеризуются изменением роли тех или иных видов в растительном покрове, наличием или отсутствием дифференциальных видов (Сафронова и др., 1999). Геоботанические области (подобласти) подразделяются на *провинции*.

**Провинции** характеризуются набором плакорных формаций, а также определенным типом высотной поясности растительного покрова, т.е. отличаются по видовому составу основных эдификаторов плакорных сообществ. По набору подзональных полос, набору и соотношению эдафических вариантов плакорных сообществ, а также по составу дифференцирующих видов преобладающих плакорных ассоциаций иногда выделяют *подпровинции*. Подпровинция характеризуется определенным соотношением типов плакорных сообществ, их эдафических вариантов, территориальных единиц, а также наличием некоторых специфических региональных неплакорных сообществ. Таким образом, подпровинции отличаются друг от друга по составу эдификаторов коренных плакорных сообществ и другим флористическим особенностям фитоценозов (Геоботаническое..., 1989). Провинции и подпровинции подразделяются на *округа*.

**Округ** характеризуется определенным набором растительных ассоциаций, обусловленным почвенно-геоморфологическими факторами, а также определенным подтипом (или вариантом) высотной поясности растительного покрова. При выделении округов существенное значение имеет не только плакорная раститель-

ность, но также и растительность неплакорных местообитаний (пойм, болот, приморских маршей и др.). Таким образом, важнейшей характеристикой округа является определенное соотношение плакорных и неплакорных типов сообществ. При этом для плакорных типов сообществ и их вариантов учитывают те же единицы (группы ассоциаций), что и для подпровинций, для болот — типы болотных массивов (Юрковская, 1980, 1992). Границы округов никогда не выходят за рамки широтных полос. По нашему мнению, округ является основной единицей региональной размерности, поскольку именно округа отражают качественные характерные черты растительного покрова в пределах провинции (Куминова, 1957, 1971; Сочава, 1979; Геоботаническое..., 1989, и др.). Закономерности типологической структуры растительности округа в наибольшей степени определяются связями с рельефом, а потом уже широтным положением округа. Как следствие, структура растительного покрова округа и соотношение площадей различных типологических единиц растительности могут заметно отличаться от типичной структуры соответствующей широтной полосы подпровинции, к которой этот округ относится. В таком случае целесообразно выделять *экстразональные округа* (Геоботаническое..., 1989). По особенностям структуры растительного покрова, отражающим своеобразие геологических, геоморфологических и почвенных условий, на основании картометрического анализа в пределах округов выделяются низшие единицы районирования — *районы*. Однако, в связи с отсутствием до настоящего времени среднемасштабных и крупномасштабных геоботанических карт для преобладающей части полуострова Камчатка, геоботаническое районирование доведено нами лишь до уровня округов.

### 6.3. Общие закономерности растительного покрова Камчатки

**Зональная дифференциация растительного покрова.** Как уже было сказано выше (глава 2), на Камчатском полуострове имеются и равнины, и горы, где растительный покров характеризуется определенными закономерностями. Равнины занимают обширные площади на побережьях Охотского, Берингова морей и Тихого океана, а также в Центральной Камчатской депрессии. Основной географической закономерностью, которой подчиняется дифференциация растительного покрова, является зональность. Зональные закономерности растительного покрова определяются широтными изменениями климатических показателей, прежде всего количества и соотношения тепла и влаги. Наиболее четко зональные закономерности растительного покрова выражены на равнинах. На Камчатке, которая разделена высокими горными хребтами, простирающимися меридионально, зональные закономерности растительного покрова лучше всего проявляются на приморских равнинах и в широких межгорных депрессиях, также имеющих меридиональное простираение. Таким своеобразным явлением «меридионального» проявления зональности растительного покрова территория Камчатки весьма сходна с

западным побережьем Северной Америки, где широтные зоны растительности также простираются вдоль горных хребтов.

Мы присоединяемся к исследователям, которые относят Камчатку к таежной зоне, несмотря на то, что таежная зона, как правило, характеризуется преобладанием хвойных лесов. В океанических районах вдоль восточного и западного побережий Евразии формируются коренные березовые леса, образованные на тихоокеанском побережье Азии каменной березой (*Betula ermanii*), а на атлантическом побережье Европы — березой извилистой (*B. pubescens* ssp. *tortuosa*), которые замещают на обоих побережьях хвойные леса. Л. Н-мет-Аhti и Т. Аhti (1969) убедительно обосновали необходимость отнесения приокеанических березовых лесов Евразии и Северной Америки к бореальной зоне. Они считают, что приокеанические березняки, образованные *B. ermanii* и *B. pubescens* ssp. *tortuosa*, являются экологически и физиономически сходными, гомологичными формациями (Н-мет-Аhti, Аhti, 1969; Хамет-Ахти, 1976; Н-мет-Аhti, 1981, 1987). Ботанико-географический феномен существования бореальных приокеанических березняков объясняется воздействием холодного и влажного климата побережий.

На одной из последних карт «Зоны и типы поясности растительности...» под ред. Г.Н. Огуревой (1999) территория полуострова Камчатка отнесена к подзоне северной тайги таежной зоны.

Большую часть равнин полуострова мы относим к подзоне северной тайги. Западнокамчатский географический вариант ранее уже выделялся И.Н. Сафроновой и др. (1999), но мы уточнили его границы. Он отличается господством в растительном покрове каменноберезовых лесов из *B. ermanii* и широким распространением субокеанических верховых болот-плащей (с участием *Myrica tomentosa*, *Carex middendorffii*, *Empetrum nigrum*). Центральную Камчатскую депрессию, по нашему мнению, необходимо относить к подзоне средней тайги, поскольку здесь широко распространены кустарничковые и мелкотравно-зеленомошные хвойные леса в сочетании с кустарничково-сфагновыми лиственничными марями. Мы выделяем особый Центральнокамчатский географический вариант, отличающийся значительным участием в растительном покрове мелкотравно-зеленомошных ельников из *Picea ajanensis* (с *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Ortilia secunda*, *Pyrola incarnata*, *P. minor*) и кустарничково-разнотравных, багульниковых (*Ledum palustre*) и зеленомошных, часто с кедровым стлаником (*Pinus pumila*) лиственничников из *Larix cajanderi*. Восточнокамчатский географический вариант, выраженный на побережье Берингова моря, омываемом холодными течениями, мы относим к подзоне лесотундры. Он отличается господством в растительном покрове сообществ кедрового и ольхового стлаников и кустарничковых тундр.

**Вертикальная поясность растительного покрова.** Большая часть полуострова Камчатка занята горами. Наиболее крупными горными системами являются системы Срединного и Восточного хребтов, сложенные множеством более мелких горных хребтов, имеющих преимущественно меридиональное простирание.

Пространственная дифференциация растительного покрова в горных районах обусловлена целым рядом факторов. Прежде всего она определяется особенностями общей циркуляции атмосферы, то есть зависит от положения горной страны в системе широтной зональности растительного покрова. Кроме того, вертикальная дифференциация растительного покрова обусловлена геоморфологическими и ландшафтными особенностями территории (размерами горных массивов, высотой и барьерной ролью хребтов, характером расчленения поверхности и др.). Этими факторами определяется неравномерное поступление тепла и влаги на склоны различной формы (выпуклые, вогнутые), разной экспозиции и крутизны. Это выражается в том, что каждой широтной зоне присущ свой спектр высотных поясов растительности (Еленевский, 1940; Васильев и др., 1940; Толмачев, 1948; Лавренко, 1950, 1964; Станюкович, 1955, 1973; Сафронова и др., 1999, и др.).

Р.А. Еленевский (1940) привел характеристику «горно-поясной системы» океанического типа, в которой выделил следующие высотные пояса растительности: альпийский, субальпийский, лесной. Я.Я. Васильев, Б.Н. Городков, А.П. Ильинский и др. (Васильев и др., 1940) установили особый *Камчатский* (гольцово-березово-лесной) тип поясности растительности. А.И. Толмачев (1948) подчеркивал, что *альпийский* (высокогорно-луговой) тип поясности встречается в горных районах с выраженным океаническим климатом; *гольцовый* (горно-тундровый) тип поясности характерен для большинства горных районов Сибири и Дальнего Востока. К.В. Станюкович (1955, 1973) выделил *группу приморских типов поясности растительности*, которая соответствует горно-поясной системе океанического типа Р.А. Еленевского (1940). Среди приморских типов поясности им выделено три типа поясности: 1) *Островной северо-тихоокеанский*, 2) *Береговой (прибрежный) северо-тихоокеанский*, 3) *Береговой (прибрежный) атлантический*.

В горах полуострова Камчатка К.В. Станюкович (1973) различает несколько типов поясности. *Типы поясности Восточной и Западной Камчатки* он включает в *Береговую тихоокеанскую группу типов поясности*, для которой, по его мнению, характерны следующие высотные пояса: I. *Нижний узкий пояс лиственничных лесов с примесью темнохвойных*, II. *Широкий пояс каменноберезняков*, III. *Широкий пояс кедрового стланика*, IV. *Пояс тундр и лугов*, для которого «характерны широкие луговые пространства» (Станюкович, 1973, с. 90). *Тип поясности Центральной Камчатки* он включает во *Влажно-Континентальную группу типов поясности востока Евразии*, для которой характерны четыре высотных пояса растительности: I. *Узкий пояс лиственничных лесов*, II. *Пояс каменноберезняков*, III. *Пояс кедрового стланика* и IV. *Пояс тундр с пятнами лугов*. *Тип поясности Южной Камчатки* он относит к *Островной тихоокеанской группе типов поясности*, для которой характерно наличие трех высотных поясов: I. *Пояс каменноберезняков*, II. *Пояс стлаников и кустарников*, III. *Пояс тундр и лугов*. По нашему мнению, К.В. Станюкович недостаточно четко отграничивает Береговые Камчатские типы поясности от Влажно-Континентальных, из его описания остается неясным, по каким критериям он их относит в ту или иную группу. В соот-



ветствии с имеющимися у нас данными, не следует выделять в *Островной тихоокеанской группе типов поясности*, к которой он относит южную оконечность Камчатки, северные Курилы и Командоры, *пояс каменистоберезняков*, которые здесь отсутствуют. Неточностью является также указание на то, что «для пояса стлаников и кустарников характерны пятна высокотравий» (Станюкович, 1973, с. 97). В действительности для указанных районов высокотравные сообщества не характерны, поскольку здесь наблюдается явление нанизма (карликовости) у большинства видов кустарников и разнотравья, включая виды камчатского крупнотравья. Мы неоднократно наблюдали на мысе Лопатка цветущие экземпляры шеломайника (*Filipendula camtschatica*) и крестовника коноплелистного (*Senecio cannabifolius*), высота которых не превышала 25 см, в то время как в других районах Камчатки эти виды обычно достигают высоты 180–200 см и более.

Иной подход к выделению и наименованию высотных поясов растительности разработан Л. Хамет-Аhti (H-met-Ahti, 1963, 1965, 1978, 1979, 1981, 1987; Ahti et al., 1968; H-met-Ahti, Ahti, 1969; H-met-Ahti et al., 1974; Хамет-Аhti, 1976). Для бореальной зоны Северо-Восточной Азии она установила пять высотных поясов: *орогемибореальный* пояс, *нижний*, *средний* и *верхний оробореальные* пояса и *орогемиярктический* пояс (Хамет-Аhti, 1976; H-met-Ahti, 1981). Для Камчатки Л. Хамет-Аhti (1976) выделяет три оробореальных пояса: 1) *средний оробореальный*, образованный на приморских склонах каменной березой и сообществами ольхового (на западном побережье с участием кедрового) стланика, в континентальных долинах — елью аянской и лиственницей; 2) *верхний оробореальный*, образованный во всех районах сообществами ольхового и кедрового стлаников; 3) *орогемиярктический*, образованный сообществами кедрового стланика (с примесью ольхового). Систему высотных поясов Л. Хамет-Аhti подвергли критике многие отечественные авторы (Малышев, 1977; Горчаковский, Куваев, 1985, и др.). По нашему мнению, следует согласиться с ними в том, что принятые Л. Хамет-Аhti наименования поясов (нижний, средний, верхний) — безликие, основанные на признаках рельефа, а не растительного покрова, что не может удовлетворить ботанико-географа. Кроме того, не совсем удачны ее попытки разработать единую терминологию для высотных поясов растительности северного и южного полушарий. По нашему мнению, типология высотной поясности растительности горных районов должна соответствовать общим ботанико-географическим закономерностям, подразделению материков на крупные ботанико-географические (или геоботанические) единицы районирования, на что указывают Е.М. Лавренко (1964), а также П.Л. Горчаковский и В.Б. Куваев (1985).

Наиболее подробно типы поясности растительности России охарактеризованы на карте «Зоны и типы поясности...» под ред. Г.Н. Огуревой (1999) и в пояснительном тексте к ней. Для Камчатки выделен один тип поясности — *Нивально-альпийско-тундрово-стланиково-редколесно-таежный*, с поясом приморских верещатников (*Камчатский*), представленный одним географическим вариантом (*Западнокамчатским*) и двумя подтипами: 1) *Горно-тундрово-стланиковым* (Юж-

ная Камчатка, северные Курилы) и 2) *Горно-таежным* (Центрально-Камчатская депрессия). Камчатский тип поясности отнесен к особой группе *Северотихоокеанских островных высотно-поясных систем*, которая входит в *Берингийский подкласс* типов поясности *Бореального класса* типов поясности.

Однако в ряде случаев мы не согласны с авторами этой интересной и содержательной работы. Например, Центрально-Камчатская депрессия на карте показана как горный округ, в то время как ее необходимо рассматривать как равнинную территорию и следует относить к *Центральнокамчатскому географическому варианту Подзоны средней тайги Таежной зоны*. Для горно-таежного пояса Центрально-Камчатской депрессии ошибочно указана пихта грациозная (*Abies gracilis*), в действительности единственное реликтовое местообитание пихты на Камчатке (площадью около 15 га) находится на восточном побережье, в устье р. Новый Семячик. Кроме того, на карте и в пояснительном тексте (Огуреева, 1999, с. 46) группа *Северотихоокеанских островных высотно-поясных систем* ошибочно включена в *Неморальный класс* типов поясности, отличающийся участием в высотно-поясных спектрах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Мы выделяем на Камчатке один тип поясности, представленный тремя подтипами (рис. 24). Мы относим Камчатские типы поясности к *Бореальному классу* типов поясности, *Берингийскому подклассу* типов поясности и группе *Северотихоокеанских островных высотно-поясных систем* (типов поясности), выделенных Г.Н. Огуреевой и др. (1999).

Тип поясности ***Горнотундрово-стланиково-каменноберезово-горнотаежный (Камчатский)***. Характерны четыре высотных пояса растительности, неодинаково выраженные в различных районах полуострова: горно-тундровый (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*, *Phyllodoce caerulea*, *P. aleutica*, *Cassiope lycopodioides*, *Bryanthus gmelinii*, *Harimanella stelleriana*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Rhododendron aureum*, *R. camtschaticum*), стланиковый (*Pinus pumila*, *Alnus kamtschatica*), каменноберезовый (*Betula ermanii*) и горно-таежный (*Picea ajanensis* и *Larix cajanderi*).

**I. Подтип поясности *Океанический горнотундрово-стланиковый (Южнокамчатско-северокурильский)***. Характерны два высотных пояса: горно-тундровый (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron camtschaticum*, *Phyllodoce aleutica*, *Arctica nana*, *Bryanthus gmelinii*, *Harimanella stelleriana*, *Cassiope lycopodioides*) и стланиковый (*Alnus kamtschatica*, *Pinus pumila*).

**II. Подтип поясности *Горнотундрово-стланиково-каменноберезовый (Западно- и Восточнокамчатский)***. Характерны три высотных пояса: горно-тундровый (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Arctous alpina*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Rhododendron aureum*), стланиковый (*Pinus pumila*, *Alnus kamtschatica*) и каменноберезовых лесов (*Betula ermanii*).

**III. Подтип поясности *Горнотаежный (Центральнокамчатский)*** — выражены все четыре высотных пояса: горно-тундровый, стланиковый, каменнобере-

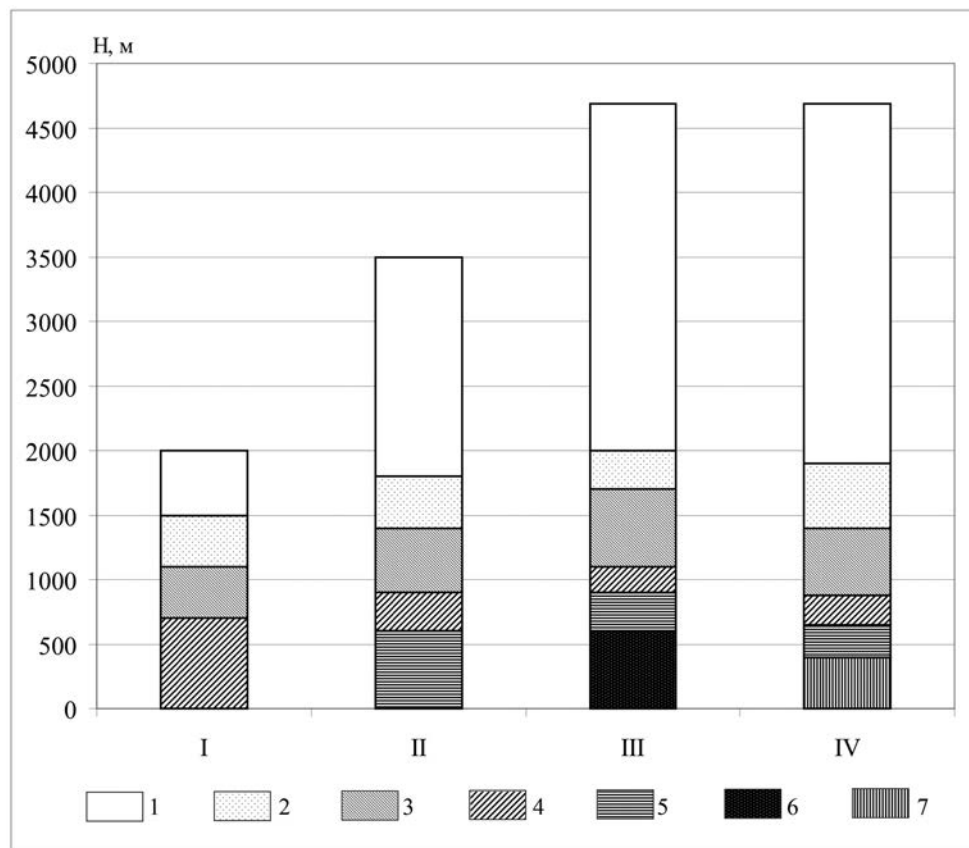


Рис. 24. Подтипы пояности растительности Камчатки.

*I* — Южнокамчатско-Северокурильский, *II* — Западно- и Восточнокамчатский, *III* — Центральнокамчатский, *IV* — Центральнокамчатский вулканогенный вариант. 1 — ледники и снежники, 2 — разреженные группировки осыпей и скал, 3 — горно-тундровый пояс, 4 — стланиковый пояс, 5 — каменноберезовый пояс, 6 — хвойнолесной пояс, 7 — белоберезьяки на месте хвойных лесов.

зовый и горно-таежный. Характерной особенностью является хорошо развитый горно-таежный пояс еловых (*Picea ajanensis*) и лиственничных (*Larix cajanderi*) лесов.

*IV. Подтип пояности Центральнокамчатский вулканогенный* (вулканогенный вариант *Горнотаежного подтипа пояности*) — производный подтип пояности, связанный с вулканогенными нарушениями в районах активного вулканизма, выражающимися в уничтожении горно-таежного пояса хвойных лесов (на восточном макросклоне Ключевской группы вулканов). Здесь вместо типичного горно-таежного пояса выражен пояс белоберезовых лесов и редколесий, образо-

ванные длительнопроизводными белоберезняками (*Betula platyphylla*), возникшими на месте уничтоженных еловых и лиственничных лесов.

#### 6.4. Новое геоботаническое районирование полуострова Камчатка

По своему широтному положению полуостров Камчатка находится в таежной области. Самая северная его часть — Камчатский перешеек — относится к широтной полосе (подзоне) лесотундры. При этом тундровая растительность по обоим побережьям встречается значительно южнее, до самой оконечности Камчатки — п-ова Лопатка, где широко распространены приморские кустарничковые тундры. Поэтому при разработке геоботанического районирования полуострова мы обращали особое внимание на закономерности провинциальной дифференциации растительного покрова. В связи с горным рельефом большей части территории Камчатки при выделении единиц районирования мы учитывали также типы высотной поясности растительности. Набор, сочетание и высотная приуроченность различных высотных поясов отражают провинциальные изменения растительного покрова полуострова. На Камчатке, в связи с ее меридионально протяженным географическим положением, особенностями климата, сильной расчлененностью рельефа и современным вулканизмом, наблюдается значительное меридиональное смещение широтных зон.

В основу предлагаемого районирования положены материалы наших полевых исследований растительности Камчатки (1974–2005 гг.), а также литературные и фондовые материалы. Нами использованы те немногочисленные карты растительности, которые были составлены для отдельных районов полуострова: «Геоботаническая карта Кроноцкого заповедника» под ред. Ю.Н. Нешатаева, М 1 : 100 000 (1979); Карта «Леса СССР» под ред. А.С. Исаева, М 1 : 2 500 000 (1990); «Карта растительности Южно-Камчатского природного парка», составленная В.Ю. Нешатаевым и В.Ю. Нешатаевой, М 1 : 300 000 (1992); «Геоботаническая карта центральной части Южно-Камчатского заказника», М 1 : 100 000, составленная В.Ю. Нешатаевым и В.Ю. Нешатаевой (1993); «Карта растительности трассы магистрального газопровода Кшук-Петропавловск-Камчатский», М 1 : 500 000, составленная Л.И. Рассохиной и Т.И. Кузьякиной (2000 г.), а также планы лесонасаждений Петропавловского, Елизовского, Быстринского, Усть-Большерецкого, Усть-Камчатского, Атласовского и Мильковского лесхозов М 1 : 100 000 и топографические карты М 1 : 100 000 и 1 : 200 000.

На схеме предлагаемого нами геоботанического районирования Камчатки (рис. 25) территория полуострова отнесена к **Камчатской лиственнолесной подобласти Евразийской таежной (хвойнолесной) области**. Ранее Камчатку рассматривали в качестве особой *Камчатской травяно-лиственнолесной области* (Васильев, 1947) или *Камчатской лугово-лиственнолесной области* (Колесников, 1961а), подчеркивая господствовавшее в те годы мнение о широком распростра-

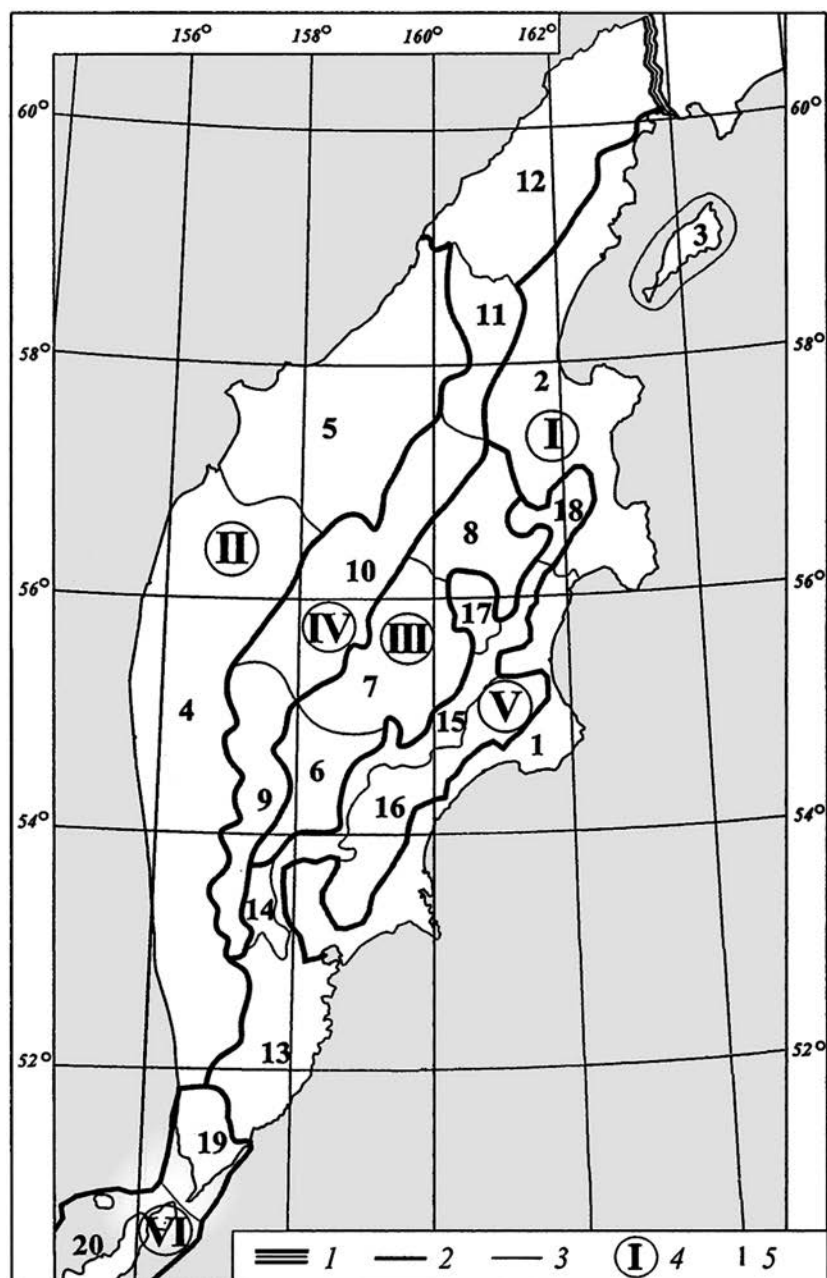


Рис. 25. Схема геоботанического районирования полуострова Камчатка.  
 1 — граница Камчатской лиственнолесной подобласти, 2 — границы провинций, 3 — границы округов, 4 — номера провинций, 5 — номера округов.

нении на плакорах полуострова коренных лугов (Лавренко, 1950; Сочава, 1953; Лукичева, 1956, и др.).

Однако, по данным наших исследований, луговые сообщества на Камчатке встречаются в лесном поясе довольно небольшими по площади участками. Разнотравные луга лесного пояса, как правило, образуются на месте лесов вследствие естественных или антропогенных нарушений. В устьях крупных рек и в окрестностях населенных пунктов распространены производные разнотравные луга на месте вырубленных или сгоревших лесных или стланиковых сообществ. Существование этих лугов поддерживается выпасом и сенокосением. При отсутствии нарушений эти луга постепенно сменяются коренными сообществами. Их производный характер подтверждается наличием в составе луговых сообществ видов, характерных для каменноберезовых лесов и ольховых стлаников, а также остатками древесных корней в почве (Нешатаева, 1989). Таким образом, результаты наших исследований позволяют пересмотреть существующие представления о широком распространении на Камчатке коренной травяной растительности.

Геоботаническое районирование горных территорий представляет собой более сложную задачу, чем районирование равнин. В горных районах существует более тесная, чем на равнинах, связь между дифференциацией растительного покрова и геоморфологическими особенностями горных систем. На фоне общих зональных закономерностей структуры растительного покрова здесь особое значение имеет высотная поясность растительности. Характерные особенности горной растительности отражены при выделении единиц районирования высокого уровня (провинций), как это принято в Лаборатории географии и картографии растительного покрова БИН РАН (Волкова, 1994, 1997; Сафронова, 1996; Рачковская и др., 2003, и др.). Горная провинция характеризуется общностью зонального и секторного положения горных систем, единой группой типов поясности растительности и общностью истории формирования флоры и растительности (Рачковская и др., 2003).

В пределах *Камчатской лиственнолесной подобласти* мы различаем 6 провинций и 20 округов (рис. 24). К равнинным провинциям мы относим *Западнокамчатскую*, *Центральнокамчатскую* и *Восточнокамчатскую*. К горным провинциям — *Срединнокамчатскую*, *Восточную вулканическую* и *Южнокамчатско-Северокурильскую*. При выделении провинций и округов мы принимали во внимание признаки коренной растительности. При анализе пространственной структуры растительного покрова мы также учитывали степень его трансформации. Для каждой из единиц районирования приведена характеристика типологического состава растительных сообществ, отмечена степень антропогенной или вулкано-генной нарушенности растительного покрова.

### **Камчатская лиственнолесная подобласть**

Территория подобласти включает полуостров Камчатка и прилегающие к нему острова Тихого океана и Берингова моря. Растительный покров подобласти в це-

лом характеризуется преобладанием на плакорных местообитаниях (на равнинах и в нижнем поясе гор) каменноберезовых лесов из *Betula ermanii*. Северная граница подобласти проходит по линии бухта Рекинники — залив Уала (т.е. по южной границе Паропольского дола, территорию которого мы, вслед за А.И. Лесковым (1947), относим к *Берингийской лесотундровой области*). Южная граница подобласти проходит по проливу Крузенштерна, отделяющему северные Курильские острова от средних. Западная граница подобласти проходит по охотскому берегу Камчатки. Восточная граница подобласти с востока огибает острова Верхотурова и Карагинский и далее идет по тихоокеанскому берегу полуострова Камчатка.

Необходимо отметить, что в предлагаемой системе районирования мы не рассматриваем Командорские острова, являющиеся самой западной группой островов Алеутского архипелага. Положение этих островов в схемах ботанико-географического и геоботанического районирования остается дискуссионным. Различные авторы, использовавшие только литературные источники, приводят весьма противоречивые сведения об их растительности. Так, А.Н. Лукичева (1956) характеризует растительность Командор как луговую, с незначительным участием тундр. В.Н. Васильев (1957, с. 10) указывает на наличие «небольших зарослей кедрового стланика» и «маленьких рощиц каменной березы». Б.П. Колесников (1961а) относит Командорские о-ва к *Северопри тихоокеанской (Камчатской) лугово-лиственнолесной области*, подчеркивая лесной характер области в целом. К.В. Станюкович (1973, с. 97–98) выделяет на Командорах три высотных пояса растительности: 1) разорванная полоса (или пятна) каменноберезняков; 2) гемикриофитный кустарниково-луговой пояс с тундрами и высокотравьем; 3) эукриофитный лугово-тундровый пояс. Л. Хамет-Ахти (H-met-Ahti et al., 1974; Хамет-Ахти, 1976) относит Командоры к средней подзоне бореальной зоны, которую характеризует как хвойнолесную. Работы по флоре и растительности Командорских островов, основанные на материалах полевых исследований, появились лишь в последние годы (Пономарева, Яницкая, 1991; Мочалова, Якубов, 2004; Крестов, 2004). Таким образом, до настоящего времени имеется мало достоверных геоботанических и картографических данных, которых явно недостаточно для обоснованного решения вопроса об отнесении Командорских островов к одной из крупных единиц геоботанического районирования: либо к *Камчатской лиственнолесной подобласти*, либо к *Северотихоокеанской луговой области*, выделенной Е.М. Лавренко (1950), либо же их следует рассматривать в пределах Аляскинско-Алеутского региона Северной Америки. Для решения этого вопроса необходимо проведение дополнительных исследований.

## Равнинные провинции

### *1. Восточнокамчатская тундрово-стланиково-каменноберезовая приморская провинция*

Территория провинции охватывает восточное побережье Камчатки от Авачинской бухты до залива Уала. Климат провинции морской, влажный, годовые сум-

мы осадков составляют от 800–1000 до 1200–1300 мм (на вдающихся в океан гористых полуостровах). Часты метели и туманы. Снежный покров в закрытых долинах достигает мощности 3,5–4 м и не стаивает до середины лета. Территория провинции сложена осадочными и четвертичными вулканическими породами, отличается разнообразием типов рельефа. Развиты обширные приморские низменности, холмисто-увалистые равнины (с высотами 100–250 м над уровнем моря) и низкие горные хребты. Приморские низменности сложены морскими и речными отложениями, сильно заболочены. Гористые полуострова восточного побережья, вдающиеся в океан (Шипунский, Кроноцкий, Камчатский, Озерной), сложены древними эффузивными и осадочными породами. Для них характерны складчатые нагорья, плосковершинные хребты и древние вулканические постройки. Высоты горных систем полуостровов — 400–1200 м. Хорошо выражены ледниковые формы рельефа. На некоторых полуостровах имеются узлы современного оледенения (п-ов Кроноцкий, п-ов Камчатского Мыса). Берега полуостровов крутые, нередко скалистые.

На приморских низменностях преобладают осоково-гипново-сфагновые грядово-мочажинные (аапа) болота, на севере провинции распространены стланиково-гипново-лишайниково-сфагновые (бугристые) болота и приморские кустарничковые тундры (рис. 26). На нормально дренированных местообитаниях в южной и центральной частях провинции господствуют кустарничково-разнотравные и вейниковые каменноберезовые леса, в северной части — сообщества ольхового и кедрового стлаников.

На гористых полуостровах в нижнем поясе гор преобладают разнотравные каменноберезовые леса. Сообщества ольхового и кедрового стлаников широко распространены как на побережьях, так и в горах. На дренированных приморских равнинах, обдуваемых склонах и горных плато развиты кустарничковые тундры (шикшовники) с господством *Empetrum nigrum*. На подветренных склонах, в седловинах и депрессиях встречаются субальпийские разнотравные лужайки и сообщества рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*). В поймах рек распространены сообщества крупнокустарничковых ив (*Salix alaxensis*, *S. pulchra* ssp. *parallelinervis*), характерны леса из ивы удской (*S. udensis*) и ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*) с участием тополя (*Populus suaveolens*).

В составе провинции выделено три округа.

1. *Восточный приморский округ* каменноберезовых лесов, травяно-сфагново-гипновых болот, приморских кустарничковых тундр и приморских лугов — от Авачинской губы до устья р. Камчатка. Развиты аккумулятивные приморские равнины побережий Авачинского, Кроноцкого и Камчатского заливов. Растительность округа отличается широким распространением травяно-сфагново-гипновых (аапа) болот на аккумулятивных равнинах и в устьях крупных рек, кустарничковых тундр (шикшовников) на дренированных участках приморских равнин, характерно развитие приморских лугов на аккумулятивных приморских террасах. На нормально дренированных местообитаниях встречаются кустарничково-разно-



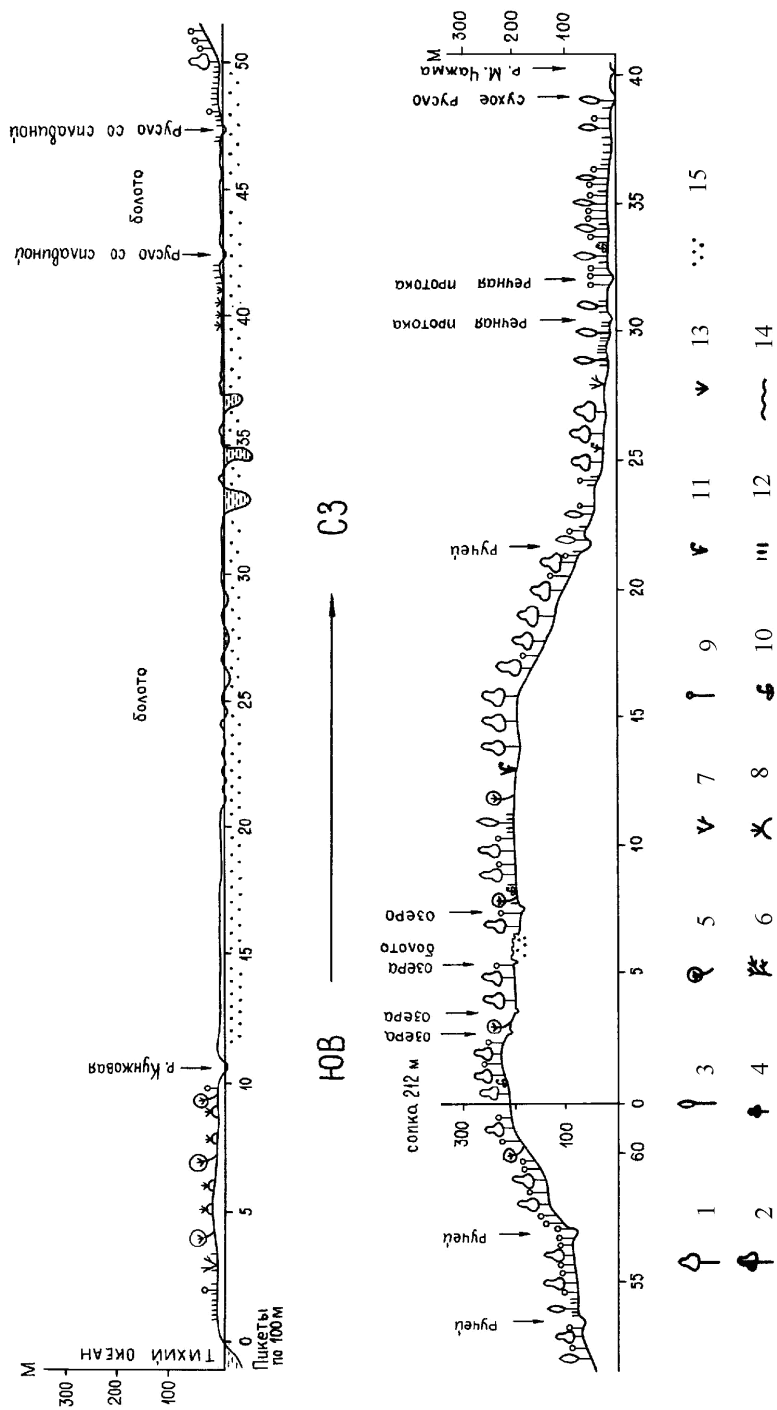


Рис. 26. Геоботанический профиль через приморскую равнину восточного побережья.  
 1 — каменноберезники, 2 — пойменные древовидные ивняки и ольшаники, 3 — тополевики, 4 — ольховые стланики, 5 —  
 рябинники, 6 — кедровые стланики, 7 — кустарниковые ивняки, 8 — шикшесые тундры, 9 — крупнотравные луга, 10 —  
 приморские луга, 11 — разнотравные луга, 12 — вейниковые луга, 13 — крупноосошники, 14 — сфагновые болота, 15 —  
 торфяники.

травные, вейниковые и папоротниковые каменноберезняки. Сообщества ольхового и кедрового стлаников распространены на склонах приморских холмов и увалов. Территория округа включает также скалистые полуострова (Шипунский и Кроноцкий), далеко вдающиеся в океан и характеризующиеся сниженной высотной поясностью растительности.

2. *Северо-восточный приморский округ* кустарничковых тундр, сообществ ольхового и кедрового стлаников и кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновых болот — от устья р. Камчатка до залива Уала. Территория округа включает крупные полуострова Камчатский и Озерной, побережья заливов Озерного и Карагинского. Растительный покров округа характеризуется широким распространением приморских кустарничковых тундр и сообществ ольхового и кедрового стлаников. Развиты кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновые (бугристые) болота. В долинах рек и на склонах холмов встречаются островные низкотравные и вейниковые каменноберезняки.

3. *Карагинский островной округ* приморских кустарничковых тундр, кедровых стлаников и кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновых болот — выделен на о. Карагинский. Растительный покров острова характеризуется широким развитием кустарничковых тундр и болот на приморских равнинах и господством кедровостланиковых сообществ на склонах холмов и увалов. В низких складчатых горах (высшая точка — гора Высокая — 920 м) господствуют сообщества кедрового стланика и лишайниково-кустарничковые горные тундры. Выражены скалистые вершины, каменистые осыпи и россыпи. Отдельные небольшие рощицы вейниковых и кедровостланиковых каменноберезняков отмечены в южной части острова. Характерна сниженная высотная поясность растительности. Кедровостланиковые сообщества распространены от приморских террас до высот 350–400 м над уровнем моря. На высотах от 400 до 700 м развит горно-тундровый пояс, образованный сообществами кустарничково-лишайниковых тундр. Выше 700 м растительный покров разреженный, фрагментарный, господствуют скалистые гребни и гольцы.

## II. *Западнокамчатская провинция каменноберезовых лесов, крупнотравных лугов, сфагновых болот-плащей и кустарничковых приморских тундр*

Территория провинции простирается от 51°30' до 59° с.ш. Зональный тип растительности представлен высокотравными (с участием *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*), кустарниково-разнотравными (с участием *Lonicera chamissoi*, *Sorbus sambucifolia*, *Geranium erianthum*, *Thalictrum minus*) и низкотравными (*Chamaepericlymenum sueticum*, *Maianthemum dilatatum*) каменноберезняками, занимающими нормально дренированные местообитания на склонах водоразделов, вершинах и склонах холмов и увалов, дренированные окрайки болот, а также образующими пояс в горах на высотах 200–600 м. Обширные массивы каменноберезняков чередуются с различными по размеру участками крупнотравных лугов, для которых характерно участие дудника медвежьего (*Angelica ursina*) и ви-

дов мезофильного разнотравья. Растительный покров Западнокамчатской провинции значительно отличается от такового Восточнокамчатской провинции широким распространением на водоразделах осоково-кустарничково-сфагновых болот-плащей. Провинция включает территорию Западнокамчатского прибрежного округа Я.Я. Васильева (1947), однако ее восточная граница уточнена и проходит восточнее — по лесистым предгорьям Срединного хребта. В Западнокамчатскую провинцию входят два округа.

4. Юго-западный болотно-каменноберезовый округ (от устья р. Явина до водораздела рек Белоголовая и Хайрюзова). Характерной особенностью растительного покрова провинции является широкое распространение осоково-кустарничково-сфагновых болот-плащей (с участием *Myrica tomentosa*, *Betula exilis*, *Carex middendorffii*, *C. limosa*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*). Массивы болот-плащей занимают плоские, слабо дренированные водоразделы и приморскую низменность. Края и склоны водоразделов, склоны речных террас и предгорья покрыты каменноберезовыми лесами, чередующимися с участками высокотравных лугов. В северной части провинции распространены сообщества кедрового стланика в сочетании с участками кустарничково-лишайниковых и кустарничковых тундр с господством *Empetrum nigrum*. Обычно содоминируют *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, низкорослая *Betula exilis*, мхи и кустистые лишайники (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*). В поймах рек распространены ивовые (из *Salix udensis*) и ольховые (с участием *Alnus hirsuta*) леса. Луга распространены незначительно и представлены высокотравными и вейниковыми сообществами в долинах рек и разнотравными сообществами с участием *Angelica ursina* на склонах водоразделов среди массивов каменноберезовых лесов. Территория округа представляет собой плоскую заболоченную равнину со слабо расчлененным рельефом, выделяются: а) приморская аккумулятивная низменность (абсолютная высота до 60–70 м над уровнем моря), развиты обширные массивы болот-плащей, заболоченность более 80%; б) холмисто-увалистая равнина (средние высоты 100–400 м), плоские водоразделы и склоны холмов заняты болотами-плащами, на склонах водоразделов распространены каменноберезовые леса; в) предгорная наклонная равнина (до 500–600 м), рельеф расчлененный, заболоченность незначительная, преобладают каменноберезовые леса.

5. Северо-западный болотно-тундрово-стланиковый округ (от р. Хайрюзова до р. Палана). Растительный покров округа характеризуется распространением на водоразделах лишайниково-кустарничково-сфагновых болот с мерзлыми буграми, на которых обычен кедровый стланик, а на нормально дренированных местообитаниях — мохово-лишайниково-кустарничковых тундр с участием кедрового стланика. На склонах в долины рек и в холмистых предгорьях встречаются низкотравные (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum*), вейниковые (*Calamagrostis langsдорffii*) и кедровостланиковые каменноберезняки.

### III. Центральнокамчатская березово-хвойнолесная провинция

Провинция расположена в пределах Центральной Камчатской депрессии, представляющей собой грабен-синклиналь, лежащую между горными цепями Срединного и Восточного хребтов. Южную границу провинции мы проводим по водоразделам рек Юртиния и Озерная Камчатка, Быстрая и Правая Камчатка. Западная и восточная границы провинции проходят по водораздельным гребням горных систем соответственно Срединного и Восточного хребтов. Территория представляет собой холмисто-увалистую равнину, расчлененную долинами рек, из которых крупнейшей является р. Камчатка. В южной части выражены ледниковые формы рельефа. Северная часть представляет собой обширную заболоченную равнину, покрытую многочисленными озерами. Значительная часть территории занята аккумулятивными равнинами континентальных дельт притоков р. Камчатка. В восточной части, близ подножий вулканических гор, развиты наклонные пролювиально-делювиальные равнины, образованные наземными дельтами сухих рек.

На плакорах коренной формацией на большей части территории являются еловые леса из *Picea ajanensis*, представленные сообществами низкотравных, зеленомошных, хвощовых, долгомошных и разнотравных ельников. Широко распространены кустарниково-разнотравные, багульниковые, хвощовые, зеленомошные и лишайниковые лиственничники из *Larix cajanderi*, елово-лиственничные леса, а также производные кустарниково-разнотравные и кустарничковые белоберезняки из *Betula platyphylla*. Распространение хвойных лесов, имеющих среднетаежный характер, связано с относительно теплым и сухим климатом (годовое количество осадков 300–400 мм, сумма активных температур за год более 1200 °С), обусловленным котловинным эффектом. На юге провинции хвойные леса выклиниваются, их замещают производные кустарниково-разнотравные белоберезняки и каменноберезняки. Вдоль рек характерны сомкнутые пойменные леса с участием тополя (*Populus suaveolens*), чозении (*Chosenia arbutifolia*), ольхи (*Alnus hirsuta*) и ивы (*Salix udensis*, *S. schwerinii*). На севере провинции широко распространены также лиственничные мари, осоковые болота и осоково-вейниковые заболоченные луга. В целом растительность провинции имеет таежный характер и наиболее сходна с растительностью западного побережья Охотского моря, а также северного и среднего Сахалина. По сравнению с Я.Я. Васильевым (1947), границы единиц районирования нами пересмотрены: наша *Центральнокамчатская березово-хвойнолесная провинция* объединяет территорию его *Внутрикамчатского округа* и южную часть его *Восточно-Камчатского горного округа*, находящуюся в пределах Центрально-Камчатской депрессии. В пределах провинции мы различаем три округа.

6. *Верхне-Камчатский лугово-белоберезовый округ* — от водораздела верхних притоков рек Камчатка и Быстрая до водораздела рек Кирганик и Малая Кимитина (по левому берегу р. Камчатка и по правому берегу рек Китильгина и Урц). Растительный покров округа отличается распространением белоберезовых (*Betula*

*platyphylla*) лесов и производных от них разнотравных лугов. Кустарниково-разнотравные белоберезовые леса характеризуются разреженным древостоем (0,4–0,5), хорошо развитым подлеском из *Juniperus sibirica*, *Lonicera caerulea* и сомкнутым травяным ярусом, образованным видами лугового разнотравья (*Geranium erianthum*, *Thalictrum minus*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др.). На высотах более 250–300 м, а к югу от с. Пушино на равнинах преобладают кустарниково-разнотравные каменноберезовые леса, на склонах холмов и увалов — сообщества ольхового стланика. Притеррасные понижения и низовья притоков р. Камчатка обычно заболочены, развиты осоково-вейниковые и кустарничково-сфагновые болота. Растительный покров района значительно нарушен и преобразован под влиянием сельскохозяйственной деятельности. Распространены вырубки, гари, сеяные луга, сенокосы и пастбища, пахотные земли. Наибольшей трансформации, начиная с середины XVI века, подвержен район с. Мильково, где сосредоточены обширные массивы пашен, сеяных лугов, пастбищ, вырубок и разновозрастных гарей.

7. *Средне-Камчатский хвойнолесной округ* (от р. Кирганик до р. Рыборазводная). Для большей части территории округа коренной формацией на плакорах являются еловые леса из *Picea ajanensis*, представленные сообществами низкотравных, зеленомошных, хвощовых, долгомошных и разнотравных ельников. На высоких надпойменных террасах, водораздельных увалах и в предгорьях широко распространены кустарниково-разнотравные, багульниковые, хвощовые, зеленомошные и лишайниковые лиственничники из *Larix cajanderi* и елово-лиственничные леса, а также производные кустарниково-разнотравные и кустарничковые белоберезняки из *Betula platyphylla*. Растительный покров округа значительно нарушен хозяйственной деятельностью. Площади хвойных лесов продолжают сокращаться под влиянием рубок и пожаров. В настоящее время ельники встречаются в основном небольшими участками на склонах холмов и в предгорьях Срединного и Восточного хребтов. Массивы коренных старовозрастных еловых лесов сохранились на дренированных склонах в бассейнах рек Щапина, Николка, Сухарики, Караковая-Козыревка и др. В замкнутых сырых котловинах встречаются низинные осоковые болота и осоково-вейниковые луга. На плоских вершинах водоразделов встречаются небольшие участки кустарниково-разнотравных осинников с участием боярышника (*Crataegus chlorosarca*) и развитым подлеском из *Spiraea beauverdiana*, *Rosa acicularis*, *Lonicera edulis*. На низких заболоченных террасах левого берега р. Камчатка встречаются лиственнично-сфагновые мари. Вдоль русел рр. Камчатка, Козыревка и их притоков развиты пойменные тополево-чозениевые леса с участием ольхи пушистой, ивы сахалинской и ивы удской.

8. *Нижне-Камчатский березово-хвойнолесной округ* (от р. Рыборазводная до верхнего течения р. Еловка и бассейна р. Маимля). Растительный покров характеризуется широким развитием каменноберезовых и белоберезовых лесов, пойменных осоковых и осоково-вейниковых болот. На дренированных участках водоразделов по левому берегу р. Камчатка севернее р. Крюки и в бассейне р. Елов-

ка распространены кустарниково-разнотравные лиственничники и производные от них белоберезняки, в поймах рек Камчатка и Еловка — лиственнично-сфагновые мари. В среднем течении р. Еловка и в предгорьях вулкана Шивелуч сохранились островные участки старовозрастных ельников, их самый крупный массив расположен в бассейне р. Еловка, в низовьях рек Левая и Мостовая (Урьлычан). Растительный покров округа значительно нарушен деятельностью человека, значительные территории заняты вырубками и гарями. В окрестностях пос. Козыревск и на левобережье среднего течения р. Еловка участки хвойных лесов подвержены периодическим вулканогенным нарушениям, проявляющимся в деятельности песчано-пепловых отложений сухих речек.

### Горные провинции

Особенности истории формирования флоры и растительности различных горных систем Камчатки, неодинаковое воздействие на них проявлений современного вулканизма, разное геоморфологическое расчленение поверхности, наличие или отсутствие узлов современного оледенения обуславливают более высокий уровень флористического и фитоценотического разнообразия горных районов полуострова по сравнению с равнинными территориями. Каждая крупная горная система Камчатки (Срединный, Восточный хребты), в силу общности исторического развития, высотного положения, орографического единства и связанной с ними специфики пространственной дифференциации растительного покрова, представляет собой самостоятельную общность в ботанико-географическом и геоботаническом отношении. В связи с этим каждую обособленную крупную горную систему Камчатки мы рассматриваем как самостоятельный геоботанический регион достаточно высокого ранга и выделяем на полуострове три горные провинции. Внутри каждой из них мы выделяем округа, которые отличаются по типам или вариантам типов поясности растительности, внутрипоясным различиям, господству тех или иных формаций или ассоциаций в сложении поясов, особенностям геоморфологического строения территории и по территориальной размерности.

#### *IV. Срединно-Камчатская гольцово-тундрово-стланиковая провинция*

Территория провинции охватывает обширную горную систему Срединного хребта. Провинция выделена в границах *Среднекамчатского горного округа* Я.Я. Васильева (1947). Рельеф провинции сильно расчленен, средние высоты хребтов 1200–1400 м, отдельные вершины поднимаются до 2500 м. Высшая точка — вулкан Ичинский — 3621 м. Выражены следы древнего оледенения (кары, цирки, морены, троговые долины). Встречаются районы современного оледенения. Распространены плосковершинные и сглаженные хребты, древние вулканы и древние лавовые плато.

Хорошо выражена высотная поясность растительности: нижний пояс растительности на высотах 200–600 м образуют каменноберезовые леса, местами под-

нимающиеся до 700 м, на высотах 600–800 м распространены сообщества ольхового и кедрового стлаников. На высотах 1000–1200, иногда до 1300–1400 м распространены горные кустарничково-лишайниковые тундры. Выше поднимаются вершины и хребты, лишенные сомкнутой растительности, покрытые каменными осыпями и россыпями, снежниками и ледниками. В северной части провинции пояс каменноберезовых лесов постепенно выклинивается. Здесь обширные пространства занимают кедровые стланики и горные тундры. По особенностям растительного покрова можно выделить четыре округа.

9. *Хангарский высокогорный округ*. Расположен в южной части Срединного хр. Территория округа тянется от южной оконечности Срединного хр. до водораздельного перевала между верховьями р. Левый Кирганик и верховьями р. Ича. Приводораздельная часть хребта с высотами 1800–1900 м характеризуется альпийским рельефом. Имеются древние вулканические сооружения: вулканы Хангар (2000 м над ур. моря) и Левинсона-Лессинга. Климат округа испытывает охлаждающее влияние Охотского моря. На склонах гор до высот 500–600 м широко распространены каменноберезовые леса, на 600–800 м — пояс ольхового и кедрового стлаников. Выше 800–900 м тянутся горные кустарничковые и лишайниково-кустарничковые тундры.

10. *Ичинский горно-вулканический округ* — от верховьев рек Левый Кирганик и Ича до верховьев рек Шишей и Воямполка. Здесь Срединный хр. достигает наибольшей ширины. Обширные долины разделяют хребты с выровненными «столовыми» поверхностями. Территория округа находится в орографической тени к восточным ветрам. На восточных склонах Срединного хр. климат более континентальный, близкий к климату Центральной Камчатской депрессии. Осадков выпадает около 300–400 мм в год, средняя температура января составляет –18–20°, июля +12–14°, снежный покров не превышает 1 м. Западные склоны хребта отличаются более высокими зимними температурами (–16–18°) и более низкими летними (+11–13), а осадков здесь выпадает вдвое больше (600–800 мм). Снежный покров в долинах достигает 2 м. Соответственно восточные и западные склоны хребта отличаются по характеру растительного покрова. На восточном склоне до высот 300–400 м распространены хвойные леса. Преобладают лиственничники багульниковые и зеленомошные. В верховьях рек Кимитина, Карактовая и Козыревка на горных склонах изредка встречаются небольшие массивы ельников зеленомошных и мелкотравных. Вдоль рек узкой полосой тянутся пойменные леса из тополя душистого, чозении, ольхи пушистой и ивы сахалинской. На высотах от 400–700 м развит пояс каменноберезняков, выше него — пояс стлаников (от 700 до 900–1000 м), в котором преобладают сообщества кедрового стланика. На высотах 1000–1200 (до 1400) м распространены горные кустарничково-лишайниковые и лишайниковые тундры. На западном склоне Срединного хр. хвойные леса отсутствуют, до высот 500–600 м тянется сплошной пояс каменноберезовых лесов, образованный вейниковыми и низкотравными каменноберезняками, а до 700–800 м — пояс кедрового и ольхового стлаников.

Выше 800–900 м на плоских поверхностях вулканических плато распространены горные кустарничковые и кустарничково-лишайниковые тундры.

11. *Хувкойтунский высокогорный округ* — от водораздела верховьев рр. Шишей и Воямполка до водораздела верховьев рек Палана и Дранка. Средние высоты в этой части Срединного хр. довольно велики — около 1800–2000 м, отдельные горные вершины достигают 2500 м. Территория округа характеризуется значительным развитием современного оледенения на высотах начиная с 1000 м (в окрестностях гор Шишей, Ангей, Хувкойтун, Острая, Ульваней и др.). Крупнейшие ледники — Хувкойтун, Начикинский, Слюнина, Правый и Левый Еловские. Общая площадь ледников составляет около 500 км<sup>2</sup>. Растительный покров района характеризуется отсутствием хвойных лесов, преобладанием стлаников и горных тундр. Каменноберезовые леса занимают значительно меньшие площади, чем в двух предыдущих районах, встречаются в нижних частях склонов и в долинах рек.

12. *Шаманский среднегорный округ* — от водораздела рек Шишей и Воямполка до северной оконечности Срединного хр. Растительный покров отличается общей сниженностью высотных поясов. Прямоствольные леса отсутствуют, на склонах гор господствуют сообщества кедрового стланика, на горных плато — кустарничково-лишайниковые тундры. На вершинах хребтов на высотах 900–1000 м значительные площади заняты каменными россыпями, лишенными растительного покрова. Ниже господствуют горные тундры, широко распространены ерниковые сообщества из *Betula divaricata* и ивковые тундры с участием *Salix polaris*. Подножия гор покрыты зарослями кедрового стланика, реже ольховника.

#### *V. Восточнокамчатская тундрово-стланиковая горно-вулканическая провинция*

Территория провинции включает юго-восточную и восточную части п-ова Камчатка — от бухты Вестник на юге до р. Озерная на севере. Территория провинции сложена в основном вулканогенными отложениями, рельеф, как правило, сильно расчленен, отличается разнообразием форм. Западная граница провинции проходит по Восточному хребту, являющемуся системой высоких складчатых хребтов — Ганальского, Валагинского, Тумрока и Кумроча, которые отличаются значительными высотами (вулкан Бакенинг — 2276 м над ур. моря) и хорошо выраженными ледниковыми формами рельефа. Провинция включает также Ключевскую группу вулканов и вулкан Шивелуч. БЦдьящая часть территории характеризуется горно-вулканическим рельефом. Развиты высокие вулканические плато (средние высоты 600–800 м), на которых возвышаются вулканические конусы, вершины их достигают 3000–3500 м и более (вулкан Ключевской — 4688 м). Скопления вулканических конусов образуют обособленные группы: Ключевскую, Авачинскую, Южную (Курильскую), Большого Семячика и др. На вершинах крупнейших вулканов развиты ледники. В вулканических районах распространены шлаковые и лавовые поля, сухие речки, отмечены выходы термальных вод. Провинция включает территорию *Восточнокамчатского горного округа* Я.Я. Васильева (1947).



Зональный тип растительности представлен кустарниково-разнотравными, вейниковыми и папоротниковыми каменноберезняками, образующими пояс растительности на высотах от 100 до 500–600 м. Выше расположен пояс стлаников с преобладанием *Pinus pumila* и *Alnus kamtschatica* (600–900 м). На высотах от 900–1000 до 1400 м господствуют горные кустарничковые и кустарничково-лишайниковые тундры с участием: *Vaccinium uliginosum*, *V. vulcanorum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata* и кустистых лишайников (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *C. nivalis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*). Растительный покров провинции характеризуется преобладанием горных тундр и сообществ кедрового и ольхового стлаников. Обширные площади свежих вулканических отложений (пепловые, шлаковые и лавовые поля), как правило, лишены сомкнутой растительности и заняты серийными сообществами и пионерными группировками. Территория провинции подразделена на пять округов.

13. *Южный вулканический округ*. Территория округа расположена к югу от долины р. Плотникова до бассейна р. Озерная. На северо-западе вулканические нагорья граничат с Западно-Камчатской низменностью. Средние высоты вулканических плато и хребтов около 600–800 м. Климат округа отличается интенсивной циклонической деятельностью и характеризуется обилием осадков, высокой облачностью, мощным снежным покровом, частыми метелями. Растительный покров характеризуется значительной сниженностью высотных растительных поясов. Верхняя граница пояса каменноберезняков здесь находится на высоте около 200 м над уровнем моря. Характерно широкое развитие пояса ольховых и кедровых стлаников на высотах от 200 до 800 м. Лавовые плато на высотах 800–1000 м покрыты горно-тундровыми сообществами, среди которых характерны сообщества рододендрона камчатского (*Rhododendron camtschaticum*) и филлодоце алеутской и сизой (*Phyllodoce aleutica*, *P. caerulea*). Распространены нивальные лужайки с участием *Parageum calthifolium* и *Geranium erianthum*.

14. *Ганальский низкогорный округ*. Территория округа включает низкогорное плато Ганальский дол, расположенное на высотах 600–900 м между складчатыми горными системами Срединного и Восточного хребтов. Южная граница округа проходит по водоразделу рек Плотникова и Быстрая-Большая, северная — по водоразделу рек Быстрая и Озерная Камчатка. Растительность представлена кедровыми и ольховыми стланиками, кустарниковыми ивняками и ерниками. В урочище Ганальская тундра встречаются кустарничково-сфагновые болота и кустарничковые каменноберезовые редколесья.

15. *Восточный округ складчатых хребтов*. Территория округа расположена в пределах восточной климатической провинции, для которой характерны большое количество осадков и сравнительно высокие среднегодовые температуры. Горные вершины и верхние части крутых склонов хребтов лишены сомкнутого растительного покрова. На высотах более 900–1000 м на горных плато и пологих склонах кое-где встречаются горные кустарничковые тундры, близ снежни-

ков — участки нивальных лужаек. На высотах 600–900 м распространены сомкнутые заросли ольхового и кедрового стлаников, ниже — кустарниково-разнотравные и вейниковые каменноберезовые леса.

16. *Восточный вулканический округ.* Южная граница округа проходит по долине р. Плотникова, северная — по долинам рек Сторож и Лиственничная. Вулканы Восточной Камчатки образуют группы — Карымскую, Большого Семячика, Жупановскую, Авачинскую. Характерна активная гидротермальная деятельность, на территории округа насчитывается 24 группы термальных источников. Самыми крупными гидротермопроявлениями являются Долина гейзеров, кальдера Узон, Верхне-Семячикские источники, источники долины р. Налычева. Растительность округа довольно бедная и однообразная. Обширные площади заняты свежими вулканическими отложениями — пеплами, шлаками, лавами и почти лишены сомкнутой растительности (рис. 26, 27). На высотах 900–1200 м распространены кустарничковые и лишайниково-кустарничковые тундры, ниже, на высотах 600–900 м — пояс ольхового и кедрового стлаников. На высотах 200–600 м развит пояс каменноберезовых лесов, представленный кустарниково-разнотравными, вейниковыми и папоротниковыми каменноберезняками.

17. *Ключевской высокогорный вулканический округ.* Территория округа включает Ключевскую группу вулканов, расположенную между хр. Кумроч и долиной р. Камчатка. Некоторые авторы (Куницын, 1963а; Харкевич, 1981) относят Ключевскую группу к Центральной Камчатской депрессии. Округ характеризуется высокогорным рельефом с высокими вулканическими конусами, крупнейшими из которых являются вулканы Ключевской (4850 м) и Камень (4717 м). Действующими вулканами являются Ключевской, Плоский Толбачик, Ушковский, Безымянный. Наряду с крупными вулканами распространены многочисленные молодые экструзивные купола и шлаковые конусы. Основанием вулканических построек группы служит обширное вулканическое плато — Ключевской дол, сложенный древними мегаплагиофировыми лавами, перекрытыми мощной толщей рыхлых голоценовых вулканокластических отложений. Вершины и склоны высоких вулканов покрыты ледниками, языки которых спускаются до верхней границы леса. Всего здесь насчитывается 29 ледников длиной от 8 до 14 км. Крупнейшие ледники — Бильченок, Эульченок, Богдановича, Эрмана, Шмидта, Института вулканологии и др. Снеговая линия находится на высоте около 2000 м над уровнем моря. На высотах 1700–2000 м господствуют каменные осыпи и россыпи, лишённые высшей растительности. На высотах 1000–1600 (до 1700 м) распространены сообщества горных тундр, занимающих на территории округа значительные площади. На высотах более 1400–1500 м встречаются лишайниковые тундры, на высотах 1200–1400 м преобладают дриадовые и ивковые тундры, на высотах 1000–1200 м господствуют шикшево-голубичные кустарничковые тундры. На высотах 800–1000 м встречаются сообщества кедрового и ольхового стлаников и участки низкорослых лиственничных редин и редколесий. Западные и южные склоны Ключевской группы отличаются произрастанием хвойных (лиственнич-

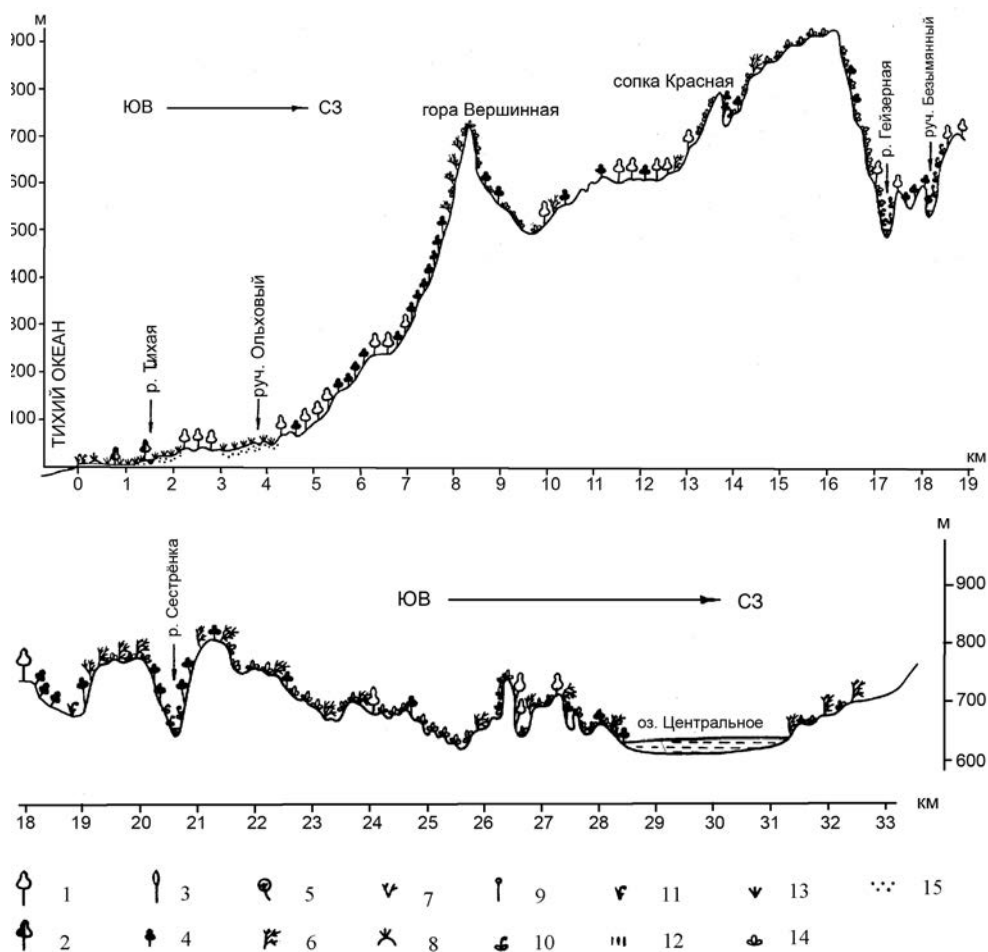


Рис. 27. Геоботанический профиль р. Тихая — кальдера Узон от Восточнокамчатской приморской провинции до Восточнокамчатской горно-вулканической провинции.

1 — каменоберезняки, 2 — пойменные древовидные ивняки и ольшаники, 3 — тополевики, 4 — ольховые стланики, 5 — рябинники, 6 — кедровые стланики, 7 — кустарниковые ивняки, 8 — шикшевые тундры, 9 — крупнотравные луга, 10 — приморские луга, 11 — разнотравные луга, 12 — вейниковые луга, 13 — крупносочники, 14 — горные кустарничковые тундры, 15 — торфяники.

ных и еловых) лесов, в то время как на восточных и северных склонах хвойные леса отсутствуют. Здесь на высотах 200–700 м отмечены каменоберезняки и белоберезовые редколесья. На обширных площадях растительный покров значительно нарушен современными вулканическими воздействиями.

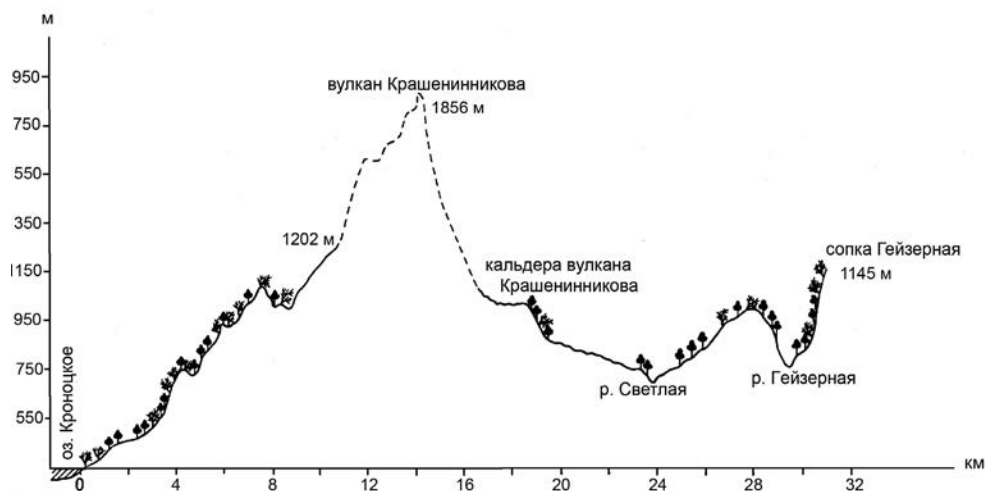


Рис. 28. Геоботанический профиль Кроноцкое озеро — сопка Гейзерная (Восточный вулканический округ).

Обозначения те же, что на рис. 27. Пунктирной линией показаны лавовые потоки, волнистой — шлаковые поля с пионерными открытыми группировками.

18. *Шивелучский вулканический округ*. Территория округа находится в самой северной части провинции и включает горную систему вулкана Шивелуч с окружающими вулканическими постройками и хребтами, а также примыкающую к ней северную оконечность хр. Кумроч, отделенную от основного массива долиной р. Камчатка. Растительный покров округа значительно нарушен активной вулканической деятельностью. На южных и западных склонах вулкана Шивелуч характерны лиственничные и еловые леса, выше них — каменноберезняки, на высотах от 700–800 до 900–1000 м развиты сообщества ольхового и кедрового стлаников, выше — горные кустарничковые и лишайниковые тундры.

#### VI. Южнокамчатско-Северокурильская тундрово-стланиковая провинция

Территория провинции включает южную безлесную оконечность п-ова Камчатка и территорию *Северокурильского округа* Е.М. Лавренко (1947). Провинция объединяет южную оконечность п-ова Камчатка и группу северных Курильских островов. Северная граница проходит по южной границе бассейна р. Озерная, южная — по проливу Крузенштерна, разделяющему северные и средние Курильские о-ва. Растительный покров провинции отличается отсутствием каменноберезовых лесов, что обусловлено прохладным и влажным морским климатом и горным рельефом территории. Здесь на аналогах плакоров распространены ольховые (из *Alnus kamtschatica*) и кедровые (из *Pinus pumila*) стланики. На низких равнинных островах и полуостровах господствуют приморские кустарничковые тундры (шикшовники). В пределах провинции выделено два округа.

19. *Южнокамчатский тундрово-стланиковый округ*. Растительный покров округа по сравнению с другими районами Камчатки отличается общей сниженностью растительных поясов (рис. 29, 30). Выражены два высотных пояса — стланиковый (от 200 до 800 м над уровнем моря) и тундровый. Ольховники преобладают на более влажных приморских склонах полуостровов и вулканических плато, языками спускаясь на побережья почти до уровня моря. Сообщества кедрового стланика приурочены к более сухим и олиготрофным местообитаниям, встречаются на хорошо дренированных каменистых склонах, скалистых обрывах и приморских песчаных валах. Южная граница распространения стланика на полуострове проходит по линии гора Лысая — гора Сопочная, находящейся в основании полуострова Лопатка. Горные тундры распространены на вулканических плато на высотах 800–1000 м, представлены лишайниковыми и кустарничковыми сообществами. На приморских равнинах западного побережья и мысе Лопатка распространены сообщества приморских кустарничковых тундр. Луговая растительность представлена разнотравными и высокотравными лугами, вейниковыми и шеломайниковыми сообществами в долинах рек, субальпийскими гераниево-лжегравилатовыми лугами в поясе стлаников, а также приморскими волоснецовыми и термописовыми лугами на побережьях. На переувлажненных приморских равнинах обоих побережий распространены обширные болотные массивы, образованные сообществами травяно-сфагновых и травяно-гипновых болот. В окрестностях гидротермопроявлений встречаются специфические термофильные сообщества и группировки. На вулканических плато в окрестностях действующих вулканов (Ильинский, Желтовский, Кошелева, Камбальный) распространены серийные группировки зарастающих шлаковых полей. Общее фитоценотическое разнообразие растительного покрова на территории округа ниже, чем в других районах полуострова: здесь отсутствует целый ряд формаций.

20. *Северокурильский тундрово-стланиковый островной округ*. Территория округа включает группу северных Курильских островов: Шумшу, Атласова, Парамушир, Анциферова, Маканруши, Авось, Онекотан, Харимкотан, Чиринкотан, Экарма, Шиашкотан, Ловушки. Рельеф большинства островов горный, высшие точки рельефа достигают 1300–2400 м. Наиболее значительными вершинами являются: вулкан Алайд на о. Атласова (2339 м), вулкан Чикурачки на о. Парамушир (1815 м), вулкан Креницына на о. Онекотан (1324 м). Северные Курилы с обеих сторон омывают холодные морские течения. Безморозный период длится около 120 дней, средняя годовая температура воздуха составляет 1,5–3 °С. Годовая сумма осадков 1200 мм. Растительный покров округа характеризуется отсутствием каменноберезовых лесов и широким распространением сообществ ольхового и кедрового стлаников. На приморских равнинах господствуют сообщества кустарничковых тундр. В речных долинах отмечены крупнотравные луга с участием шеломайника и крестовника и кустарничковые ивняки. В окрестностях действующих вулканов распространены шлаковые поля, лавовые потоки, а также термальные и сольфатарные поля со специфичной растительностью (Гришин и др., 2004).

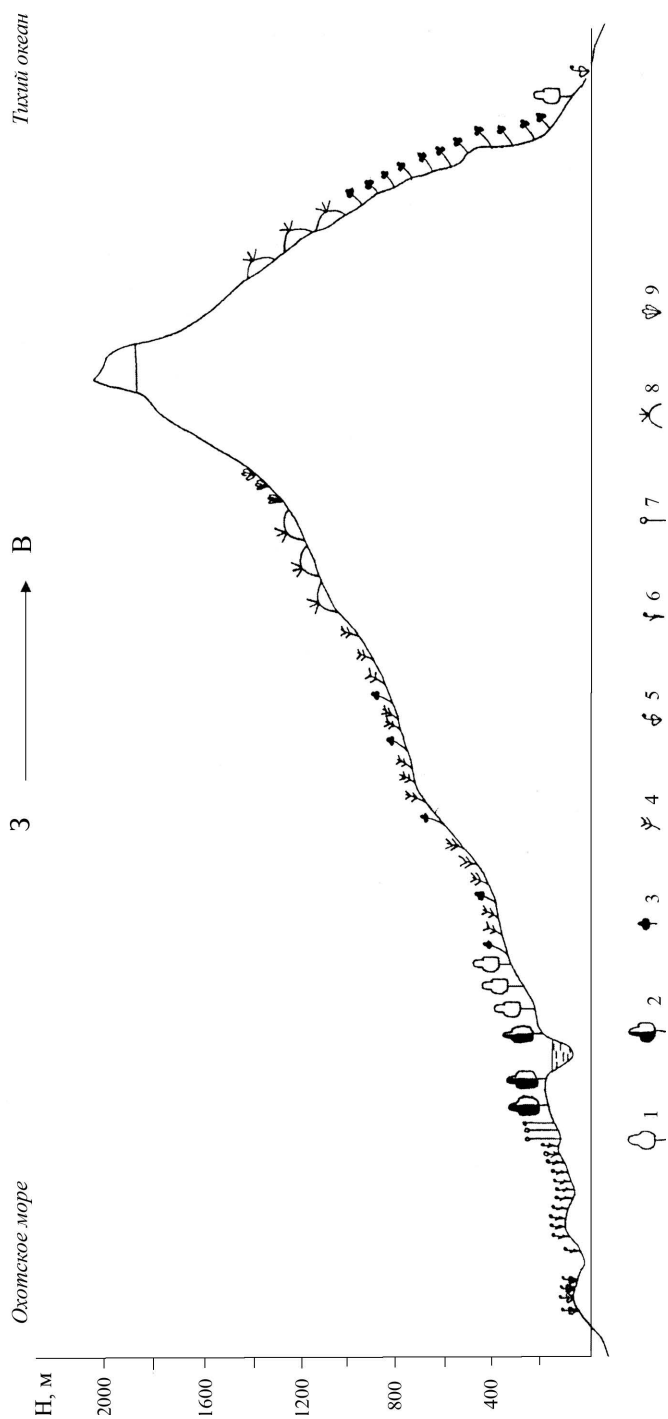


Рис. 29. Геоботанический профиль северной части Южно-Камчатского заказника.  
 1 — каменнообрезняки, 2 — пойменные ивняки, 3 — ольховые стланики, 4 — кедровые стланики, 5 — приморские луга, 6 — разнотравные луга, 7 — шеломайники, 8 — шикшево-голубичная тундра, 9 — лишайниково-диалепсисево-голубичная тундра.

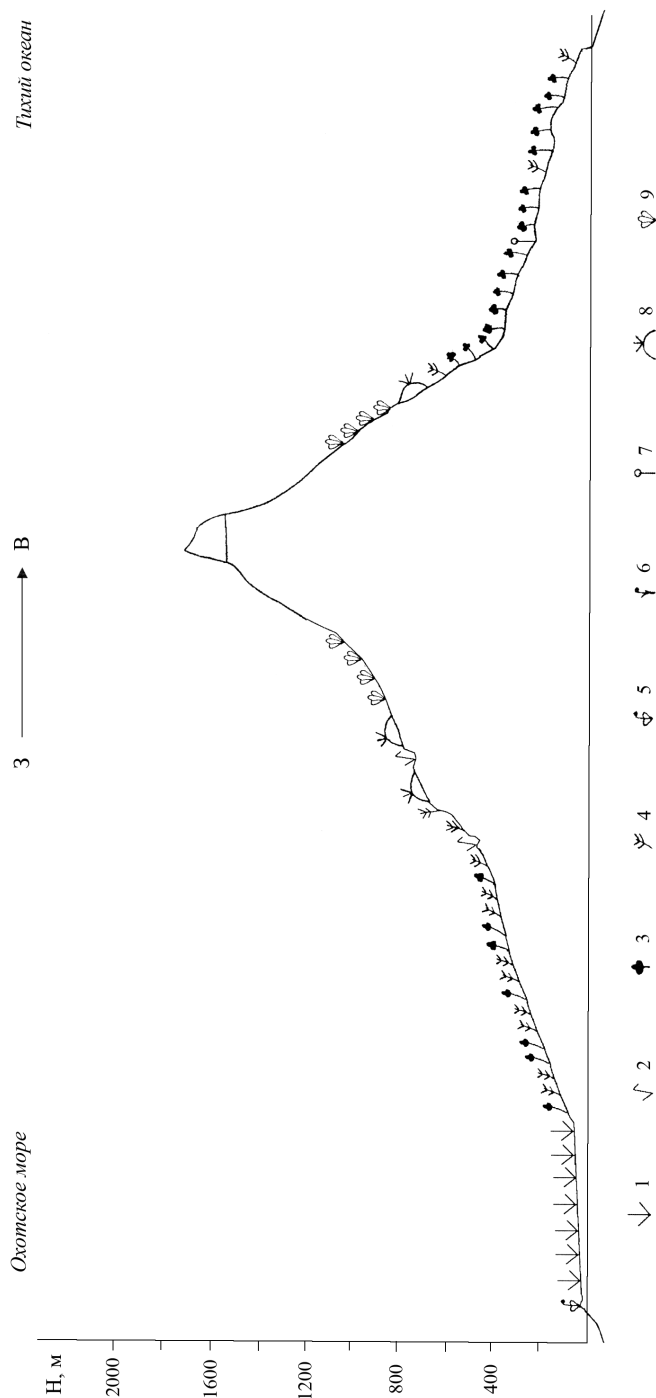


Рис. 30. Геоботанический профиль центральной части Южно-Камчатского заказника.

1 — осоково-сфагново-глипновые болотные комплексы, 2 — нивальные луговины, 3 — ольховые стланики, 4 — кедровые стланики, 5 — приморские луга, 6 — разнотравные луга, 7 — шеломайники, 8 — шикшево-голубичные тундры, 9 — лишайниково-диапенсиево-голубичные тундры.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полуостров Камчатка до недавнего времени в геоботаническом отношении оставался одним из наименее изученных регионов России. Проведенные нами на протяжении более 20 лет исследования во многом восполнили этот пробел. В результате выявлены разнообразие растительных сообществ полуострова на ценоотическом уровне и особенности их сложения и формирования, установлены основные закономерности их экологической приуроченности и динамики. В работе, исходя из ценоотического понимания растительного покрова, обсуждаются принципы и методы классификации растительности, используется и развивается эколого-фитоценоотический метод классификации. Кроме того, обсуждаются принципы геоботанического районирования горных территорий, а также выделения типов высотной поясности растительности.

На основе многолетних полевых исследований получены новые сведения о разнообразии растительного покрова Камчатки. Обобщены существующие литературные и фондовые материалы по растительности. Впервые столь широко и подробно изучена растительность полуострова и получен обширный фактический материал. Проведен анализ флористического состава и особенностей структуры растительных сообществ, изучены экологические и географические особенности их приуроченности. Разработана единая эколого-фитоценоотическая классификация растительности полуострова, выявлено разнообразие его растительных сообществ. Их синтаксономическое разнообразие представлено 145 ассоциациями, относящимися к 96 формациям, 42 группам формаций, 25 классам формаций и 7 типам растительности. Впервые выделено и описано 76 ассоциаций.

Изучены закономерности зональной дифференциации и высотной поясности растительного покрова Камчатки, особенности пространственного размещения сообществ в различных районах полуострова. Разработана система высотной поясности растительного покрова: выделены и охарактеризованы 1 тип, 3 подтипа и 1 вариант.

Разработана схема геоботанического районирования территории Камчатки и охарактеризованы выделенные единицы. В соответствии с разработанным геоботаническим районированием полуостров следует относить к особой Камчатской лиственничнолесной подобласти Евразийской хвойнолесной (таежной) области. В пределах подобласти выделяются 5 провинций и 20 округов. Разработанное геоботаническое районирование растительного покрова полуострова может быть использовано для научного планирования охраны природы, рационального ис-



пользования растительных ресурсов, ведения лесного, охотничьего и сельского хозяйства.

Дифференциация растительного покрова Камчатки в целом подчинена зональным и высотно-поясным закономерностям, на которые накладывается постоянное воздействие современного вулканизма, проявляющееся в периодическом локальном уничтожении растительного покрова, снижении высотных поясов растительности, поддержании существования длительнопроизводных сообществ белоберезняков и лиственничников, серийных сообществ и группировок шлаковых полей и отложений сухих речек, а также специфических фитоценозов окрестностей гидротермопроявлений. Специфика растительного покрова Камчатки, связанная с воздействием современного вулканизма, обусловлена постоянным привносом мелкого пирокластического материала, влияющего на ход почвообразовательного процесса и имеющего региональный масштаб. Крупные вулканические извержения уничтожают или нарушают растительный покров на площадях от десятков до нескольких сотен квадратных километров в районах, прилегающих к действующим вулканам. Формируются специфические местообитания — шлаковые поля, термальные поля, отложения сухих речек, где продолжающимися воздействиями поддерживается существование своеобразных растительных сообществ. Восстановление коренной растительности на склонах действующих вулканов идет крайне медленно, так как динамические процессы нередко нарушаются новыми вулканическими проявлениями. Поэтому в вулканических районах полуострова широко распространены пионерные и серийные группировки, а также длительнопроизводные сообщества тополевых, белоберезовых и лиственничных лесов и редколесий.

Территория полуострова Камчатка, в соответствии с разработанным нами геоботаническим районированием, отнесена к Камчатской лиственнолесной подобласти Евразийской таежной (хвойнолесной) области. Ранее Камчатку рассматривали в качестве особой *Камчатской травяно-лиственнолесной области* или *Камчатской лугово-лиственнолесной области*, подчеркивая господствовавшее в те годы мнение о широком распространении на плакорах коренных лугов. Результаты наших исследований позволяют пересмотреть существующие представления о широком распространении на Камчатке коренной травяной растительности. Луговые сообщества лесного пояса, как правило, образуются на месте лесов вследствие естественных или антропогенных нарушений. Субальпийские разнотравные луга встречаются небольшими участками в поясе стлаников.

Растительный покров Камчатки в целом носит бореальный характер. Различные районы полуострова значительно отличаются по соотношению преобладающих формаций и типов растительности. Зональная дифференциация растительного покрова проявляется в смещении границ высотных поясов с севера на юг и при удалении от океана: в континентальных районах полуострова границы поясов повышаются. При повышении высоты над уровнем моря происходит следующая смена растительных поясов. От морского побережья и до высот 500–600 м

над уровнем моря тянется пояс каменноберезовых лесов из *Betula ermanii*. Выше следует пояс стлаников, достигающий до 1000 м над уровнем моря и образованный зарослями кедрового (*Pinus pumila*) и ольхового (*Alnus kamtschatica*) стлаников. Ольховый и кедровый стланики произрастают в различных экологических условиях, поэтому смешанные насаждения образуют крайне редко. На верхнем пределе своего распространения (900–1000 м) пояс стлаников разрежен и часто представлен комплексами, образованными куртинами кедрового стланика и фрагментами кустарничковых и лишайниковых тундр. Выше простирается пояс горных тундр, представленный сообществами кустарничковых, ивковых, дриадовых и лишайниковых тундр. В условиях хорошего увлажнения встречаются фрагменты альпийских лужаек из *Poa malacantha*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Artemisia arctica*, *Thalictrum alpinum*, *Castilleja pallida*, *Pedicularis verticillata*, *Calamagrostis purpurascens* и др. Еще выше следуют пояс холодных гольцовых пустынь с крайне разреженным растительным покровом и склоны вулканических конусов, практически лишенные растительности. Верхняя граница распространения растительных сообществ на Камчатке проходит на высоте около 1800 м над уровнем моря.

Вдоль морских побережий, на участках с выраженными террасами и на косах лиманов крупных рек развиваются приморские луга, образованные колосняком (*Leymus mollis*), чинной (*Lathyrus japonicus*), крестовником (*Senecio pseudoarnica*) и видами лугового разнотравья. На приморских равнинах распространены кустарничковые тундры, где преобладают шикшово-голубичные сообщества (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*). В условиях избыточного увлажнения развиваются травяно-гипново-сфагновые болота с грядово-озерково-мочажинными гетеротрофными комплексами.

Вдоль рек узкой полосой тянутся пойменные леса из ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*), тополя душистого (*Populus suaveolens*), чозении (*Chosenia arbutifolia*) и ивы сахалинской (*Salix udensis*). В поймах рек и у подножий горных склонов, где близко подходят грунтовые воды, встречаются заросли камчатского крупнотравья (*Filipendula kamtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Heracleum lanatum*, *Angelica ursina*). На нормально дренированных участках в долинах рек произрастают злаково-разнотравные луга, где преобладают *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium erianthum*, *Thalictrum minus*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Solidago spiraeifolia* и другие виды. Особого упоминания заслуживают уникальные сообщества термальных полей, где преобладают облигатные термофилы (*Ophioglossum thermale*, *Fimbristylis ochotensis*, *Agrostis geminata*, *Lycopus uniflorus* и др.).

Западно-Камчатская низменность характеризуется широким развитием на обширных безлесных пространствах осоково-сфагновых и осоково-кустарничково-сфагновых болот-плащей и приморских гипново-травяных болот с большим количеством мелких озерков. Вдоль рек распространены чозениевые, тополевые, ольховые и ивовые пойменные леса. В предгорьях Срединного хребта встречаются кустарничково-разнотравные и высокотравные каменноберезовые леса и разнотравно-дудниковые луга.

Центральная долина Камчатки характеризуется распространением среднетаежных еловых и лиственничных лесов и производных от них белоберезняков и осинников на дренированных склонах и террасах, развитием пойменных тополево-чозениевых лесов и низинных болот в пойме р. Камчатка, а также травяно-сфагновых лиственничных марей. В Центральной Камчатской депрессии нижний пояс растительности (до 200–300 м) образован хвойными (из лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) и ели аянской (*Picea ajanensis*)) лесами и производными от них белоберезняками (из *Betula platyphylla*) и осинниками (из *Populus tremula*). Вдоль р. Камчатка тянутся пойменные леса в сочетании с осоково-вейниковыми лугами, травяно-сфагновыми болотами и лиственничными марями. Каменноберезовые леса из *Betula ermanii* поднимаются здесь до высот 700–800 м. Выше границы леса, образованной рединами лиственницы, тянется пояс кедрового (из *Pinus pumila*) и ольхового (из *Alnus fruticosa*) стлаников, сменяемый на высотах 1000–1200 м горными тундрами. Растительный покров Центральной долины Камчатки значительно нарушен и освоен под сельскохозяйственные угодья. Обширные массивы хвойных лесов большей частью сменились вторичными белоберезовыми и осиновыми лесами, вырубками и гарями. В соответствии с предложенным геоботаническим районированием Камчатки территория Центральной Камчатской депрессии относится к Центральнокамчатской березово-хвойнолесной провинции. По речным долинам, старым рубкам и гарям распространены производные белоберезняки из березы плосколистной (*Betula platyphylla*). Пойменные леса образованы сообществами ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*), тополя душистого (*Populus suaveolens*), чозении (*Chosenia arbutifolia*) и древовидных ивняков (*Salix udensis*, *S. schwerinii*). Важную роль в формировании растительного покрова здесь играют сухие речки, в результате деятельности которых образуются обширные безлесные пространства, покрытые песчано-галечниковыми отложениями. В ходе сингенетических сукцессий наблюдается несколько стадий зарастания этих отложений: от несомкнутых группировок корневищных трав, пионерных мхов и лишайников до кустарничково-лишайниковых лиственничников с подлеском из кедрового стланика.

На западном макросклоне Ключевской группы вулканов верхняя граница прямиствольного леса поднимается до 1000 м над уровнем моря. В предгорьях и на высотах 250–400 м произрастают еловые леса, однако они не образуют выраженного высотного пояса. По узким долинам притоков р. Камчатка ель поднимается вверх до 700–800 м, образуя смешанные древостои с каменной березой, а также спускается в долину Камчатки, где отмечена под пологом лиственничных лесов. Лиственница встречается на высотах до 1000 м, формируя субальпийские лиственничные редколесья и редины. На высотах 400–800 м над уровнем моря распространен пояс каменноберезовых лесов, представленный высокотравными, кустарничково-разнотравными и вейниковыми каменноберезняками. Единичные березы поднимаются до 1000 м. На высотах 700–800 м в подлеске каменноберезняков встречаются ольховый (на пологих склонах) и кедровый (на крутых каме-

нистых склонах) стланики. Субальпийский пояс стлаников фрагментарно выражен на высотах 850–1100 м. Верхняя граница пояса стлаников (на высотах 1000–1100 м) довольно размыта и представлена сочетаниями фрагментов каменноберезовых и лиственничных редколесий, сообществ ольховых и кедровых стлаников, участков субальпийских разнотравных лугов и лишайниково-кустарничковых горных тундр. Низкорослые куртины ольхового и кедрового стлаников встречаются здесь до высоты 1200 м.

Растительный покров вулканических плато Ключевской группы вулканов значительно нарушен и представлен разновозрастными серийными сообществами вулканических плато, шлаковых и лавовых полей, молодых морен современных ледников. Растительность склонов Ключевской группы вулканов подвержена воздействию современного вулканизма, что привело к формированию на значительных площадях длительнопроизводных белоберезняков, распространению тундроподобных пустошей в лесном поясе и лугов. Пояс горных тундр поднимается до высот 1600–1700 м над уровнем моря. Он представлен двумя высотными полосами: нижняя — с преобладанием шикшево-голубичных тундр, верхняя — с преобладанием ивковых тундр. Для тундрового пояса склонов Ключевской группы вулканов нами впервые детально описаны редкие сообщества кобрезиевников (из *Kobresia myosuroides*), относимых некоторыми авторами к особому типу растительности.

На восточном макросклоне Срединного хребта, до высот 250–300 м над уровнем моря, распространены лиственничные леса, занимающие холмы, предгорья, высокие террасы долины р. Быстрая и делювиальные шлейфы гор. По горным склонам на высотах 500–600 м распространены лиственничные редколесья с подлеском из кедрового стланика, достигающие до 700–800 м, выше сменяясь субальпийским поясом стлаников. На пологих склонах гор, на высотах 300–800 м, встречаются каменноберезовые леса, в нижней части пояса на пологих склонах они представлены высокотравными и кустарничково-разнотравными каменноберезняками с подлеском из *Sorbus sambucifolia*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea*. В верхней части лесного пояса встречаются каменноберезовые леса и редколесья с подлеском из кедрового стланика, достигающие до высот 800–900 м.

По сравнению с западным макросклоном Ключевской группы вулканов на восточном макросклоне Срединного хребта доля участия кедрового стланика в подлеске лиственничных и каменноберезовых редколесий заметно увеличивается. Это объясняется геологическими различиями восточного и западного макросклонов Центральной Камчатской депрессии, а также историей развития растительного покрова в голоцене и особенностями местообитаний. На высотах 800–950 м кедровый и ольховый стланики выходят из-под полога прямоствольного леса и формируют хорошо выраженный субальпийский стланиковый пояс. Здесь распространены сообщества вейниковых и папоротниковых ольховников, чередующиеся с разнотравными субальпийскими лугами. Формация кедрового стлани-

ка представлена кустарничковыми, зеленомошно-рододендроновыми, сфагновыми и лишайниковыми сообществами. На высотах более 1000 м пояс стлаников разрежен, фрагментарен, чередуется с участками горных лишайниково-кустарничковых тундр. Единичные экземпляры кедрового стланика могут подниматься до 1200 м. Выше пояса стлаников простирается горно-тундровый пояс с небольшими участками альпийских кустарничково-разнотравных лужаек в ложбинах стока и приснежниковых нивальных сообществ. Горные тундры распространены на высотах 1100 м и выше, они представлены лишайниково-кустарничковыми тундровыми сообществами и лишайниковыми сообществами на крутых щебнистых и каменистых склонах. Горные районы Срединного хребта отличаются преобладанием сообществ кедрового и ольхового стлаников и широким распространением горных кустарничково-лишайниковых тундр. Для скал и осыпей характерны разреженные группировки с участием петрофитов.

На Восточной Камчатке преобладают каменноберезовые леса, в горах — сообщества ольхового и кедрового стлаников. Болота занимают незначительные площади на приморских равнинах и представлены особым восточнокамчатским типом травяно-гипново-сфагновых грядово-озерково-мочажинных (аапа) болот. В окрестностях Кроноцкого озера встречаются лиственничные редколесья, на тихоокеанском побережье, в низовьях р. Новый Семячик, находится единственная на полуострове роща эндемичной пихты (*Abies gracilis*). Обширные площади на склонах гор занимают сообщества ольхового и кедрового стлаников.

Растительный покров Южной Камчатки характеризуется господством каменноберезовых лесов и сообществ камчатского гигрофильного крупнотравья, в горах — сообществ ольхового стланика и горных тундр. Сообщества кедрового стланика встречаются реже. Растительность крайнего юга полуострова (южнее Курильского озера) отличается господством сообществ ольхового стланика на приморских склонах и приморских тундр и травяно-гипново-сфагновых грядово-озерково-мочажинных (аапа) болот на равнинах. На крайнем юге полуострова высотные пояса растительности снижены вследствие низкой теплообеспеченности, высокой влажности и океаничности климата, здесь субальпийские кустарники распространены от морских побережий до 800 м над уровнем моря. Выше их сменяют горные тундры и участки гераниево-лжегравилатовых лугов (из *Geranium erianthum*, *Parageum calthifolium*).

В районах Камчатки, расположенных севернее 58° с.ш., и на о. Карагинский также наблюдается общая сниженность высотных растительных поясов. Здесь сообщества ольхового и кедрового стлаников распространены от побережья до 500–600 м над уровнем моря. На высотах 700–800 м преобладают горные тундры, выше 900 м — гольцы. Для о. Карагинский и северных районов Камчатки характерны голубично-шикшовые приморские тундры и бугристые болота с кедровым стлаником на многолетнемерзлых буграх.

Таким образом, растительность Камчатки отражает особые природные условия полуострова (высокая океаничность и влажность климата, горный рельеф,

современный вулканизм) и представлена различными по происхождению типами растительности и формациями. Ельники, пихтарники, чозенники, тополевики, ольшаники из ольхи пушистой, а также заросли камчатского крупнотравья являются реликтовыми охотскими формациями, сохранившимися на полуострове с раннего плейстоцена. Эти сообщества несут характерные черты, присущие растительности Южной Охотии, Сахалина и Курильских островов. Каменноберезняки также являются древней формацией, ведущей свое происхождение от раннеплейстоценовых субальпийских березовых лесов. Лиственничники, лиственничные редколесья и сообщества кедрового и ольхового стлаников широко распространены в Северной Корее, Анадырском и Пенжинском краях и Восточной Сибири. На Камчатке их появление связано с холодными климатическими периодами плейстоценовых оледенений. Горные тундры и нивальные луга — компоненты арктоальпийской растительности, также связанные своим происхождением с плейстоценовыми оледенениями. Кобрезиевые сообщества и петрофитные травянистые группировки континентальных районов Центральной Камчатки и Срединного хребта, по-видимому, являются дериватами травянистой растительности ксеротермических периодов. Материалы монографии предоставляют новую информацию для решения вопросов, связанных с историей растительного покрова Северо-Восточной Азии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров А.В. 1971. Биоэкологические особенности лиственницы курильской на Камчатке // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск. С.3–5.
- Абатуров А.В., Ефремов Д.Ф. 1965. Характеристика снежного покрова и сезонного промерзания почв в лесах центральной части полуострова Камчатки // Сб. трудов ДальНИИЛХ. Хабаровск. Вып.7. С.158–182.
- Абатуров А.В., Нестерова В.А. 1971. Микроклимат вырубок и сезонный рост подроста лиственницы // Лесн. хоз-во. № 3. С.58–61.
- Аболин Р.И. 1929. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилуйской равнины // Тр. Комис. по изучению ЯАССР. Л.: Изд-во АН СССР. Вып.10. 372 с.
- Аврамчик М.И. 1972. Лесная и кустарниковая растительность центральной части Анадырского бассейна // Лесоводственные исследования на севере Дальнего Востока. Магадан. С.47–85. (Тр. ДальНИИЛХ. Вып.14.)
- Агеенко А.С., Клинецов А.П. 1969. Леса о. Сахалина и Курил (Сахалинская обл.) // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная пром-сть. С.228–263.
- Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. 1985. Прикладная статистика: Исследование зависимостей. М.: Финансы и статистика. 487 с.
- Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности. Л.: Наука. 275 с.
- Александрова В.Д. 1971. Принципы зонального деления растительности Арктики // Ботан. журн. Т.56. № 1. С.3–21.
- Александрова В.Д. 1977. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Л.: Наука. 188 с. (Комаровские чтения. Вып.29.)
- Александрова В.Д. 1979. Проект классификации растительности Арктики // Ботан. журн. Т.64. № 12. С.1715–1730.
- Алексеев Е.В. 1927. Об основных понятиях лесоводственной типологии. Киев. 24 с.
- Алексеев Е.В. 1928. Типы Украинского леса: Правобережье. 2-е изд. Киев. 119 с.
- Алисов Б.П. 1957. Принципы климатического районирования // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 6. С.15–18.
- Алисов Б.П. 1969. Климат СССР. М.: Высшая школа. 104 с.
- Андреев А.И. 1937. Труды Г.Ф. Миллера о Сибири // Миллер Г.Ф. История Сибири. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.5–75.
- Андреев А.И. 1939. Жизнь и научные труды Степана Петровича Крашенинникова // Сов. Север. № 2. С.6–15.
- Атлас малонарушенных лесных территорий России. 2003 / Д.Е. Аксенов, Д.Б. Добрынин, М.Ю. Дубинин и др. (ред.). М.: МСОЭС. 187 с.
- Афанасьев В.А. 1974. Оценка влияния водопроницаемости почв на распространение лесных формаций в бассейне р. Камчатки // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР: Материалы V Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Магадан. С.105–109.
- Афанасьев К.С. 1956. Растительность Туркестанского хребта. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 278 с.

- Афони́на О.М. 2000. Бриофлора Чукотки: Дис. ... докт. биол. наук. СПб.: БИН РАН. 385 с.
- Афони́на О.М., Чернядьева И.В. 1995. Мхи российской Арктики: список видов и библиография // *Арктоа*. Т.5. С.99–142.
- Ахтямов М.Х. 2000. Синтаксономия растительности поймы реки Амур: Автореф. дис. ... докт. биол. н. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 42 с.
- Ахтямов М.Х. 2001. Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. Владивосток: Дальнаука. 138 с.
- Баландин С.А. 1978а. Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса). Ч. I // *Ботан. журн.* Т.63. № 4. С.603–612.
- Баландин С.А. 1978б. Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки. Ч. II // *Ботан. журн.* Т.63. № 5. С.712–721.
- Балмасова М.А. 1994. Каменноберезовые леса / Ю.Н. Нешатаев и др. (ред.) // *Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка)*. СПб. С.41–68. (Тр. Ботан. ин-та РАН. Вып.16.)
- Балмасова М.А., Нешатаева В.Ю. 1994. Пойменные леса // Там же. С.77–81.
- Банникова И.А. 1978. Высокогорный разнотравно-кобрезиевый луг в Восточном Хангае // *География и динамика растительного и животного мира МНР*. М. С.93–99.
- Банникова И.А. 1983. Растительный покров: Структура высотной поясности // *Горная лесостепь Восточного Хангая*. М. С.89–130.
- Банникова И.А., Измайлова Н.Н., Максимович С.В. 1980. Водный баланс и продуктивность высокогорного кобрезиевого луга в Восточном Хангае (МНР) // *Экология*. № 5. С.27–35.
- Баркалов В.Ю. 1984. Новые и редкие виды сосудистых растений Курильских островов // *Ботан. журн.* Т.69. № 12. С.1685–1690.
- Баркалов В.Ю. 1998. Флора Курильских островов: Автореф. дис. ... докт. биол. н. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 45 с.
- Баркалов В.Ю. 2002. Очерк растительности // *Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Междунар. Курильского проекта)*. Владивосток. С.35–66.
- Безайс Э.К. 1911. Условия почвообразования на Камчатке // *Материалы по изучению русских почв*. СПб. Вып.20. С.89–148.
- Белоусов В.И., Белоусова С.П. 1995. Извержение вулкана Шивелуч в 1964 г. (Камчатка) // *Вулканоология и сейсмология*. № 4–5. С.116–126.
- Берг Л.С. 1946. Открытие Камчатки и экспедиции Беринга 1725–1742 гг. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 379 с.
- Биркенгоф А.Л. 1938. Леса центральной части полуострова Камчатки // *Тр. СОПС АН СССР*. Сер. Камчат. Вып.6. 193 с.
- Биркенгоф А.Л. 1939. Заметки о камчатских аласах // *Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А.И. Герцена*. Т.21. С.35–49.
- Биркенгоф А.Л. 1940. Краткий очерк лесов центральной части полуострова Камчатки // *Камчатский сборник*. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.67–126.
- Блюменталь И.Х. 1990. Очерки по систематике фитоценозов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 224 с.
- Бобров Е.Г. 1970. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // *Новости систематики высших растений*. Вып.7. С.5–40.
- Бобров Е.Г. 1972. История и систематика лиственниц. Л.: Наука. 95 с. (Комаровские чтения. Вып.25.)
- Бобров Е.Г. 1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. 188 с.
- Бобыкина В.П. 1976. Общие черты морфологии и динамики береговой зоны океанического побережья Камчатки. М.: МГУ. Деп. ВИНТИ 2284-76. 15 с.



- Бокитько Н.М. 1949. Условия образования и характеристика Камчатского торфяного бассейна // Сб. материалов Камчат. научно-исслед. торфяной станции (1938–1948). Разд.1. Ч.1. М. Рукоспись. 590 с. (Рос. геол. фонд. Отдел торфа. № 30.)
- Большев Л.Н., Смирнов Н.В. 1983. Таблицы математической статистики. М.: Наука. 416 с.
- Борисов А.А. 1967. Климаты СССР. М.-Л.: Гидрометеиздат. 296 с.
- Борисов А.А. 1970. Климатография Советского Союза. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 331 с.
- Борисов А.А. 1975. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 432 с.
- Боч М.С. 1983. Северокамчатская провинция аапа-бугристых болот // Тез. докл. VII Делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва (Донецк, 1983 г.). Л.: Наука. С.129–130.
- Боч М.С. 1986. О классификации болотной растительности (на примере сфагновых топей Северо-Запада РСФСР) // Ботан. журн. Т.71. № 9. С.1182–1192.
- Боч М.С. 1999. Система болот Крутогоровское и Большое Колпаковское // Водно-болотные угодья России. М. Т.2. С.81–82.
- Боч М.С., Мазинг В.В. 1979. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука. 187 с.
- Боярская Т.Д., Малаева Е.М. 1967. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде. М.: Наука. 201 с.
- Брайцева О.А., Евтеева И.С. 1967. К истории ели и пихты на Камчатке в четвертичное время // Вопр. географии Камчатки. Вып.5. С.144–145.
- Брайцева О.А., Кирьянов В.Ю., Сулержицкий Л.Д. 1985. Маркирующие прослои голоценовой тefры Восточной вулканической зоны Камчатки // Вулканология и сейсмология. № 5. С.80–96.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В. 1966. Четвертичные отложения Центральной Камчатской депрессии и их значение для расчленения молодых вулканогенных пород Камчатки // Стратиграфия вулканогенных формаций Камчатки. М.: Наука. С.84–91.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В. 1974. Четвертичные оледенения / И.В. Луцицкий (ред.) // Камчатка, Курильские и Командорские острова: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С. 402–425.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупкина Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука. 227 с.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В., Кирьянов В.Ю. 1995. Последнее кальдерообразующее извержение на Камчатке (вулкан Ксудач) 1700–1800 <sup>14</sup>С лет назад // Вулканология и сейсмология. № 2. С.30–49.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В., Сулержицкий Л.Д., Певзнер М.М. 1997. Геология и параметры крупнейших эксплозивных извержений на Камчатке за последние 10 тыс. лет // Российская наука: выстоять и возродиться. М.: Наука. С.237–244.
- Быкасов В.Е. 1985. Высотная поясность ландшафтов Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып.9. С.24–29.
- Быков Б.А. 1960, 1962, 1965. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата. Т.1. 316 с.; Т.2. 436 с.; Т.3. 462 с.
- Былинкина А. А. 1954. К исследованию сухих речек Ключевского вулкана // Тр. Лаборатории вулканологии АН СССР. М. Вып.8. С.236–242.
- Вакин Е.А., Декусар З.Б., Сerezников А.И., Спиченкова М.В. 1976а. Гидротермы Кошелевского вулканического массива // Гидротермальные системы и термальные поля Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.58–84.
- Вакин Е.А., Кирсанов И.Т., Кирсанова Т.П. 1976б. Термальные поля и горячие источники Мутновского вулканического района // Там же. С.85–114.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. 232 с.
- Василевич В.И. 1975. Некоторые проблемы классификации фитоценологических объектов // Ботан. журн. Т.60. № 5. С.617–626.

- Василевич В.И. 1980. Эвристико-статистический метод классификации растительности // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука. С.18–31.
- Василевич В.И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 247 с.
- Василевич В.И. 1985. О методах классификации растительности // Ботан. журн. Т.70. № 12. С.1596–1604.
- Василевич В.И. 1989. Современные представления о растительном сообществе // Ботан. журн. Т.74. № 8. С.1100–1107.
- Василевич В.И. 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботан. журн. Т.80. № 6. С.28–39.
- Васильев В.Н. 1936. Оленьи пастбища Анадырского края // Тр. Арктического ин-та. Т.62. С.9–104.
- Васильев В.Н. 1937. Растительный покров Малого Хингана // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. Ботан. Т.2. С.103–272.
- Васильев В.Н. 1941. Каменная береза (*Betula ermanii* Cham. s.l.): Экология и ценология // Ботан. журн. Т.26. № 2–3. С.172–206.
- Васильев В.Н. 1942. К систематике и географии дальневосточных берез // Ботан. журн. Т. 27. № 1–2. С.3–19.
- Васильев В.Н. 1944а. О взаимоотношениях «маньчжурской» и «охотской» растительности и флоры // Ботан. журн. Т.29. № 5. С.161–170.
- Васильев В.Н. 1944б. Растительность северной части вулканического кольца Тихого океана // Изв. ВГО. Т.76. Вып.5. С.223–240.
- Васильев В.Н. 1946. Краткий очерк растительности Курильских островов // Природа. № 6. С.40–53.
- Васильев В.Н. 1950. Дальневосточные ели секции *Omorica* Willkm. // Ботан. журн. Т.35. № 5. С.498–511.
- Васильев В.Н. 1956. Растительность Анадырского края. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 218 с.
- Васильев В.Н. 1957. Флора и палеогеография Командорских островов. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 260 с.
- Васильев В.Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Вып.3. С.361–457.
- Васильев Н.Г. 1963. Краткий очерк лесной растительности бассейна р. Имана. Владивосток. С.3–25. (Комаровские чтения. Вып.12.)
- Васильев Н.Г. 1965. Долинные леса Приморского края и перспективы их использования // Вопросы лесной биогеоценологии: Материалы науч. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск. С.72–78.
- Васильев Н.Г. 1984. Особенности распределения высокогорной лесной растительности северо-западной Пацифики // Растительный покров субарктических высокогорий и проблема аркто-альпийских флористических связей: Тез. докл. всесоюз. конф. Апатиты. С.6–7.
- Васильев Н.Г., Степанова К.Д. 1971. Высотная поясность растительности вулкана Шивелуч // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Т.1. С.164–168.
- Васильев Н.Г., Чумин В.Т. 1979. Основные ассоциации кедрового стланика на южном побережье Охотского моря // Проблемы ботаники. Вып.14. № 2. С.47–51.
- Васильев Н.Г., Чумин В.Т. 1986. Высокогорная растительность южного побережья Охотского моря // Растительный покров высокогорий. Л. С.101–105.
- Васильев Я.Я. 1947. Камчатская травяно-лиственнолесная область // Геоботаническое районирование СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.61–62.

- Васильев Я.Я., Городков Б.Н., Ильинский А.П., Лавренко Е.М., Прозоровский А.В., Шифферс Е.В. 1940. О новой «Карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000» // Сов. ботаника. № 3. С.49–58.
- Васильев Я.Я., Уханов В.В. 1949. Род *Abies* Mill. // Деревья и кустарники СССР. М.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.53–103.
- Взнуздаев Н.А., Карпачевский Л.О. 1960. «Сухие реки» Камчатки // Природа. № 5. С.103–104.
- Виноградова В.М., Юрцев Б.А. 1980. Род *Vaccinium* // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып.8. С.144–155.
- Власов Г.М., Чемяков Ю.Ф. 1950. Основные этапы формирования рельефа полуострова Камчатки в четвертичный период и его геоморфологическое районирование // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т.57. Вып.3. С.262–272.
- Влодавец В.И., Пийп Б.И. 1957. Каталог действующих вулканов Камчатки // Бюл. Вулканол. станции. № 25. С.5–95.
- Волкова Е.А. 1986. Высокогорная растительность хребтов южной Монголии // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С.105–109.
- Волкова Е.А. 1994. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб. 132 с. (Тр. БИН РАН. Вып. 14.)
- Волкова Е.А. 1997. Система зонально-секторного распределения растительности на Евразийском континенте // Ботан. журн. Т.82. № 8. С.18–34.
- Вологовский К.А., Чевычелов А.П. 1991. Каменноберезовые леса Якутии // Ботан. журн. Т.76. № 6. С.831–839.
- Воробьев Д.В. 1953. Типы лесов Европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР. 452 с.
- Воробьев Д.П. 1937. Растительность южной части побережья Охотского моря // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. Т.2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.19–102.
- Воробьев Д.П. 1947. Растительность Курильских островов // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т.79. Вып.4. С.473–474.
- Воробьев Д.П. 1956. Материалы к флоре Курильских островов // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. Т.3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.3–79.
- Воробьев Д.П. 1963. Растительность Курильских островов. М.-Л. 92 с.
- Воробьев Д.П. 1968. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. М.-Л. 277 с.
- Воробьев Д.П. 1981. Семейство Сосновые — *Pinaceae* // С.С. Харкевич (ред.). Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука. С.60–62.
- Ворошилов В.Н. 1966. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука. 477 с.
- Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука. 672 с.
- Вяткина М.П., Казаков Н.В., Муравьев Я.Д. 2004. Динамика растительности и почв в долине ледника Бильченко (Камчатка) // Тез. докл. 13-го гляциологич. симп. «Сокращение гляциосферы: факты и анализ». СПб., 24–28 мая 2004. СПб. С.54–55.
- Гавва О.И. 1972. Развитие почвенной эрозии на Камчатке // Камчатская лесная опытная станция — производству. Петропавловск-Камчатский. С.29–31.
- Гавва О.И. 1973. Процессы эрозии почв на Камчатке, их последствия и возможные способы защиты // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан. С.102–104.
- Геншель Л.М. 1908. Отчет по исследованию лесов полуострова Камчатки в лето 1907 г. // Тр. Съезда лесных чинов Приамурского управления гос. имуществ. Приложение № 42. Хабаровск. С.420–451.
- Геоботаническая карта СССР. М. 1:4 000 000. 1954. М.-Л.
- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. В.Д. Александрова, Т.К. Юрковская (ред.). Л.: Наука. 64 с.
- Геоботаническое районирование СССР. 1947. Е.М. Лавренко (ред.). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 152 с.

- Геологическая карта Камчатской области. 1976. Г.М. Власов (ред.). М 1: 1 500 000. М.: ГУГК СССР.
- Геоморфологическое районирование СССР. 1947. К.К. Марков (ред.). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 172 с.
- Геоморфологическое районирование СССР и прилегающих морей. 1980. М.: Наука. 343 с.
- Гептнер А.Р., Скиба Л.А., Лупикина Е.Г. 1965. Попытка корреляции верхнего плейстоцена Камчатки и Чукотки // Корреляция антропогенных отложений Северной Евразии. М.: Наука. С.99–112.
- Герасимов И.П., Ильина Л.П. 1960. Современный вулканизм и почвообразование на Камчатке // Изв. СО АН СССР. № 10. С.84–93.
- Голубицкая И.Н., Нешатаева В.Ю. 1985. Взаимосвязи сообществ ольхового и кедрового стлаников на Восточной Камчатке // Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Петропавловск-Камчатский. С.64–70.
- Голубицкая И.Н., Нешатаева В.Ю. 1994. Сообщества ольхового стланика / Ю.Н. Нешатаев, В.Ю. Нешатаева, А.Т. Науменко (ред.) // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С.107–118. (Тр. Ботан. ин-та РАН. Вып. 16.)
- Горовой П.Г., Шаповал И.И., Васильев Н.Г. 1974. Высокогорная флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская обл.). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.5–42. (Комаровские чтения. Вып.21.)
- Городков Б.Н. 1935а. Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. Т.1. С.7–84.
- Городков Б.Н. 1935б. Растительность тундровой зоны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 142 с.
- Городков Б.Н. 1938. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.297–354.
- Горчаковский П.Л. 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука. 283 с.
- Горчаковский П.Л., Куваев В.Б. 1985. Экологические аспекты вертикальной дифференциации растительного покрова в бореальных высокогорьях // Экология. № 3. С.12–20.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.П. 1977. Верхняя граница леса в горах бореальной зоны СССР и ее динамика // Ботан. журн. Т.62. № 11. С.1560–1571.
- Горшков Г.С., Боговяленская Г.Е. 1965. Вулкан Безымянный и особенности его последнего извержения (1955–1963 гг.). М.: Наука. 170 с.
- Горшков Г.С., Дубик Ю.М. 1969. Направленный взрыв на вулкане Шивелуч // Вулканы и извержения. М.: Наука. С.3–38.
- Гречишкин Л.А. 1935. Геологический очерк восточного побережья Камчатки // Тр. Нефтяного геол.-развед. ин-та. Сер.А. Вып.72.
- Григорьев А.А., Будыко М.И. 1959. Классификация климатов СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 3. С.3–18.
- Гришин С.Ю. 1987. Ель и лиственница на верхнем пределе распространения в Ключевской группе вулканов (Камчатка) // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.151–161.
- Гришин С.Ю. 1988а. Верхняя граница леса в Ключевской группе вулканов (Камчатка) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток: ДВО РАН. С.193–201.
- Гришин С.Ю. 1988б. Структура растительности экотона верхней границы леса на сопке Дальняя-Плоская (Камчатка). Владивосток: ДВО РАН. С.159–175. (Комаровские чтения. Вып.35.)
- Гришин С.Ю. 1990. Структура и динамика растительности экотона верхней границы леса в Ключевской группе вулканов: Автореф. дис. ... канд. биол. н. Владивосток: ДВО РАН. 20 с.
- Гришин С.Ю. 1992. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола // Ботан. журн. Т.77. № 1. С.92–100.

- Гришин С.Ю. 1993. Особенности поясности растительности Ключевской группы вулканов. Владивосток: Дальнаука. С.95–117. (Комаровские чтения. Вып.38.)
- Гришин С.Ю. 1996. Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов. Владивосток: Дальнаука. 154 с.
- Гришин С.Ю. 2000. Заметки о фитогеографии Северных Курил // Изв. РГО. Т.132. Вып.4. С.65–76.
- Гришин С.Ю. 2003. Крупнейшие извержения XX века на Камчатке и Курильских островах и их влияние на растительность // Изв. РГО. Т.135. Вып.3. С.19–28.
- Гришин С.Ю., Баркалов В.Ю., Кузнецова Т.А. 2004. Растительный покров острова Онекотан (Курильские острова). Владивосток: Дальнаука. С.63–84. (Комаровские чтения. Вып.51.)
- Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Левус А.П. 1997. Влияние катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка, 1907 г.) на лесную растительность. Владивосток: Дальнаука. С.210–244. (Комаровские чтения. Вып.43.)
- Гришин С.Ю., Крестов П.В., Якубов В.В., дел Морал Р.О. 1997. О зарастании отложений извержения вулкана Ксудач // Ботан. журн. Т.82. № 6. С.92–103.
- Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Якубов В.В. 2000. Восстановление растительности на вулкане Шивелуч после катастрофы 1964 г. Владивосток: Дальнаука. С.73–104. (Комаровские чтения. Вып.46.)
- Гришин С.Ю., Якубов В.В. 1993. Материалы к флоре и растительности верховий р. Ича (Срединный Камчатский хребет). Владивосток: Дальнаука. С.74–113. (Комаровские чтения. Вып.41.)
- Гроссет Г.Э. 1959а. Кедровый стланик: материалы к изучению и хозяйственному использованию // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. ботан. Вып.12. 143 с.
- Гроссет Г.Э. 1959б. К изучению экологии кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.64. Вып.2. С.85–96.
- Грушин М.И. 1961. Лесные ресурсы Камчатки // Сырьевые ресурсы Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР. С.164–169.
- Действующие вулканы Камчатки. 1991. С.А. Федотов, Ю.П. Мазуренков (ред.). М.: Наука. Т.1. 302 с.; Т.2. 415 с.
- Делемень И.Ф. 1990. Изменения в структуре растительного покрова при эксплуатации Паужетского гидротермального месторождения // Вопр. географии Камчатки. Вып.10. С.121–126.
- Демьянов В.А. 1988. О понятиях «редколесье» и «редина» в тундроведении // Ботан. журн. Т.73. № 9. С.1313–1318.
- Дервиз-Соколова Т.Г. 1976. Ивнячковые сообщества Чукотки. Ч. I. Формация *Salix rotundifolia* Trautv. // Биол. науки. № 6. С.103–107.
- Дирксен В.Г., Дирксен О.В. 2006. Динамика растительности после катастрофического извержения 7600 лет назад на Камчатке // Ботан. журн. Т. 91. № 5. С.674–692.
- Дитмар К.Г. 1901. Поездки и пребывание в Камчатке в 1851–1855 гг.: Исторический отчет по путевым дневникам. СПб. Ч.1. Х+756 с.
- Дмитриева Е.В. 1978. Кедровый стланик на южном пределе своего распространения (таксационно-типологическая характеристика) // Ботан. журн. Т.63. № 9. С.1352–1358.
- Добрецова Л.А. 1961. Ерниковые формации в бассейне Вилноя // Материалы по растительности Якутии. Л. С.58–68.
- Докучаева В.Б. 1980. Горно-тундровая растительность хребта Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг (верховья Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.93–109.
- Докучаева В.Б. 1985. Растительность юго-восточных отрогов хребта Большой Анначаг // Пояса редколесий верховий Колымы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.44–63.
- Дробов В.П. 1927. Краткий очерк растительности Ленско-Алданского плато // Материалы Комис. по изучению ЯАССР. Л.: Изд-во АН СССР. Вып.8. 83 с.

- Дылис Н.В. 1961. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. 210 с.
- Дыренков С.А. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. 174 с.
- Егорова И.А. 1982а. История развития растительности Камчатки в голоцене // Тез. докл. VII Сессии Дальневост. регион. науч. совета по проблеме АН СССР «Биол. основы рациональн. использ., преобраз. и охраны растительн. мира». Петропавловск-Камчатский. С.43.
- Егорова И.А. 1982б. История развития растительности Камчатки в голоцене // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М. С.220–224.
- Елагин И.Н. 1961. В каменноберезняках Камчатки // Природа. № 1. С.106–107.
- Елагин И.Н. 1963а. Эколого-фенологическая характеристика каменноберезовых лесов Центральной Камчатской депрессии // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.229–258.
- Елагин И.Н. 1963б. Заросли ольхового стланика на Камчатке // Там же. С.313–323.
- Елагин И.Н. 1966. Эколого-фенологическая характеристика зарослей *Betula exilis* Sukacz. в горах Камчатки // Ботан. журн. Т.51. № 2. С.253–256.
- Еленевский Р.А. 1940. Горные луга Евразии как ландшафтно-географическое явление // Землеведение. Отд. геогр. Нов. сер. Т.1 (41). С.72–100.
- Епова Н.А. 1962. К характеристике тополевых лесов (*Populus suaveolens* Fisch.) юго-восточного побережья озера Байкал // Изв. Вост.-Сиб. отд. Геогр. о-ва СССР. Т.60. С.39–55.
- Еремин В.М., Раскатов П.Б. 1974. Анатомическое строение коры пихт Советского Союза // Ботан. журн. Т.59. № 5. С.680–688.
- Естественноисторическое районирование СССР. 1947. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 374 с.
- Ефремов Д.Ф. 1969. Леса Камчатки // Леса Дальнего Востока. М. С.212–227.
- Ефремов Д.Ф. 1973а. Лиственничники центральной части Камчатки (экология, типология, особенности роста и формирования). Автореф. дис. ... канд. с.-х. н. Хабаровск: ДальНИИЛХ. 34 с.
- Ефремов Д.Ф. 1973б. О генезисе лиственничных лесов центральной части Камчатки // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока: Сб. тр. ДальНИИЛХ. М. Вып.13. С.68–84.
- Ефремов Д.Ф. 1973в. Типы лиственничных лесов центральной части Камчатки // Там же. С.130–160.
- Замятнин Б.Н. 1951. *Betulaceae* С.А. Agardh. // Деревья и кустарники СССР. М.-Л. Т.2. С.264–289.
- Зарецкая Н.Е. 2001. Радиоуглеродные исследования торфяников и хронология событий голоцена Южной Камчатки и Волго-Окского междуречья. Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. н. М.: Геол. ин-т РАН. 24 с.
- Заславская Т.М. 1989. Очерк растительности тундровой части Анойского нагорья (Западная Чукотка) // Ботан. журн. Т.74. № 11. С.1634–1645.
- Зархина Е.С. 1969. Топольевые леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесн. пром-сть. С.188–196.
- Зархина Е.С. 1986. Фациальная структура дальневосточных тополевок // Проблемы рационального лесопользования на Дальнем Востоке. Хабаровск: ДальНИИЛХ. С.31–40.
- Захарихина Л.В. 2001. Почвы Западной Камчатки и их охрана в районах техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. н. М.: МГУ. 23 с.
- Захарихина Л.В. 2004. Некоторые особенности преобразования вулканических пеплов в процессе почвообразования // Вулканология и сейсмология. № 3. С.54–62.
- Захарихина Л.В., Шоба С.А. 2003. О динамике почвообразования в условиях активного вулканизма // Вестник Моск. ун-та. Сер.17. Почвоведение. № 4. С.55–62.
- Захарихина Л.В., Литвиненко Ю.С. 2008. Роль вулканических пеплов в формировании почвенно-растительного покрова в зоне современного эксплозивного вулканизма // Вулканология и сейсмология. № 1. С.19–34.

- Зонн С.В., Карпачевский Л.О., Стефин В.В. 1963. Лесные почвы Камчатки. М.: Изд-во АН СССР. 264 с.
- Зонов Ю.Б., Какорина Г.А., Ромашкова Н.И. 1977. Особенности заселения пионерной растительностью первичного субстрата в пределах верхнего высотного пояса Авачинской группы вулканов // Вопросы географии побережий и шельфа дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С.145–158.
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. 1999. Карта. М 1 : 8 000 000. Г.Н. Огуреева (ред.). М.: МГУ.
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. 1999. Г.Н. Огуреева (ред). Пояснительный текст и легенда к карте. М.: МГУ. 64 с.
- Иванов Н.Н. 1956. Климатические области Евразии // Учен. зап. ЛГПИ им. А.И. Герцена. Т.116. С.103–158.
- Иванов Н.Н. 1959. Пояса континентальности Земного шара // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т.31. Вып.5. 224 с.
- Ивашкевич Б.А. 1929. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть. № 10–12. С.36–44.
- Ивашкевич Б.А. 1933. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.-Хабаровск. 167 с.
- Игнатов М. С., Афонина О. М. 1992. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. Т.1. № 1–2. С.1–85.
- Измайлова Н.Н. 1986. Особенности водного режима растений высокогорий Восточного Хангая МНР // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 178–186.
- Ильина И.С. 1975. Некоторые вопросы объективизации геоботанического районирования // Докл. Ин-та Сибири и Дальнего Востока. № 48. С.49–55.
- Ипатов В.С. 1990. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Ботан. журн. Т.75. № 10. С.1380–1388.
- Ипатов В.С. 1998. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та. 93 с.
- Ипатов В.С. 2000. Методы описания фитоценоза. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та. 55 с.
- Ипатов В.С., Герасименко Г.Г. 1992. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. № 4. С.3–9.
- Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. 1991. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Ботан. журн. Т.76. № 6. С.818–830.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та. 316 с.
- Исаченко А.Г. 1985. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 320 с.
- Исаченко Г.А. 1999. Методы полевых ландшафтных исследований и ландшафтно-экологическое картографирование. СПб: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та. 111 с.
- Исаченко Т.И. 1962. Принципы и методы генерализации при составлении геоботанических карт крупного, среднего и мелкого масштаба // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.-Л. С.28–46.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С.10–22.
- Исаченко Т.И., Лукичева А.Н. 1956. Березовые и осиновые леса // Растительный покров СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. I. С.319–345.
- Кабанов Н.Е. 1937. Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. бот. Т.2. С.273–332.
- Кабанов Н.Е. 1940. Лесная растительность советского Сахалина. Владивосток: ДВФ АН СССР. 212 с.

- Кабанов Н.Е. 1963. Типы лиственничных лесов Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.12–125.
- Кабанов Н.Е. 1964. Зарастание песков «сухих» речек в Центральной Камчатке // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. Вып.3. № 12. С.62–70.
- Кабанов Н.Е. 1969. Леса Камчатской области // Леса СССР. М.: Наука. Т.4. С.714–740.
- Кабанов Н.Е. 1972. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. М.: Наука. 137 с.
- Кабанов Н.Е. 1973. Особенности ареала и высотные пределы распространения каменной березы (*Betula ermanii* Cham. s.l.) в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука. С.75–88.
- Кабанов Н.Е. 1977. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М.: Наука. 175 с.
- Казakov Н.В. 2000. Схема классификации почв горного тундролесья Центральной Камчатки // Тр. Камчат. ин-та экологии и природопользования. Петропавловск- Камчатский: Камчатский печатный двор. Вып.1. С.25–34.
- Казakov Н.В. 2002. Схема классификации почв горных тундр и стлаников Центральной Камчатки // Почвоведение. № 10. С.115–121.
- Казakov Н.В. 2004. Закономерности развития почвенного покрова кедровостлаников горно-лесотундрового пояса Камчатки // Тр. Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. Вып.5. С.111–130.
- Камчатка XVII–XX вв. Историко-географический атлас. 1997. Н.Д. Жданов, Б.П. Полевой (ред.). М. 112 с.
- Камчатка, Курильские и Командорские острова: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. 1974. И.В. Лучицкий (ред.). М.: Наука. 440 с.
- Карамышева З.В. 1986. Основные черты высокогорной растительности Монгольской народной республики // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С.121–127.
- Карамышева З.В., Рачковская Е.И. 1969. Геоботаническое районирование // Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука. Ч.1. С.17–31.
- Карев Г.И. 1930. Геоботанический очерк района с. Козыревск-Ключи и участков Кирганик-Мильково и Верхнекамчатск-Шаромы // Материалы Среднекамчатской экспедиции АКО 1930 г. Петропавловск-Камчатский. Рукопись / Фонды Гос. архива Камчатской обл. Фонд № 544. Опись 1. 428 с.
- Карев Г.И. 1931. Опыт типологии лесов долины р. Камчатки // Материалы Лесоисследовательской экспедиции АКО 1931 г. Петропавловск-Камчатский. Рукопись / Фонды Гос. архива Камчатской обл. Фонд № 544. Опись 1. 27 с.
- Карев Г.И. 1933. Типы лесов долины р. Камчатки: Научный отчет НИС АКО // Материалы Лесоисследовательской экспедиции АКО 1931 г. Петропавловск-Камчатский. Рукопись / Фонды Гос. архива Камчатской обл. Фонд № 544. Опись 1. 76 с.
- Карпачевский Л.О. 1968. Загадка природы или тайна истории (о *Abies gracilis* Kom.) // Природа. № 3. С.78–81.
- Карпачевский Л.О., Взнуздаев Н.А. 1962. К характеристике лесных вулканических почв центральной части долины р. Камчатки // Тр. Первой Сибир. конф. почвоведов. Красноярск. С.239–254.
- Карпачевский Л.О., Метельцева Е.П. 1966. К истории хвойных лесов на Камчатке // Ботан. журн. Т.51. № 1. С.119–124.
- Карпачевский Л.О., Турков В.Г. 1972. К характеристике растительности и почв южного склона вулкана Шивелуч // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. № 8. С.119–126.
- Катенин А.Е. 1981. Структура растительного покрова территории Гильмимлинейских термальных источников // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука. С.41–77.



- Кац Н.Я. 1948. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: Географгиз. 320 с.
- Кац Н.Я. 1963. О типах выпуклых болот на побережьях западных морей СССР // Учен. зап. Тартус. ун-та. Вып.145. Тр. по ботанике. № 7. С.74–76.
- Кац Н.Я. 1971. Болота Земного шара. М.: Наука. 295 с.
- Классификация и диагностика почв России. Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева (ред.). 2004. Смоленск: Ойкумена. 342 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. В.В. Егоров, В.Н. Фридланд, Е.Н. Иванова (ред.). 1977. М.: Колос. 225 с.
- Классификация нелесных и лесных, не покрытых лесом земель Камчатки и система хозяйственных мероприятий по созданию или восстановлению на них леса. 1982. Хабаровск: ДальНИИЛХ. 32 с.
- Кожевников А.Е. 1988. Семейство сытевые, осоковые — *Cyperaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т.3. Л.: Наука. С.175–403.
- Кожевников Ю.П. 1974а. Флора и экологические условия района Телекайской чозениевой роши (Центральная Чукотка) // Ботан. журн. Т.59. № 4. С.326–334.
- Кожевников Ю.П. 1974б. Анализ флоры Телекайской роши и ее окрестностей (Центральная Чукотка) // Ботан. журн. Т.59. № 7. С.782–792.
- Кожевников Ю.П. 1989. География растительности Чукотки. Л.: Наука. 175 с.
- Кожемяко Н.Н. 1963. Природные районы бассейнов рек Авачи и Паратунки // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР. С.27–35.
- Козицкая Л.Т., Разживин В.Ю. 1985. Реликтовые криоксерофитные сообщества запада Чукотского полуострова и их почвы // Экология. № 3. С.32–38.
- Колаковский А.А. 1937. Растительность Бзыбского известкового хребта как кормовая база для животноводства. Сухуми. 78 с.
- Колаковский А.А. 1940. Растительность альпийских хребтов Таймас и Эрцог в Абхазии // Тр. Тбилис. ботан. ин-та. Т.7. С. 1–78.
- Колесников Б.П. 1937. Чозения и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. ДФ АН СССР. Сер. ботан. Т.2. С.703–800.
- Колесников Б.П. 1947. Лиственничные леса Средне-Амурской равнины // Тр. Дальневост. базы им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. ботан. Владивосток. Вып.1. С.3–73.
- Колесников Б.П. 1956. Состояние советской лесной типологии и проблемы генетической классификации типов леса // Изв. СО АН СССР. № 2. С.109–122.
- Колесников Б.П. 1958. О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР // Изв. СО АН СССР. № 4. С.113–124.
- Колесников Б.П. 1961а. Изученность растительного мира Камчатской области и задачи научно-исследовательских работ // Сырьевые ресурсы Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР. С.143–159.
- Колесников Б.П. 1961б. Растительность // Дальний Восток (Физико-географическая характеристика). М.: Изд-во АН СССР. С.183–245.
- Колесников Б.П. 1963. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов // Вопр. географии Дальнего Востока. Хабаровск. Вып.6. С.158–182.
- Колесников Б.П. 1969. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во. 106 с.
- Колесников Б.П. 1974. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. № 2. С. 3–20.
- Колищук В.Г. 1971. Стелющиеся древесные растения (эколого-морфологический анализ): Автореф. дис. ... докт. биол. н. Львов. 40 с.

- Комаров В.Л. 1901. Флора Маньчжурии // Тр. СПб. ботан. сада. Т.1. С.175–190.
- Комаров В.Л. 1911. Два года на Камчатке: Ботанический отдел Камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского. М. 46 с.
- Комаров В.Л. 1912. Путешествие по Камчатке в 1908–1909 гг. // Камчатская экспедиция Ф.П. Рябушинского. Ботан. отд. СПб. Вып.1. 456 с.
- Комаров В.Л. 1927–1930. Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. 339 с.; Т.2. 369 с.; Т.3. 210 с.
- Комаров В.Л. 1934. Род *Abies* Mill. // Флора СССР. М.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.134–142.
- Комаров В.Л. 1937. Растительность морских берегов полуострова Камчатки // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. Т.2. С.7–17.
- Комаров В.Л. 1940. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.5–52.
- Комаров В.Л. 1950. Путешествие по Камчатке в 1908–1909 гг. // Избр. соч. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.6. 528 с.
- Комаров В.Л. 1951. Флора полуострова Камчатки. Ч. I // Избр. соч. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.7. С.5–506.
- Комаров В.Л. 1953. Краткий очерк растительности Сибири // Избр. соч. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.9. С.9–178.
- Кондратьев В.И. 1974. Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат. 204 с.
- Кондратьев В.И. 1983. Климат Петропавловска-Камчатского. Л.: Гидрометеиздат. 167 с.
- Корниенко С.Д. 1932. Отчет по лесоисследовательским работам, проведенным в долине р. Камчатки в полевой период 1932 г. экспедицией НИС АКО. Петропавловск-Камчатский / Фонды Гос. архива Камчатской обл. Фонд 544. Опись 1. № 66. 93 с.
- Коровин Е.П., Короткова Е.Е. 1945. Типы растительности Средней Азии // Тр. Среднеазиат. гос. ун-та. Нов. сер. Биол. науки. Кн.2. Вып.8. С.3–25.
- Королев Ю.Б. 1987. Растительность гольцового пояса Верхнеколымского нагорья // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.44–53.
- Коропачинский И.Ю. 1989. Отдел *Pinophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т.4. С.9–25.
- Коропачинский И.Ю., Ветовская Т.Н. 2002. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 707 с.
- Котляров И.И. 1972. Основные типы долинных лиственничников юга Магаданской области // Тр. ДальНИИЛХ. Вып.14. С.22–46.
- Котляров И.И. 1973. Заросли кедрового стланика на Охотском побережье // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР (Материалы V Всесоюз. симпоз. «Биол. пробл. Севера»). Магадан. С.208–214.
- Котляров И.И. 1977. Строение, рост и продуктивность кедровостланиковых зарослей // Экспресс-информ. ЦБНТИ. Сер. лесовед. и лесоводство. Вып.28. 31 с.
- Котляров И.И. 1978. К экологии кедрового стланика Охотского побережья // Экология. № 5. С.87–90.
- Кочерьян В.М. 1990. Влияние кедрового стланика на вулканические почвы Камчатки: Автореф. дис. ... канд. биол. н. М.: МГУ. 23 с.
- Краевая Т.С. 1964. Сухие реки районов Ключевской и Авачинской группы вулканов // Вопр. географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский. Вып.2. С.56–62.
- Красная книга Камчатки. Т.2. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы. 2007. О.А. Черныгина (ред.). Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 341 с.
- Красная книга России: правовые акты. 2000. М. 143 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М.: КМК. 855 с.

- Красная книга РСФСР (растения). 1988. М.: Росагропромиздат. 590 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 1978. М.: Лесн. пром-сть. 460 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений (2-е изд.). 1984. М.: Лесн. пром-сть. Т. 2. 480 с.
- Красюк А.А. 1928. Полуостров Камчатка и его колонизация. Отчет Переселенческой экспедиции. Рукопись. Владивосток: Дальневост. переселен. управление / Фонды Гос. архива Камчатской обл. Фонд № 544. Опись 1. 450 с.
- Крашенинников С.П. 1755. Описание земли Камчатки. СПб.: Изд-во Академии наук. Т.1. 438 с.
- Крестов П.В. 2004. Растительный покров Командорских островов // Ботан. журн. Т.89. № 11. С.1740–1762.
- Кречетов Н.И., Шейнгауз А.С. 1969. Лесной фонд // Леса Дальнего Востока. М.: Лесн. пром-сть. С.13–33.
- Крохин Е.М. 1936. Заметка о пихтарнике в долине реки Семлячик (Камчатка) // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т.68. Вып.4. С.586–588.
- Крылов А.Г. 1984. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука. 181 с.
- Куваев В.Б. 1985. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М.: Наука. 78 с.
- Куваев В.Б., Стецура Н.Н. 1983. Моховые аянские ельники в восточной части хребта Тукурингра // Ботан. журн. Т.68. № 9. С.1197–1206.
- Куминова А.В. 1936. Очерк растительности Алданского района Якутской АССР // Тр. Томс. гос. ун-та. 1936. Т.90. С.1–56.
- Куминова А.В. 1957. Геоботаническое районирование горного Алтая // Доклады 7-й науч. конф. Томского гос. ун-та. Томск. Вып.3.
- Куминова А.В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 450 с.
- Куминова А.В. 1971. Дробное геоботаническое районирование части Алтае-Саянской геоботанической области (правобережье Енисея) // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск: Наука.
- Куминова А.В. (ред.). 1982. Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. 204 с.
- Куминова А.В., Маскаев Ю.М. 1976. Геоботаническое районирование // Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука. 424 с.
- Куницын Л.Ф. 1963а. Опыт природного районирования Камчатки // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР. С.7–26.
- Куницын Л.Ф. 1963б. Физико-географическое районирование Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 38. Вып. 2. С.164–175.
- Кушев С.Л., Ливеровский Ю.А. 1940. Геоморфологический очерк Центральной Камчатской депрессии. М.-Л.: Изд-во АН СССР.
- Лавренко Е.М. 1938. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.235–296.
- Лавренко Е.М. 1940. Степи СССР // Растительность СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.2. С.1–265.
- Лавренко Е.М. 1947. Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.9–13.
- Лавренко Е.М. 1948. О принципах ботанико-географического расчленения Палеарктики // Ботан. журн. Т.33. № 1. С.157–166.
- Лавренко Е. М. 1950. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.-Л. Вып.1. С.530–548.
- Лавренко Е. М. 1964. Типы вертикальной поясности растительности в горах СССР // Современные проблемы географии. М.: Наука. С.189–195.

- Лавренко Е. М. 1968. Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР // Основные проблемы геоботаники. Л. С.45–69.
- Лавренко Е. М. 1982. Растительные сообщества и их классификация // Ботан. журн. Т.67. № 5. С.572–580.
- Лавренко Е.М., Исаченко Т.И. 1976. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение Европейской части СССР // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. № 6. С.469–483.
- Лазарев Г.А. 2002. Истоцителное лесопользование в хвойных лесах Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы III науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2002 г. Петропавловск-Камчатский. С. 183–184.
- Левус А.П. 1981. Особенности корневых систем подроста ели аянской на Камчатке // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.93–106.
- Лесков А.И. 1947. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область // Геоботаническое районирование СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.23–24.
- Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. 1963. М.: Изд-во АН СССР. 371 с.
- Леса СССР. М 1: 2 500 000 (карта). 1990. А. С. Исаев (ред.). М., Госкомитет СССР по лесу. ГУГК СССР.
- Лесорастительное районирование Дальнего Востока. 1985. Хабаровск: ДальНИИЛХ. 47 с.
- Ливеровский Ю.А. 1940. Почвы Камчатки // Камчатский сборник. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.127–156.
- Ливеровский Ю.А. 1959. Почвы равнин Камчатского полуострова. М.: Изд-во АН СССР. 130 с.
- Липшиц С.Ю. 1936. К познанию флоры и растительности горячих источников Камчатки // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.45. № 2. С.143–158.
- Липшиц С.Ю., Ливеровский Ю.А. 1937. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчат. Вып.4. 220 с.
- Лобков Е.Г. 1986. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 291с.
- Лобков Е.Г. 1988. Вулканы и живые организмы: Экологические проблемы в биовулканологии // Новое в жизни, науке и технике. Сер. Биол. № 2. 65 с.
- Лобков Е.Г. 1999. Камчатка: Объекты всемирного природного наследия. М.: Логата. 152 с.
- Лукичева А.Н. 1956. Травяная растительность тихоокеанских островов // Растительный покров СССР (пояснительный текст к геоботанической карте). М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.500–503.
- Лукичева А.Н. 1963. Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 168 с.
- Любарский Л.В., Васильева Л.Н. 1975. Древоразрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 164 с.
- Любимова Е.Л. 1940. Некоторые данные о болотах западного побережья Камчатки // Камчатский сборник. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С. 157–180.
- Любимова Е.Л. 1961. Камчатка: Физико-географический очерк. М.: Географгиз. 190 с.
- Ляхов М.Е. 1961. О муссонности климата Камчатки // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. № 3. С.47–49.
- Ляхов М.Е. 1963. Влияние рельефа и морей на температуру воздуха Камчатки // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР. С.98–115.
- Мажитова Г.Г., Синельникова Н.В. 1992. Динамика почв и растительности поймы реки Амгуэма (Восточная Чукотка) в районе предполагаемого гидростроительства // География и природные ресурсы. № 3. С.124–132.
- Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. 1989. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* (*Salicaceae*) в Магаданской области // Ботан. журн. Т.74. № 5. С.601–613.

- Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. 1991. Особенности экологии чозении толокнянколистной *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. (*Salicaceae*) // Экология. № 2. С.13–21.
- Малинин В.К. 1912. Леса долины реки Камчатки, Камчатской области // Ежегодник Лесн. департамента. СПб. С.1–16.
- Малинин О.И. 1981. Вулканические почвы лиственничных лесов Камчатки (география, систематика, лесохозяйственное использование): Автореф. дис. ... канд. биол. н. М.: МГУ. 27 с.
- Мальшев Л.И. 1960. Ошибочное мнение о произрастании кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.) в Саянах // Ботан. журн. Т.45. № 5. С.737–739.
- Мальшев Л.И. 1977. Критерии подразделения растительного покрова и особенности поясности в горах Северной Азии // Ботан. журн. Т.62. № 10. С.1393–1403.
- Мальшев Л.И. 1987. Основные вопросы ботанико-географического районирования // География и природные ресурсы. № 1. С.157–162.
- Манько Ю.И. 1974а. Некоторые черты динамики лесной растительности Камчатки под влиянием сухих рек // Ботан. журн. Т.59. № 5. С.707–716.
- Манько Ю.И. 1974б. Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов. Владивосток. С.5–31. (Комаровские чтения. Вып.22.)
- Манько Ю.И. 1980. Вулканизм и динамика растительности // Ботан. журн. Т.65. № 4. С.457–469.
- Манько Ю.И. 1983. Ель аянская и особенности ее географического распространения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.3–28. (Комаровские чтения. Вып.30.)
- Манько Ю.И. 1986. Схема классификации лесов из ели аянской: Методические рекомендации. Владивосток. 47 с.
- Манько Ю.И. 1987. Ель аянская. Л.: Наука. 280 с.
- Манько Ю.И. 1989. Классификация темнохвойных лесов Дальнего Востока // Динамическая типология леса. М.: Агропромиздат. С.72–81.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1971. К характеристике аянских ельников на северном пределе их распространения // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Т.2. С.173–183.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1973. Камчатские ельники и проблемы их рационального использования // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан: ДВНЦ АН СССР. С.218–224.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1974. Аянские ельники верхней части бассейна р. Селемджа // Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 173–183.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1976. Еловые леса острова Феклистова // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.73–76.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1977. Еловые леса Камчатки и некоторые черты их динамики // Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.95–109.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1978. Еловые леса Камчатки. М.: Наука. 256 с.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1981. Еловые леса полуострова Шмидта (остров Сахалин) // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.15–65.
- Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1979. Сольфатары и растительность // Тез. докл. 14-го Тихоокеан. науч. конгр. Хабаровск, август 1979 г. М. С.68–69.
- Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1982. Охрана ботанических объектов в районах современного вулканизма // Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира: Тез. докл. VII сессии Дальневост. регион. науч. совета. Петропавловск-Камчатский. С.72–73.

- Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1989. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток: ДВО АН СССР. 161 с.
- Мархинин Е.К. 1980. Вулканы и жизнь: проблемы биовулканологии. М.: Мысль. 196 с.
- Маценко А.Е. 1958. Ключ для определения пихт Старого Света // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. М.-Л. Т.18. С.311–315.
- Маценко А.Е. 1963. Конспект рода *Abies* Mill. // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. М.-Л. Т.22. С.33–42.
- Маценко А.Е. 1964. Пихты Восточного полушария // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. М.-Л. Вып.13. С.3–103.
- Мелекесцев И.В. 1974а. Геоморфологический очерк // Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука. С. 10–17.
- Мелекесцев И.В. 1974б. Рельеф и современная структура Курило-Камчатской области: Соотношение современной структуры и морфоструктуры // Там же. С. 17–30.
- Мелекесцев И.В. 1980. Вулканизм и рельефообразование. М.: Наука. 212 с.
- Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Двигало В.Н., Базанова Л.И. 1994. Исторические извержения Авачинского вулкана на Камчатке // Вулканология и сейсмология. № 2. С.3–23.
- Мелекесцев И.В., Краевая Т.С., Брайцева О.А. 1970. Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки. М.: Наука. 104 с.
- Мелехов И.С. 1968. Динамическая типология леса // Лесн. хоз-во. № 3. С.15–20.
- Мелехов И.С. 1976. Лесная типология. М.: МЛТИ. 73 с.
- Мелехов И.С. 1980. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть. 406 с.
- Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб.: БИН РАН. 240 с.
- Микулин А.Г. 1990. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток: Дальнаука. 128 с.
- Миркин Б.М. 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 397 с.
- Миркин Б.М. 1986а. Что такое синтаксономическая коррекция в методе Браун-Бланке // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.91. Вып. 3. С.84–92.
- Миркин Б.М. 1986б. Множественность синтаксономических решений: причины и следствия // Журн. общ. биологии. Т.47. № 4. С.494–504.
- Миркин Б.М. 1986в. Что такое растительные сообщества? М.: Наука. 164 с.
- Миркин Б.М. 1988. О двух подходах к использованию метода Браун-Бланке в практике классификации растительности СССР // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.93. Вып.1. С.70–76.
- Миркин Б.М. 1989а. Теоретические основания метода классификации растительности по Браун-Бланке // Биол. науки. № 10. С.18–27.
- Миркин Б.М. 1989б. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. Вып.9. С.1–128.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1978. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука. 211 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: «Гилем». 413 с.
- Моложников В.Н. 1975. Кедровый стланик горных ландшафтов северного Прибайкалья. М.: Наука. 203 с.
- Моложников В.Н. 1976. Ассоциации кедрового стланика // Л.Н. Тюлина. Влажный прибайкальский тип пояности растительности. Новосибирск: Наука. С.200–212.
- Моложников В.Н. 1986. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск: Наука. 272 с.
- Морозов В.Л. 1980. Структура лабазникового крупнотравья на Камчатке в различных экотопах // Экология. № 2. С.31–37.
- Морозов В.Л., Белая Г.А. 1988. Экология дальневосточного крупнотравья. М.: Наука. 255 с.

- Моторина Л.В. 1956. О растительности Тымьской низменности Сахалина // Географический сборник. Вып.8: Растительный покров Сахалина. М.-Л. С.49–63.
- Мочалова О.А. 2001. Флора и растительность в колониях морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М. С.72–80.
- Мочалова О.А., Якубов В.В. 2004. Флора Командорских островов / Программа «Командоры». Владивосток. Вып.4. 120 с.
- Мухин В.А., Котиранта Х. 2000. Формирование сообществ ксилотрофных базидиомицетов в условиях географической изоляции // Сохранение биологического разнообразия геотермальных рефугиев Байкальской Сибири: Материалы науч. конф. Иркутск. С.35–39.
- Науменко А.Т. 1977. О новом местонахождении ели аянской на Камчатке // Ботан. журн. Т.62. № 4. С.555–569.
- Науменко А.Т. 1978. Научные задачи охраны и воспроизводства пихты камчатской // Ботанические исследования на Дальнем Востоке / Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т.51 (154). С.140–143.
- Науменко А.Т. 1981. Стационарное исследование рощи пихты камчатской // Флора и растительность заповедников РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С.119–128.
- Науменко А.Т. 1982. Пространственная и организационная структура фитоценозов горно-вулканической части Восточного флористического района Камчатки // Тез. докл. VII сессии Дальневост. региональн. науч. совета. Петропавловск-Камчатский. С. 82–83.
- Науменко А.Т., Лобков Е.Г., Никаноров А.П. 1986. Кроноцкий заповедник. М.: Агропромиздат. 192 с.
- Науменко А.Т., Чернягина О.А. 1982. Качественное состояние древостоев как показатель динамики фитоценоза и использование его для прогнозирования сукцессий // Структура и динамика растительности и почв в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С.62–74.
- Науменко А.Т., Чернягина О.А. 1984. Состав компонентов фитоценоза рощи пихты камчатской (*Abies gracilis* Kom.) и их пространственная структура // Ботанические исследования в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С.100–119.
- Науменко З.М. 1969. Леса Магаданской области // Леса СССР. М. Т.4. С.70–74.
- Научно-прикладной справочник по климату. 2001. СПб.: Гидрометеоздат. Сер.3. Ч.1–6. Вып.27. Камчатская область. 597 с.
- Недолужко В.А. 1995. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 208 с.
- Недолужко В.А., Скворцов А.К. 1996. Семейство Березовые — *Betulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука. Т.8. С.9–28.
- Нейштадт М.И. 1936а. О некоторых вопросах, возникающих в связи с изучением торфяников Камчатки // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.45. Вып.2. С.159–170.
- Нейштадт М.И. 1936б. Торфяные болота Западной Камчатки // Тр. Центр. торфяной опытной станции. Т.1. С.31–45.
- Нейштадт М.И., Короткина М.Я. 1936. Торфяные болота юго-восточной Камчатки // Тр. Центр. торфяной опытной станции. Т.1. С.7–30.
- Нечаев А.П. 1953. Растительный покров Шантарских островов: Автореф. дис. ... канд. геогр. н. Л.: ЛГУ. 19 с.
- Нешатаев В.Ю. 1987. Травяно-кустарниковые лиственничники и лиственничные редколесья Восточной Камчатки // Ботан. журн. Т.72. № 5. С.669–678.
- Нешатаев В.Ю. 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. № 1. С.62–70.
- Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1991а. Растительность окрестностей Нижне-Кошелевских горячих ключей на Камчатке // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. конф. Красноярск. С.107–109.

- Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1991б. Организация мониторинга растительного покрова в районе Нижне-Кошелевского гидротермального месторождения (Южная Камчатка) // Проблемы и пути сохранения экосистем севера Тихоокеанского региона: Тез. докл. Междунар. симпоз. Петропавловск-Камчатский. С.90–92.
- Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1994. Лиственничники и лиственничные редколесья // Ю.Н. Нешатаев и др. (ред.). Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С.19–39. (Тр. БИН РАН. Вып. 16.)
- Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Хабарова Н.Н. 1994. Растительность болот // Там же. С.167–196.
- Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А., Добрыш А.А., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д. 2002. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб.: ЛТА. 154 с.
- Нешатаев Ю.Н. 1971. Методика обработки геоботанических описаний в учебной практике кафедры геоботаники Ленинградского университета // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука. С.23–37.
- Нешатаев Ю.Н. 1976. Простейшие алгоритмы для вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ для целей классификации растительности // Ботан. журн. Т.61. № 5. С.653–662.
- Нешатаев Ю.Н. 1981. Разработка вопросов классификации растительности на кафедре геоботаники Ленинградского университета // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. № 21. С.69–75.
- Нешатаев Ю.Н. 1984. Геоботаническое районирование Кроноцкого государственного заповедника // Современные проблемы географии экосистем: Тез. Всесоюз. совещания. М. С.205–207.
- Нешатаев Ю.Н. 1987. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 192 с.
- Нешатаев Ю.Н. 2001а. О некоторых задачах и методах классификации растительности // Растительность России. № 1. С.57–61.
- Нешатаев Ю.Н. 2001б. Проблема первичной редукции видов при анализе сводных геоботанических таблиц и разработка аналитических программ // Растительность России. № 2. С.99–108.
- Нешатаев Ю.Н., Нешатаева В.Ю. 1985. Закономерности размещения сообществ *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Кроноцком государственном заповеднике // Ботан. журн. Т.70. № 3. С.382–389.
- Нешатаев Ю. Н., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1994. Принципы и методы классификации растительности Кроноцкого заповедника // Ю.Н. Нешатаев и др. (ред.). Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С.7–12. (Тр. БИН РАН. Вып. 16.)
- Нешатаев Ю.Н., Храмцов В.Н. 1994. Растительность тундрового пояса // Там же. С.119–149.
- Нешатаева В.Ю. 1983а. Эколого-биологический анализ видового состава формации кедрового стланика в Кроноцком заповеднике на Камчатке // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.3. Биология. Вып.4. № 9. С.53–63.
- Нешатаева В.Ю. 1983б. Формация кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике на Камчатке // Ботан. журн. Т.68. № 8. С.1059–1066.
- Нешатаева В.Ю. 1986. Сообщества кедрового стланика Срединной и Центральной Камчатки // Тр. I Молодежн. конф. ботаников Ленинграда. Л.: БИН АН СССР. Деп. ВИНТИ № 6847а-В86. Ч.2. С.107–134.
- Нешатаева В.Ю. 1987. Сукцессии растительности на отложениях «сухих речек» в Центральной долине Камчатки // Вестник Ленингр. ун-та. Сер.3. Биология. Вып.3. № 17. С.45–52.
- Нешатаева В.Ю. 1988а. Формация кедрового стланика на Камчатке: Автореф. дис. ... канд. биол. н. Л.: БИН АН СССР. 21 с.



- Нешатаева В.Ю. 1988б. Растительность приморских лугов Восточной Камчатки // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.3. Биология. Вып.4. № 24. С.35–44.
- Нешатаева В.Ю. 1988в. Краткий очерк растительности Южно-Камчатского заказника // Тр. II Молодежн. конф. ботаников Ленинграда. Л.: БИН АН СССР. Деп. ВИНТИ 14.07.88. № 5683-B88. Т.2. С.97–116.
- Нешатаева В.Ю. 1989. Экологическая оценка сообществ кедрового стланика на Камчатке // Экология лесов Севера. Тез. Всес. совещ. Сыктывкар. Т.2. С.17–19.
- Нешатаева В.Ю. 1994а. Сообщества кедрового стланика // Ю.Н. Нешатаев и др. (ред.). Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С.81–106. (Тр. БИН РАН. Вып.16.)
- Нешатаева В.Ю. 1994б. Растительные группировки окрестностей горячих ключей // Там же. С.195–201.
- Нешатаева В.Ю. 1998. Динамика растительности Южной Камчатки под воздействием антропогенных факторов // Проблемы ботаники на рубеже веков. Тез. докл. II (X) Делегатского съезда Русского ботан. о-ва. СПб. С. 286.
- Нешатаева В.Ю. 2000. Эколого-фитоценологическая классификация сообществ горных тундр Южно-Камчатского заказника // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы конф. Томск. С.96–97.
- Нешатаева В.Ю. 2002а. Растительность Южно-Камчатского заказника // В.Ю. Нешатаева (ред.). Флора и растительность Южной Камчатки. Тр. Камчатского фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН. Вып.3. С.137–232.
- Нешатаева В.Ю. 2002б. Рекогносцировочное обследование территории: Маршрутные методы изучения лесных фитоценозов // Методы изучения лесных сообществ. СПб.: БИН РАН. С.24–32.
- Нешатаева В.Ю. 2004. Эколого-фитоценологическая классификация сообществ каменно-березовых лесов полуострова Камчатки // Растительность России. № 6. С.54–82.
- Нешатаева В.Ю. 2006. Растительность полуострова Камчатка: Автореф. дис. ... докт. биол. н. СПб.: БИН РАН. 64 с.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Нешатаев В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2005. Горные тундры Ключевского дола (Ключевская группа вулканов, Центральная Камчатка) // Материалы VI науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский. С. 210–215.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Нешатаев В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Бакалин В.А., Кузнецова Е.С. 2006. Горно-тундровая растительность вулканического плато в Ключевской группе вулканов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VI науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 108–145.
- Нешатаева В.Ю., Гимельбрант Д.Е. 2005. Напочвенные лишеносинузии в лишайниковых листовенничниках Центральной Камчатки // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. (Тр. Междунар. конф.). СПб. Т.2. С.45–49.
- Нешатаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Чернядьева И. В. 2002. Коренные старовозрастные каменноберезовые леса Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы III науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2002. Петропавловск-Камчатский. С.69–73.
- Нешатаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Чернядьева И.В. 2003а. Ценологические, бриофлористические и лишенобиотические особенности коренных старовозрастных каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. III науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С.100–123.
- Нешатаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е., Кириченко В.Е. Кузнецова Е. С., Черныгина О.А., Чернядьева И.В. 2003б. Коренные старовозрастные еловые леса бассейна реки Еловка (Цент-

- ральная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IV науч. конф. 18–19 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский. С.77–83.
- Нешатаева В.Ю., Кукуричкин Г.М. 2002. Заболоченные леса из ольхи пушистой в бассейне р. Кихчик (Западная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы III науч. конф. 27–28 ноября 2002 г. Петропавловск-Камчатский. С.74–78.
- Нешатаева В.Ю., Кукуричкин Г.М. 2003. Редкие сообщества ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*) (*Betulaceae*) в бассейне реки Кихчик (Западная Камчатка) // Ботан. журн. Т.88. № 10. С.90–99.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 1991. Растительный покров Верхне-Кошелевских горячих ключей (Южная Камчатка) // Тез. докл. конф. Уфа. С.140.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 1993. Растительность центральной части Южно-Камчатского заказника // Тр. IV Молодежн. конф. ботаников Санкт-Петербурга. СПб.: БИН РАН. Деп. ВИНТИ 10.06.93. № 1624-В93. Ч.4. С.94–127.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 1999а. Принципы организации и ведения мониторинга растительного покрова на особо охраняемых природных территориях (на примере Южно-Камчатского федерального заказника) // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. М.: Всемирный Фонд дикой природы. С.86–95.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 1999б. Болота Южно-Камчатского федерального заказника // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Материалы конф. М.: ГЕОС. С.17–20.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2000. Принципы геоботанического районирования полуострова Камчатка // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии: Междунар. конф. к 100-летию со дня рожд. акад. Е.М. Лавренко. СПб.: Ботан. ин-т РАН. С.88–90.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2001. Растительность болот Южно-Камчатского федерального заказника // Растительность России. № 2. С.58–70.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2002а. Болота бассейна реки Кихчик (Западная Камчатка) // Вестн. Том. гос. ун-та. Приложение № 2. С.136–140.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2002б. Принципы и методы классификации растительности Южно-Камчатского заказника // Там же. С.129–136.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2004. Ботанико-географические закономерности растительного покрова болот Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы V науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. Петропавловск-Камчатский. С.66–72.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2005а. Распределение почв и растительности на западном макросклоне Ключевской группы вулканов (Камчатка) // Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С.65–68.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2005б. Болота-плащи Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VI науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С.59–63.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2006. Растительность болот-плащей Западной Камчатки и Северной Европы: сравнительный анализ // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс: Докл. междунар. симп. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С.181–192.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Дулин М.В., Кузнецова Е.С. 2006. Растительность болот-плащей в бассейне р. Кихчик, Западная Камчатка // Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский. Вып. 6. С. 55–84.

- Нешатаева В.Ю., Ставрова Н.И., Нешатаев В.Ю. 2002. Принципы и методы классификации лесных сообществ // Методы изучения лесных сообществ. СПб.: БИН РАН. С.9–24.
- Нешатаева В.Ю., Фадеев И.Н. 1988. Сравнительная характеристика растительных сообществ приморских лугов Восточной и Западной Камчатки // Тр. 2-й Молодежной конф. ботаников Ленинграда. Л.: БИН АН СССР. Ч.2. Деп. ВИНТИ 14.07.88. № 5683-88. С.117–129.
- Нешатаева В.Ю., Фет Г.Ю. 1994а. Формация пихты грациозной *Abieteta gracilis* // Ю.Н. Нешатаев и др. (ред.). Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С.7–18. (Тр. БИН РАН. Вып. 16.)
- Нешатаева В.Ю., Фет Г.Ю. 1994б. Луговая растительность // Там же. С.151–166.
- Нешатаева В.Ю., Фирсов Г.А. 2006. О международном природоохранном статусе *Abies gracilis* Kom. (*Pinaceae*) и состоянии ее уникальной рощи // Ботан. журн. Т.91. № 1. С.143–151.
- Нешатаева В.Ю., Чернягина О.А., Чернядьева И.В. 2005. Редкие растительные сообщества термальных местообитаний района Мутновского вулкана (Южная Камчатка) // Ботан. журн. Т.90. № 5. С.731–748.
- Нешатаева В.Ю., Чернягина О.А., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Кириченко В.Е. 2004а. Коренные старовозрастные еловые леса бассейна р. Еловка, Центральная Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. 4-й науч. конф. 17–18 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский. С.100–124.
- Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2004б. Чозениевые леса в поймах рек юго-западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы 5-й науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. Петропавловск-Камчатский. С.73–77.
- Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Нешатаев В.Ю. 1997. Растительный покров территории Нижне-Кошелевских термальных источников (Южная Камчатка) // Ботан. журн. Т.82. № 11. С.65–79.
- Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Нешатаев В.Ю. 2006. Сообщества *Kobresia myosuroides* (*Superaceae*) в районе Ключевой группы вулканов (Центральная Камчатка) и их классификация // Ботан. журн. Т.91. № 10. С.1510–1527.
- Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Нешатаев В.Ю., Чернягина О.А., Дулин М.В. 2005. Пойменные леса юго-западной Камчатки (флористическая и фитоценологическая характеристика) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. 5-й науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». С.70–102.
- Ниценко А.А. 1966. О критериях выделения растительных ассоциаций // Ботан. журн. Т.51. № 8. С.1085–1094.
- Ниценко А.А. 1971. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования: сущность, свойства и методы выделения. Л.: Наука. 184 с.
- Новиков С.М., Усова Л.И. 2000. Новые данные о площади болот и запасах торфа на территории России // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Петрозаводск. С.49–52.
- Новограбленов П.Т. 1929. Налычевские и краеведческие горячие ключи на Камчатке // Изв. Русск. геогр. о-ва. Т.61. Вып.2. С.285–297.
- Норин Б. Н. 1958. К характеристике чозениевых сообществ (*Chosenia macrolepis* ass.) на крайнем северо-западе их ареала // Ботан. журн. Т.43. № 6. С.847–850.
- Норин Б.Н. 1968. О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего Севера) // Ботан. журн. Т.53. № 9. С.1286–1294.
- Норин Б.Н. 1979. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука. 198 с.

- Норин Б.Н. 1984. Флористическая, экологическая и фитоценологическая интерпретация строения растительного покрова // Ботан. журн. Т.69. № 3. С.273–282.
- Овсянников В.Ф. 1928. Отчет об исследовании лесов долины р. Камчатки. Петропавловск-Камчатский. Рукопись / Гос. архив Камчатской обл. Фонд № 544. Опись 1. № 100. 84 с.
- Овсянников В.Ф. 1929. Очерк древесной и кустарниковой растительности долины р. Камчатки // Зап. Владивост. отд. Рус. геогр. о-ва. Владивосток. Т.2 (19). С.9–40.
- Овчинников П.Н. 1947. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. Вып.2. С.18–23.
- Овчинников П.Н. 1948. О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. Вып.10. С.27–30.
- Оглоблин Н.Н. 1891. Источники «Чертежной книги Сибири» Семена Ремезова. СПб.
- Огуреева Г.Н. 1966. Ерники южной половины Советского Дальнего Востока: Автореф. дис. ... канд. геогр. н. М.: МГУ. 18 с.
- Огуреева Г.Н. 1980. Ботаническая география Алтая. М.: Наука. 187 с.
- Огуреева Г.Н. 1991. Ботанико-географическое районирование СССР. М. 78 с.
- Олюнин В.Н. 1969. Плейстоценовые оледенения и размещение убежищ хвойных лесов на Камчатке // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 5. С.93–95.
- Определитель лишайников СССР. 1971–1998. Вып.1–7. Л.: Наука. 1971. Вып.1. 412 с.; 1974. Вып.2. 284 с.; 1975. Вып.3. 275 с.; 1977. 344 с.; 1978. Вып.5. 305 с.
- Определитель сосудистых растений Камчатской области. С.С. Харкевич (ред.). 1981. М.: Наука. 411 с.
- Орлова Л.В., Фирсов Г.А. 2003. К истории изучения пихты изящной (*Abies gracilis* Kom.) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IV науч. конф. 18–19 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский. С.84–89.
- Остроумов А.Г. 1966. Лиственница в долине р. Сторож // Вопр. географии Камчатки. Вып.4. С.139–140.
- Павлов Н.В. 1936. Березовые леса западного побережья Камчатки // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.45. Вып.2. С.129–138.
- Павлов Н.В., Чижиков П.Н. 1937. Природные условия и проблема земледелия на юге Больше-рецкого района Камчатки // Тр. Камчат. комплекс. экспедиции 1935 г. М.-Л.: СОПС АН СССР. Сер. Камчат. Вып.3. 212 с.
- Пармузин Ю.П. 1967. Северо-Восток и Камчатка: Очерки природы. М.: Мысль. 368 с.
- Певзнер М.М., Мелекесцев И.В., Пономарева В.В., Раковская З.М. 1994. Воздействие катастрофических эксплозивных извержений на природную среду (на примере вулкана Шивелуч) // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 1. С.75–85.
- Певзнер М.М., Пономарева В.В., Мелекесцев И.В. 1997. Черный Яр — реперный разрез голоценовых маркирующих пеплов северо-восточного побережья Камчатки // Вулканология и сейсмология. № 4. С.3–19.
- Петелин Д.А. 1985. Экологическая приуроченности и динамика подгольцовых ельников хребта Тукурингра. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.57–79. (Комаровские чтения. Вып.32.)
- Петелин Д.А. 1990. Синтаксономия горных темнохвойных лесов северной части Амурской области. М.: МГУ. Деп. ВИНТИ № 6041-В90. 25 с.
- Перфильева В.И., Тетерина Л.В., Карпов Н.С. 1992. Растительный покров тундровой зоны Якутии. Якутск. 192 с.
- Пивник С.А. 1958. Растительность приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Вып.3. С.128–153.
- Пийп Б.И. 1937. Термальные клочи Камчатки. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 268 с.

- Плотников И.А. 1957. Особенности роста и развития кедрового стланика по хребту Хамар-Дабан // Лесн. хоз-во. № 9. С.35–36.
- Плотникова Л.С., Трулевич Н.В. 1974. Растительность средней части западного побережья острова Карагинский // Ботанико-географические районы СССР: Перспективы интродукции растений. М.: Наука. С.36–42.
- Плотникова Л.С., Трулевич Н.В. 1975. Зависимость флористического состава бассейна р. Паужетки от геотермальных источников // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. Вып.98. С.49–52.
- Поварницын В.А. 1933. Леса долины р. Алдана от города Томмота до устья р. Учюра // Тр. Ин-та леса АН СССР. М. Т.1. С.155–231.
- Пономарева Е.О., Яницкая Т.О. 1991. Растительный покров Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М. С.59–98.
- Попов М.Г. 1940. Растительный покров Казахстана. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 214 с.
- Потапова Л.С. 1963. Типичные ландшафты центральной части долины р. Камчатка и их хозяйственное значение // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР. С.36–53.
- Почвенно-географическое районирование СССР. 1962. П.А. Летунов (ред.). М.: Изд-во АН СССР. 422 с.
- Принципы геоботанического районирования (стенограмма докладов С.Я. Соколова, Б.Н. Городкова и А.П. Шенникова на дискуссии при Ботаническом институте АН СССР 27–28 марта 1935 г. и выводы Геоботанического отдела Ботанического института АН СССР из этой дискуссии). 1940 // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геобот. Вып.4. С.9–35.
- Пузаченко Ю.Г., Мошкин А.В. 1969. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Итоги науки ВИНТИ. Сер. Медицинская географ. Вып.3. С.5–74.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. 1981. Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука. 275 с.
- Пьявченко Н.И. 1985. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука. 152 с.
- Работнов Т.А. 1974. Луговедение. М. 384 с.
- Раменский Л.Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с.
- Раменский Л.Г. 1971. Проблемы и методы изучения растительного покрова // Избранные работы. Л.: Наука. 334 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с.
- Раскатов П.Б., Науменко А.Т. 1978. Морфолого-анатомическое строение коры пихты камчатской // Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. Т.51 (154). С.67–71.
- Распопов И.М. 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 198 с.
- Рассохина Л.И. 2000. Выявление специализированной флоры термальных почв Долины гейзеров по характеристикам местообитаний // Тез. докл. II Всерос. науч. конф. «Проблемы изучения растительного покрова Сибири». Томск. С. 122.
- Рассохина Л.И. 2002. Флора и растительность // Растительный и животный мир Долины гейзеров. Петропавловск-Камчатский. С.32–48.
- Рассохина Л.И., Науменко А.Т. 1986. Лиственничные леса в бассейне Кроноцкого озера // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохота. С.22–34.
- Рассохина Л.И., Черныгина О.А. 1982. Фитоценозы термалей Долины гейзеров // Структура и динамика растительности и почв в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохота РСФСР. С.51–62.

- Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). 1994. Ю.Н. Нешатаев, В.Ю. Нешатаева, А.Т. Науменко (ред.). СПб. 230 с. (Тр. БИН РАН. Вып.16.)
- Растительные сообщества Тувы. 1982. А.В. Кумина (ред.). Новосибирск: Наука. 208 с.
- Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». 1956. Е.М. Лавренко, В.Б. Сочава (ред.). М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. 460 с.
- Рачковская Е.И., Сафронова И.Н., Волкова Е.А. 2003. Принципы и основные единицы районирования // Е.И. Рачковская, Е.А. Волкова, В.Н. Храмцов (ред.). Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). СПб. С. 192–195.
- Редкие виды растений Камчатской области и их охрана. 1993. Н.Г. Ключкова (ред.). Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во. 245 с.
- Резолюция 3-го Всесоюзного совещания по классификации растительности. (Ленинград, 19–22 октября 1971). 1972. Л. 8 с.
- Розенберг В.А. 1959. Краткий очерк растительности Охотского района // Биологические ресурсы Дальнего Востока. М. С.57–80.
- Розенберг В.А., Васильев Н.Г. 1969. Леса Приморского края // Леса СССР. М.: Наука. Т.4. С.621–667.
- Рубцов Н.И. 1955. О типах растительности Тянь-Шаня // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.60. Вып.5. С.121–126.
- Рубцов Н.И. 1966. Кобрезиевники Тянь-Шаня // Проблемы ботаники. М.-Л.: Наука. С.255–264.
- Рудич К.Н. 1974. Каменные факелы Камчатки. Новосибирск: Наука. 174 с.
- Рысин Л.П. 1972. Лесная типология в СССР. М.: Наука. 216 с.
- Рысин Л.П. 1985. Современные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. М. С.11–14.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. 2002. Еловые леса России. М.: Наука. 335 с.
- Савич В.М. 1928. Типы растительного покрова севера Приморья // Материалы по изучению колониационных районов Дальневосточного края. Владивосток. Вып.1. 52 с.
- Самкова Т.Ю. 2001. Экологический анализ пространственного размещения растительных сообществ на территории геотермального поля // Социальноэкономические и экологические проблемы устойчивого развития территорий с уникальными и экстремальными природными условиями: Материалы междунар. конф. Петропавловск-Камчатский. С.174–176.
- Самкова Т.Ю. 2007. Структура растительности термального поля как отражение пространственной структуры гидротермальных процессов (на примере Паужетской гидротермальной системы) // Вестн. КРАУНЦ. Сер. Науки о Земле. № 2(10). С.87–101.
- Сафронова И.Н. 1996. Пустыни Мангышлака (очерк растительности). СПб. 212 с. (Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова РАН. Вып. 18.)
- Сафронова И.Н., Юрковская Т.К., Микляева И.М. 1999. Закономерности зонального распределения растительного покрова // Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Пояснительный текст и легенда к карте М 1 : 8 000 000. М. С. 5–32.
- Сверлова Л.И. 1971. Теплообеспеченность различных территорий Дальнего Востока // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток. Т. 1. С.227–236.
- Седельников В.П. 1976. Высокогорная тундра // Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука. 423 с.
- Седельников В.П. 1988. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. 221 с.
- Седельникова Н.В., Седельников В.П. 1982. Геоботаническая характеристика ерниковых тундр западной части нагорья Сангилен // А.В. Кумина (ред.). Растительные сообщества Тувы. Новосибирск: Наука. С.183–194.
- Секретарева Н.А. 1979. Сообщества кустарниковых ив на востоке Чукотского полуострова // Ботан. журн. Т.64. № 7. С.957–970.

- Секретарева Н.А. 1982. Обзор сообществ кустарниковых ив востока Чукотского полуострова // Ботан. журн. Т.67. № 3. С.293–302.
- Секретарева Н.А. 1989. Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. Т.74. № 4. С.498–508.
- Секретарева Н.А. 1990. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. Т.75. № 3. С.388–396.
- Секретарева Н.А. 1991. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив луговинно-тундрового типа (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. Т.76. № 5. С.728–739.
- Секретарева Н.А. 1992. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив сырых и влажных местообитаний (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. Т.77. № 9. С.51–64.
- Секретарева Н.А. 1994. Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля (верхнее течение р. Неизвестной) // Ботан. журн. Т.79. № 12. С.58–64.
- Секретарева Н.А. 1995. Ассоциации сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsohnii* // Ботан. журн. Т. 80. № 5. С.47–59.
- Секретарева Н.А. 1999. Сообщества *Alnus fruticosa* (*Betulaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Ботан. журн. Т.84. № 11. С.67–80.
- Сергеев М.А. 1940. Камчатский заповедник «Лопатка – Асача» // Камчатский сборник. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.226–276.
- Сергиевская Л.П. 1951. Степи Бурят-Монголии // Тр. Томского гос. ун-та. Т.116. С.217–279.
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 378 с.
- Сидельников А.Н. 1981. О высотной поясности растительности на западном макросклоне сопки Плоской (Камчатка) // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.5–14.
- Сидельников А.Н. 1982. О возрастной структуре ельников Камчатки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. № 10. С.20–22.
- Сидельников А.Н. 1987. Влияние аэральной пирокластики на растительность вулканических районов советского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Вып.34. С.44–56.
- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. 1981. Влияние извержения вулкана Толбачик 1975–1976 гг. (Камчатка) на растительность // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.107–144.
- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. 1983. Заращение пеплово-шлаковых отложений вулкана Толбачик (Камчатка) // Ботан. журн. Т.68. № 6. С.812–817.
- Синельникова Н.В. 1995. Эколого-флористическая классификация пойменных лесов Магаданской обл. // Сиб. эколог. журн. № 4. С.383–389.
- Синельникова Н.В. 2001. Классификация сообществ кустарниковых ив Центральной и Западной Чукотки (бассейны рек Анадырь, Амгуэма, Омолон) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: сб. науч. трудов. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та. Вып.7. С.50–69.
- Скворцов А.К. 1974. Семейство *Betulaceae* — Березовые // Определитель высших растений Якутии. Новосибирск. С. 187–193.
- Скворцов А.К., Огуреева Г.Н., Свезева О.А., Соколов С.Я. 1977. Род *Betula* L. — Береза // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л. Ч. I. С.89–100.
- Скиба Л.А. 1975. История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып.276. С.1–72.
- Слинченкова Е.Ю. 1984. Криофитно-степные сообщества среднего течения р. Амгуэмы (перешеек Чукотского полуострова) // Ботан. журн. Т.69. № 11. С.1509–1519.
- Слинченкова Е.Ю. 1991. Анализ состава криофитно-степных сообществ среднего течения р. Амгуэмы (Чукотский полуостров) в связи с их классификацией // Ботан. журн. Т.76. № 1. С.52–68.

- Слюнин Н.В. 1900. Охотско-Камчатский край: Естественно-историческое описание. СПб. Т.1. X+689 с. Т.2. 167 с.
- Смазнова В.П. 1982. Геоботанические признаки термопроявлений Камчатки // *Вопр. географии Камчатки*. Вып.8. С.76–78.
- Соболевская К.А. 1950. Растительность Тувы. Новосибирск. 140 с.
- Соколов И.А. 1967. Особенности геохимии ландшафтов Камчатки в связи с современной вулканической деятельностью // *Геохимия ландшафта*. М.: Наука. С.72–95.
- Соколов И.А. 1973. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М.: Наука. 224 с.
- Соколов С.Я. 1929. К вопросу о классификации еловых лесов // *Очерки по фитосоциологии и фитогеографии*. М.: Новая деревня. С.205–255.
- Соломещ А.И. 1994. Теоретические аспекты развития эколого-флористической классификации (на примере высших единиц России): Автореф. дис. ... докт. биол. н. М.: МГУ. 33 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. С.С. Харкевич (ред.). 1985–1996. СПб.: Наука. Т. 1–8.
- Сочава В.Б. 1929. О пределе лесов на крайнем северо-востоке Азии // *Природа*. № 12. С.1070–1072.
- Сочава В.Б. 1930. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // *Тр. Ботан. музея АН СССР*. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Вып.22. С.1–47.
- Сочава В.Б. 1932. По тундрам бассейна Пенжинской губы // *Изв. Гос. геогр. о-ва*. Т.64. Вып.4–5. С.1–24.
- Сочава В.Б. 1934. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // *Тр. СОПС АН СССР. Сер. Дальневост.* Вып.2. С.109–241.
- Сочава В.Б. 1945. Фрагрии растительных формаций СССР и их филогения // *ДАН СССР. Нов. сер.* Т.47. № 1. С.60–64.
- Сочава В.Б. 1948. Различные пути геоботанического разделения земной поверхности и их самостоятельное значение // *Ботан. журн.* Т.33. № 1. С.156–157.
- Сочава В.Б. 1952. Основные положения геоботанического районирования // *Ботан. журн.* Т.37. № 3. С.349–361.
- Сочава В.Б. 1953. Растительность лесной зоны // *Животный мир СССР*. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.4. С.7–61.
- Сочава В.Б. 1956. Темнохвойные леса // *Растительный покров СССР*. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.139–216.
- Сочава В.Б. 1958. Пути построения единой системы растительного покрова // *Тез. докл. Делегат. съезда ВБО (май 1957 г.)*. Секция флоры и растительности. Л. Вып. 4. С.40–49.
- Сочава В.Б. 1961. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // *Классификация растительности и геоботаническая картография*. Свердловск. С.5–22. (Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. Вып.27.)
- Сочава В.Б. 1962а. Опыт деления Дальнего Востока на физико-географические области и провинции // *Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока*. № 1. С.23–33.
- Сочава В.Б. 1962б. Природное районирование Дальнего Востока // *Докл. конф. по развитию производительных сил Дальнего Востока*. Иркутск. 24 с.
- Сочава В.Б. 1965. Закономерности географии и растительного покрова горных тундр СССР // *Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения*. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С.322–537.
- Сочава В.Б. 1966. Районирование и картография растительности // *Геоботаническое картографирование 1966*. Л.: Наука. С.3–13.
- Сочава В.Б. 1972. Классификация растительности как иерархия динамических систем // *Геоботаническое картографирование 1972*. Л.: Наука. С.3–18.
- Сочава В.Б. 1979. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука. 190 с.



- Сочава В.Б. 1980. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука. 256 с.
- Сочава В.Б., Городков Б.Н. 1956. Арктические пустыни и тундры // Е. М. Лавренко, В.Б. Сочава (ред.). Растительный покров СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.61—139.
- Сочава В.Б., Лукичева А.Н. 1953. К географии кедрового стланика // Докл. АН СССР. Т.90. № 6. С.1163—1166.
- Справочник по климату СССР. 1966-1968. Вып. 27. Камчатская область. Л.: Гидрометеоздат. Ч.1. 1966. 58 с.; Ч.2. 1966. 184 с.; Ч.3. 1967. 228 с.; Ч.4. 1968. 211 с.
- Станюкович К.В. 1955. Основные типы поясности в горах СССР // Изв. ВГО. Т.87. Вып.3. С.232—243.
- Станюкович К.В. 1973. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш. 310 с.
- Стариков Г.Ф. 1958. Леса Магаданской области. Магадан: Магаданское кн. изд-во. 126 с.
- Стариков Г.Ф. 1961. Леса северной части Хабаровского края. Хабаровск: Кн. изд-во. 208 с.
- Стариков Г.Ф., Дьяконов П.Н. 1954. Леса полуострова Камчатки. 2-е изд. Хабаровск: Кн. изд-во. 152 с.
- Стеллер Г.В. 1999. Описание земли Камчатки. Петропавловск-Камчатский. 287 с.
- Степанов Н.Н. 1949. Степан Петрович Крашенинников и его труд «Описание земли Камчатки» // Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки. М.-Л.: Изд-во Главсевморпути. С.13—84.
- Степанова Е.Ф. 1962. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 434 с.
- Степанова К.Д. 1962. О своеобразии флоры и растительных группировок лугов Камчатки. Владивосток. С.3—22. (Комаровские чтения. Вып.10.)
- Степанова К.Д. 1965. Луга Камчатки и их улучшение // Ученые — сельскому хозяйству Дальнего Востока. Владивосток. С.67—73.
- Степанова К.Д. 1985. Луга Камчатской области. Владивосток. 236 с.
- Степанова К.Д., Белая Г.А. 1969. К флоре и растительности Командорских островов // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.141—165.
- Степанова К.Д., Васильев Н.Г. 1977. Поясность растительности в средней части бассейна р. Камчатки // Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование / Проблемы ботаники. Баку. Т.13. С.124—129.
- Стефин В.В. 1960. К вопросу о влиянии вулканических отложений на лесную растительность в центральной части долины р. Камчатки // Докл. АН СССР. Т.133. № 4. С.947—949.
- Стефин В.В. 1962. Некоторые лесорастительные свойства почв лиственничников долины р. Камчатки // Тр. I Сибир. конф. почвоведов. Красноярск. С.255—261.
- Сукачев В.Н. 1912. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского округа Якутской области (фитосоциологический очерк) // Тр. Амур. экспедиции. Вып.16. Ботанические исследования 1910 г. СПб. 286 с.
- Сукачев В.Н. 1928. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.-Л.: Изд-во «Книга». 232 с.
- Сукачев В.Н. 1930. Руководство к исследованию типов леса. М.-Л.: Гос. изд-во сельскохоз., колхозн. и кооперативн. лит. 328 с.
- Сукачев В.Н. 1934. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат. 614 с.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В., Мотовилов Г.П. 1957. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР. 115 с.
- Таргульян В.О. 1971. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука. 268 с.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л.: Наука. 248 с.
- Тихомиров Б.А. 1935. Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот. Т.1. С.85—112.

- Тихомиров Б.А. 1946. К происхождению ассоциаций кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.) // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Вып.2. С.490–537.
- Тихомиров Б.А. 1949. Кедровый стланик, его биология и использование. М.: МОИП. 105 с.
- Тихомиров Б.А., Пивник С.А. 1961. Кедровый стланик. Магадан: Магадан. кн. изд-во. 37 с.
- Толмачев А.И. 1948. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботан. журн. Т.33. № 2. С.161–180.
- Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 156 с.
- Толмачев А.И. 1972. Вулканы Камчатки и вопросы флорогенеза (автореферат доклада) // Комаровские чтения. Л.: Наука. Вып.24. С.81–82.
- Трасс Х.Х. 1963. О растительности окрестностей горячих ключей и гейзеров долины реки Гейзерной полуострова Камчатки // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин: Изд-во АН ЭстССР. С.112–146.
- Трасс Х.Х. 1976. Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука. 252 с.
- Трасс Х.Х. 1978. Семейство *Cladoniaceae* // Определитель лишайников СССР. Л.: Наука. Т.5. С. 7–79.
- Трасс Х.Х., Лелеп Э.Х. 1963. Флористические наблюдения на Камчатке и острове Медном // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин: Изд-во АН ЭстССР. С.160–168.
- Троицкий В.Д. 1941. Роща камчатской пихты и физико-географические условия района, ее окружающего // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т.73. № 3. С.437–450.
- Трулевич Н.В., Плотникова Л.С. 1974. Растительный покров бассейна реки Паужетки // Ботанико-географические районы СССР: Перспективы интродукции растений. М.: Наука. С.42–52.
- Турков В.Г. 1963. Естественное возобновление основных древесных пород среднего течения р. Камчатки и меры содействия ему // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.126–167.
- Турков В.Г. 1964а. Леса полуострова Камчатки, их естественное возобновление и хозяйство в них: Автореф. дис. ... канд. биол. н. Красноярск: Ин-т леса СО АН СССР. 24 с.
- Турков В.Г. 1964б. Микроклиматические условия на кипрейных гарях Камчатки // Изв. СО АН СССР. Сер. био-мед. наук. № 4. Вып. 1. С. 27–32.
- Турков В.Г. 1967. Камчатская пихта — ботаническая загадка полуострова // Вопр. географии Камчатки. Вып.5. С.145–148.
- Турков В.Г., Шамшин В.А. 1963а. Лесоводственно-таксационная характеристика каменноберезовых древостоев Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.259–296.
- Турков В.Г., Шамшин В.А. 1963б. Пихта на Камчатке // Там же. С.297–312.
- Тюлина Л. Н. 1936а. Растительность западного побережья Камчатки: Отчет Почвенно-ботанического отряда Камчатской экспедиции СОПС АН СССР. Рукопись / Архив БИН им. В.Л. Комарова РАН. Разд. I. Опись 1. № 770. 280 с.
- Тюлина Л.Н. 1936б. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой // Тр. Аркт. ин-та. Л. Т.40. С.7–212.
- Тюлина Л.Н. 1957. Очерк лесной растительности верхнего течения Алдана // Тр. Ин-та биол. Якутск. фил. АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. Вып.3. С.83–138.
- Тюлина Л.Н. 1976. Влажный прибайкальский тип пояса растительности. Новосибирск: Наука. 312 с.
- Тюлина Л. Н. 2001. Растительность западного побережья Камчатки // Тр. Камчат. ин-та экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский. Вып.2. 304 с.
- Тюремнов С.Н. 1949. Торфяные месторождения и их разведка. М.-Л.: Гос. энергет. изд-во. 464 с.

- Тюшов В.Н. 1906. По западному берегу Камчатки // Зап. Рус. геогр. о-ва по общей географии. Т.37. № 2. 756 с.
- Удра И.Ф. 1978. О возникновении *Pinus pumila* (Pall.) Regel (*Pinaceae*) и формировании его ареала // Ботан. журн. Т.63. № 9. С.1337–1340.
- Уткин А.И. 1961. Кедровый стланик на северо-западной окраине ареала и история его распространения // Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. Т.50. С.104–119.
- Федотов С.А. 1997. Об извержениях в кальдере Академии наук и Карымского вулкана на Камчатке в 1996 г., их изучении и механизме // Вулканология и сейсмология. № 5. С.3–37.
- Федотов С.А., Балеста С.Т., Двигало В.Н., Разина А.А., Флеров Г.Б., Чирков А.М. 1991. Новые Толбачинские вулканы // Действующие вулканы Камчатки. М.: Наука. Т.1. С.214–274.
- Федотов С.А., Двигало В.Н., Жаринов Н.А., Иванов В.В., Селиверстов Н.И., Хубуная С.А., Демянчук Ю.В., Марков И.А., Осипенко Л.Г., Смелов Н.П. 1995. Извержение вулкана Шивелуч в апреле 1993 г. // Вулканология и сейсмология. № 6. С.3–15.
- Федорчук В.Н. 1976. К методике выделения лесотипологических единиц с учетом возрастной и восстановительной динамики леса // Лесоведение. № 2. С.72–79.
- Федорчук В.Н. 1979. О распознавании лесотипологических единиц // Лесоведение. № 4. С.76–82.
- Федорчук В.Н. 1992. Типологический анализ лесов региона // Экологические предпосылки и последствия лесохозяйственной деятельности. Сб. научн. тр. ЛенНИИЛХ. СПб. С.9–27.
- Федорчук В.Н., Дыренков С.А. 1975. Выделение и распознавание типов леса: Методические указания. Л.: ЛенНИИЛХ. 55 с.
- Флора и растительность Южной Камчатки (на примере Южно-Камчатского государственного заказника). 2002. В.Ю. Нешатаева (ред.). Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 240 с. (Тр. Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН. Вып.3.)
- Хамет-Ахти Л. 1976. Биотическое подразделение бореальной зоны // Геоботаническое картографирование 1976. Л.: Наука. С.51–58.
- Харкевич С.С. 1981. Введение: история ботанических исследований и флористическое районирование Камчатки // Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука. С. 6–18.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. 1981. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука. 231 с.
- Хоментовский П.А. 1985. О влиянии вулканических пеплопадов на развитие кедрового стланика на полуострове Камчатка // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. Владивосток. С.111–112.
- Хоментовский П.А. 1995. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке. Владивосток: Дальнаука. 226 с.
- Хоментовский П.А., Казаков Н.В., Чернягина О.А. 1989. Тундролесье Камчатки: проблемы сохранности и использования // Проблемы природопользования в таежной зоне. Иркутск. С.30–46.
- Хоментовский П.А., Вяткина М.П., Казаков Н.В., Ветрова В.П. 2000. Биогеоценотические исследования горных тундр и субальпийских тундролесий Центральной Камчатки // Тр. Камчат. ин-та экологии и природопольз. Петропавловск-Камчатский. Вып.1. С.183–197.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. 1981. Семейство Вересковые — *Ericaceae* // С.С. Харкевич (ред.). Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т.5. С.119–166.
- Цвелев Н.Н. 1987. Семейство *Zannichelliaceae* // Там же. Т.2. С.336–338.
- Цвелев Н.Н. 1996. Семейство *Lemnaceae* // С.С. Харкевич (ред.). Сосудистые растения российского Дальнего Востока. СПб.: Наука. Т.8. С. 364–368.
- Цинзерлинг Ю.Д. 1929. Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры // Изв. Гл. ботан. сада. Т.28. Вып.1–2. С.95–128.

- Цымеке А.А. 1950. Оляха пушистая // Сборник работ ДальНИИЛХ. Вып.2. С.75–80.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья. 990 с.
- Чернягина О.А. 2000. Флора термальных местообитаний Камчатки // Тр. Камчат. ин-та экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский. Вып.1. С.198–227.
- Чернягина О.А., Рассохина Л.И. 1991. Термальные экосистемы Камчатки: проблема сохранения // Тез. докл. рабочего совещ. «Проблемы и пути сохранения экосистем севера Тихоокеанского региона». Елизово, июнь, 1991. Петропавловск-Камчатский. С. 45–47.
- Чернягина О.А., Якубов В.В., Новикова О.О. 2003. Флора и растительность района строящейся Мутновской геотермальной станции (Камчатка) // Комаровские чтения. Владивосток: ДВО РАН. Вып.49. С.30–51.
- Чертов О.Г. 1981. Экология лесных земель. Л.: Наука. 192 с.
- Чижиков П.Н. 1951. О березовых лесах юга Камчатки // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.56. Вып.4. С.73–79.
- Шага В.С. 1967. Флора и растительность поймы реки Бурей: Автореф. дис. ... канд. биол. н. Новосибирск. 23 с.
- Шага В.С. 1968. Пойменные леса среднего течения реки Бурей // Ландшафтные, геоморфологические и биогеохимические исследования в Приамурье. М. С.135–139.
- Шамшин В.А. 1963. Лесопожарное районирование Камчатской области // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.324–341.
- Шамшин В.А. 1967а. Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып.5. С.83–89.
- Шамшин В.А. 1967б. Еловые леса Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып.5. С.107–109.
- Шамшин В.А. 1970. Широтное и высотное распространение каменноберезовых лесов на Камчатке // Вопр. географии Камчатки. Вып.6. С.78–82.
- Шамшин В.А. 1971. Влияние высоты над уровнем моря и северной широты на распространение и таксономические признаки древостоев березы каменной на Камчатке // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток. Т.2. С.88–93.
- Шамшин В.А. 1972. Строение естественных каменноберезовых древостоев по густоте, сомкнутости крон и полноте // Лесоводственные исследования на севере Дальнего Востока. Хабаровск. С.16–21. (Тр. ДальНИИЛХ. Вып.14.)
- Шамшин В.А. 1974а. Возрастное строение каменноберезовых лесов Камчатки // Сб. трудов ДальНИИЛХ. Вып.12. С.44–50.
- Шамшин В.А. 1974б. Динамика границ каменноберезовых лесов в зоне контакта с лесами других пород на Камчатке // Тр. VI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Якутск. Вып.5. С.139–141.
- Шамшин В.А. 1976. Типология каменноберезовых лесов // Камчатская лесная опытная станция — производству. Петропавловск-Камчатский. С.7–10.
- Шамшин В.А. 1999. Каменноберезовые леса Камчатки. М.: ГЕОС. 170 с.
- Шамшин В.А., Казаков Н.В. 2004. Пойменные леса Камчатки // Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский. Вып.5. С.381–393.
- Шамшин В.А., Турков В.Г. 1990. Положение каменноберезняков в схеме геоботанического районирования Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып.10. С.118–121.
- Шапаев В.М. 1956. О климатических границах на территории СССР // Метеорология и гидрология. № 5.
- Шелудякова В.А. 1938. Растительность бассейна р. Индигирки // Сов. ботаника. № 4–5. С.43–79.
- Шелудякова В.А. 1943. Чозения в Якутской АССР // Ботан. журн. Т.28. № 1. С.5–11.
- Шелудякова В.А. 1957. Степная растительность якутского Заполярья // Тр. Ин-та биол. Якутского фил. АН СССР. Вып.3. С.68–82.

- Шемберг М.А. 1986. Береза каменная. Новосибирск: Наука. 175 с.
- Шенников А.П. 1938. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С.429–647.
- Шенников А.П. 1941. Луговедение. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 511 с.
- Шенников А.П. 1958. О некоторых спорных вопросах классификации растительности // Ботан. журн. Т.43. № 8. С.1085–1092.
- Шенников А.П. 1962. К созданию единой естественной классификации растительности // Проблемы ботаники. Т.6. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.-Л. С.124–132.
- Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 447 с.
- Щербаков А.В. 1938. Два геологических пересечения полуострова Камчатки. М.-Л.: Изд-во АН СССР. (Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчат. Вып.5.)
- Щербова М.А., Степанова К.Д. 1969. Крупнотравье на Камчатке // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.167–180.
- Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. 1981. Б.А. Юрцев (ред.). Л.: Наука. 144 с.
- Юнатов А.А. 1950. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 223 с.
- Юрковская Т.К. 1980. Болота // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. С.300–345.
- Юрковская Т.К. 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб. 256 с. (Тр. БИН РАН. Вып.4.)
- Юрковская Т.К., Сафронова И.Н. 2005. Об основных видах районирования в ботанической географии // А.Н. Сенников, Д.В. Гельтман (ред.). Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. Тез. докл. Междунар. конф. СПб., 23–28 мая 2005 г. М.-СПб. С. 101–102.
- Юрцев Б.А. 1974а. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука. 159 с.
- Юрцев Б.А. 1974б. Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь» // Ботан. журн. Т.59. № 4. С.484–501.
- Юрцев Б.А. 1976. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Владивосток. С.101–120.
- Юрцев Б.А. 1978. Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии // Ботан. журн. Т.63. № 11. С.1566–1578.
- Юрцев Б.А. 1981а. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука. 168 с.
- Юрцев Б.А. 1981б. К истории формирования растительного населения термальных источников Чукотки // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука. С.122–130.
- Юрцев Б.А. 1991. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Ботан. журн. Т.76. № 1. С.30–41.
- Юрцев Б.А., Сафронова И.Н. 1973. Дискуссия об отношении комплексного ботанико-географического районирования к неботаническим видам природного районирования // Ботан. журн. Т.58. № 1. С.162–170.
- Юрцев Б.А., Секретарева Н.А. 1983. Тэнквеевская чозениевая роща на севере Нижнеанадырской низменности // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука. С.232–248.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1978. Флористическое отграничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука. С.9–67.
- Якубов В.В. 1996. Материалы к флоре горячих источников Кроноцкого заповедника (Камчатская область). Владивосток: ДВО РАН. С.69–78. (Комаровские чтения. Вып.42.)

- Якубов В.В. 1997. Сосудистые растения Кроноцкого биосферного заповедника (Камчатка). Владивосток. 100 с.
- Якубов В.В. 2000. Флора и растительность вулкана Карымского // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы 1-й региональн. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С.52–54.
- Якубов В.В. 2002. Сосудистые растения Южно-Камчатского заказника // В.Ю. Нешатаева (ред.). Флора и растительность Южной Камчатки. Петропавловск-Камчатский. С.36–72. (Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. Вып.3.)
- Якубов В.В. 2004. Эндемы камчатской флоры // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы 5-й науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г. Петропавловск-Камчатский. С.112–115.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский. 165 с.
- Afonina O.M., Czernyadjeva I.V. 1995. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography // *Arctoa*. Vol.5. P.99–142.
- Ahti T., Hämäl-Ahti L., Jalas J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // *Ann. bot. Fenn.* Vol.5. No.3. P.169–211.
- Ahti T., Oksanen J. 1990. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // *Vegetatio*. Vol.86. No.1. P.39–70.
- Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. 1996. Check-list of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // *The Bryologist*. Vol.99. No.2. P.137–169.
- Botch M. 1995. Mires of Kamchatka Peninsula // *Consortium Masingii: A Festschrift for Victor Masing*. Tartu. P.37–42.
- Blüthner T.W. 1954. Oceanic and continental vegetation complexes in South-West Greenland // *Meddel. om Grønland*. Bd 148. No.1. 336 p.
- Blüthner T.W. 1963. Phytogeography of middle west Greenland // *Arb. fra Dansk Arct. Station Disco*. No.38. P.1–62.
- Braun J. 1913. Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen // *Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Ges. Basel*. Vol.48.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. Wien-N.Y.: Springer. 865 S.
- Brockman-Jerosch H. 1907. *Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften*. Leipzig. 438 S.
- Cajander A.K. 1926. *Über Waldtypen* // *Acta Forestalia Fennica*. Vol. 20. 175 S.
- Cajander A.K. 1927. *Wesen und Bedeutung der Waldtypen*. Tartu: *Õlikooli*. 77 S.
- Dahl E. 1987. Alpine-subalpine plant communities of South Scandinavia // *Phytocoenologia*. Vol. 15. No.4. P.455–484.
- Daniels F.J.A., Talbot S.S., Looman-Talbot S., Schofield W.B. 2004. Phytosociological study of the dwarf shrub heath of Simeonof Wilserness, Shumagin Islands, Southwestern Alaska // *Phytocoenologia*. Vol.34. No.3. P.465–489.
- Dierßen K. 1982. Die wichtigen Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas // *Ed. Conserv. et Jard. Bot. Geneve*. Ser.6. P.1–382 + XXXII.
- Dierßen K. 1992. Zur Synsystematik nordeuropäischer Vegetationstypen // *Ber. d. Reinh.-Tuxen-Ges. Hannover*. No.4. S. 191–226.
- Dierßen K. 1996. *Vegetation Nordeuropas*. Stuttgart. 838 p.
- Farjon A. 1990. *Pinaceae*. Drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea* // *Regnum Veg.* Vol.121. 330 p.
- Farjon A. 1998. World check-list and bibliography of conifers. *Kew*. 298 p.
- Farjon A., Page Ch. N. 1999. *Conifers*. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Conifer Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 121 p.

- Fremstad E. 1997. Vegetasjonstyper i Norge. NINA Temahefte 12. Trondheim. S.1–279.
- Fujiwara K. 1979. Moor Vegetation in Japan with special emphasis on *Eriocaulo-Rhynchosporion fujiianae* // Vegetation und Landschaft Japans / Bull. Yokohama Phytosoc. Soc. Japan. Vol.16. P.325–332.
- Gjaerevoll O. 1954. *Kobresieto-Dryadion* in Alaska // Nytt magasin f. botanikk. No.3. P.51–54.
- Grishin S. Yu. 1994. Role of *Pinus pumila* in primary succession on the lava flows of volcanoes of Kamchatka // K. Holtmeier (ed.) Subalpine stone pines and their environment / Proc. of the Intern. Workshop: U.S.D.A. Ogden, UT, USA. Vol.309. P.240–245.
- Grishin S.Yu. 1995. The boreal forests of north-eastern Eurasia // Vegetatio. Vol.121. No.1–2. P.11–21.
- Grishin S.Yu., del Moral R. 1996. Dynamics of forests after catastrophic eruption of Kamchatka's volcanoes // Turner I.M. (ed.) Biodiversity and the dynamics of ecosystems. Singapore: Nation. Univer. of Singapore. P.133–146.
- Grishin S.Yu., del Moral R., Krestov P.V., Vercholat V.P. 1996. Succession following the catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907) // Vegetatio. Vol.127. No.2. P.129–153.
- Grishin S., Krestov P., Vercholat V. 2000. Influence of 1996 eruptions in the Karymsky volcano group, Kamchatka, on vegetation // Nat. Hist. Res. (Japan). No.7. P.39–48.
- Gunnlaugsdottir E. 1985. Composition and dynamical status of heathland communities in Iceland in relation to recovery measures // Acta phytogeogr. Suec. Vol.75. P.1–84.
- H-met-Ahti L. 1963. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // Ann. Bot. Soc. Vanamo. Vol.34. No.4. P.1–127.
- H-met-Ahti L. 1965. Notes on the vegetation zones of western Canada, with special reference to the forests of Wells Gray Park, British Columbia // Ann. Bot. Fennici. No.2. P.274–300.
- H-met-Ahti L. 1978. Timberline meadows in Well Gray Park, British Columbia, and their comparative geobotanical interpretation // Syesis. No.11. P.187–211.
- H-met-Ahti L. 1979. The dangers of using the timberline as the «zero line» in comparative studies on altitudinal vegetation zones // Phytocoenologia. Vol.7. No.6. P.49–54.
- H-met-Ahti L. 1981. The boreal zone and its biotic subdivision // Fennia. Vol.159. No. P.69–75.
- H-met-Ahti L. 1987. Mountain birch and mountain birch woodland in NW Europe // Phytocoenologia. Vol.15. No.4. P.449–453.
- H-met-Ahti L., Ahti T. 1969. The homologies of the Fennoscandian mountain and coastal birch forests in Eurasia and North America // Vegetatio. Vol.19. No.1–6. P.208–219.
- H-met-Ahti L., Ahti T., Koponen T. 1974. A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions // Ann. Bot. Fennici. No.11. P.59–88.
- Hultsn E. 1923. Some geographical notes on the map of South Kamtchatka // Geografiska Annaler. No.4. P.329–348.
- Hultsn E. 1924. Eruption of a Kamtchatka Volcano in 1907 and its atmospheric consequences // Geologiska Foreningens i Stockholm forhandlingar. No.5. P.407–417.
- Hultsn E. 1927–1930. Flora of Kamchatka and the adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapssaladem. Handl. Ser.3. 1927. Bd 5. No.1. 346 p.; 1928. No.2. 218 p.; 1929. Bd 8. No.1. 213 p.; 1930. No.2. 358 p.
- Hultsn E. 1928. On the American component in the flora of Eastern Siberia // Svensk. Botanisk. Fildskrift. Bd 22. H.1–2. P.220–229.
- Hultsn E. 1933. Studies on the origin and distribution of the flora in Kurile islands. Lund. 325 p.
- Hultsn E. 1960. Flora of the Aleutian Islands and westernmost Alaska Peninsula with notes on the flora of the Commander Islands. 2nd ed. Weinheim. 400 p.
- Hultsn E. 1968. Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford. 1008 p.
- Hultsn E. 1974. The plant cover of Southern Kamchatka // Arkiv fflr Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapsakademien. Andra serien. Bd 7. H.2–3. P.181–257.

- IUCN Red List categories prepared by IUCN Species Survival Commission. 1994. Gland, Switzerland. 21 p.
- IUCN Red List categories and criteria. Version 3.1. 2001. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN — The World Conservation Union. 31 p.
- Kira T. 1977. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones // A. Miyawaki & R. Tuxen (eds.). *Vegetation science and environmental protection / Proc. of the Intern. Symp. Tokyo*. P.21–30.
- Kobayashi K. 1971. Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan // *J. of science of the Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2 (Botany)*. Vol. 14. No.1. P.1–52.
- Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N. 1992. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // *Arctoa*. Vol.1–2. P.87–127.
- Krestov P.V. 2003. Forest vegetation of the easternmost Russia (Russian Far East) // J. Kolbek, M. Srutek & E. Box (eds.). *Forest vegetation of Northeast Asia*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P.93–180.
- Krestov P.V. & Nakamura Yu. 2002. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // *Folia Geobotanica*. Vol. 37. P. 441–473.
- Kullman L. 1979. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915–1975 // *Acta phytogeographica Suecica*. Vol.65. 121 p.
- Lacassagne M. 1934. Etuds morphologique, anatomique et systematique du genre *Picea* // *Trav. Lab. Forest. Toulouse*. Vol.2. No.7. 293 s.
- Miyawaki A. 1988. A general survey of Japanese vegetation // *Veroff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rrbel. Zrrich*. No.98. P.74–99.
- del Moral R., Grishin S. 1999. Effects of volcanoes on landscapes // L. Walker (ed.). *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier. P.137–160.
- Murray D.F., Murray B.M., Yurtsev B.A., Howenstein R. 1983. Biogeographic significance of steppe vegetation in subarctic Alaska // *Proc. of Permafrost Fourth Intern. Conf. Washington*. P.883–888.
- Nakamura Yu., Yakubov V.V., Krestov P. V. 2003. A phytosociological study of alpine vegetation of Japan and Kamchatka // *Abstr. of the symp. «Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century»*. July 21–25, 2003. Vladivostok, Russia. Vladivostok. P.59.
- Nedoluzhko V.A. 1999. Endangered woody plants of the Russian Far East // *Biodiversity and Allelopathy: From organisms to ecosystems in the Pacific*. Taipei: Academia Sinica. P.63–83.
- Neshatayeva V. Yu. 2000. Classification of the stone-birch communities of Southern Kamchatka // *Proc. of the Intern. Conf. «Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia»*. Novosibirsk, August 21–26, 2000. Vol.4. Part 1: Forest and soil ecosystems of North Eurasia. Novosibirsk. P.24–26.
- Neshatayeva V. Yu. 2001. Classification of the stone-birch (*Betula ermanii* Cham.) forests of Southern Kamchatka // *SkriptarritiS Skriptarrifslag Islands*. No.1. P.141–143.
- Neshatayeva V. Yu. 2003. Vegetation cover monitoring: Methods of the vegetation cover monitoring at hydrothermal field areas in Kamchatka Peninsula // O. Rasmussen, N. Koroleva (eds.). *Social and environmental impacts in the North: NATO Science Series. IV. Earth and environmental sciences*. Vol.31. P.243–253.
- Nordhagen R. 1928. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes // *Skrift. utg. av Det Norske Videnskaps Akadem. Oslo*. No.1. P.1–612.
- Nordhagen R. 1936. Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens // *Bergens Museums • rbok. Naturvidenskapelig rekke*. No.7. P.35–43.
- Nordhagen R. 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. En plantesociologisk monografi // *Bergens Museums Skrifter*. Bd 22. P. 1–607.
- Nordhagen R. 1955. Kobresieto-Dryadion in Northern Scandinavia // *Svensk Botanisk Tidskrift*. Bd 49. H.1-2. P.63–87.



- Ohba T. 1957. *Kobresia myosuroides* found in Hokkaido // J. Japan. Bot. Vol.32. No.1. P.25. (на япон. яз.)
- Ohba T. 1973. Die Vegetation des oberen Kiyotsu-Tales, Mittel-Japan // Sci. Rep. Nat. Conserv. Soc. Japan. Tokyo. S.57–126.
- Ohba T. 1974. Vergleichende Studien über die alpine Vegetation Japans. 1. *Carici rupestris* – *Kobresietea bellardii* // Phytocoenologia. Vol.1. No.3. S.331–401.
- Ohba T. 1975. Synthaxomischer Überblick über die japanischen Solfataren-Pflanzengesellschaften // Phytocoenologia. Vol.2. S.262–292.
- Okitsu S. 1987. *Betula ermanii* zone // K. Ito (ed.). Vegetation of Hokkaido. Sapporo: Hokudai Toshokankoukai. P.169–199.
- Okitsu S. 1999. Distribution of the forests of the boreal zone of northeastern Asia and conditions for the establishment of the forest boundaries // J. Veget. Sci. Vol.16. P.83–97.
- Okitsu S. 2003. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles // J. Kolbek, M. Srutek, E. Box (eds.). Forest vegetation of northeast Asia. Dordrecht: Kluwer. P. 231–261.
- Orlova L.V., Firsov G.A. 2004. Mysterious silver fir of Kamchatka // The British Conifer Soc. J. No.3. P.38–42.
- Pihlsson L. (ed.). 1994. Vegetationstyper i Norden. Nordiske Seminar og Arbejdsrapporter. Tema Nord. No.665. København. 629 s.
- Ruihijarvi R. 1960. Über die regionale Einteilungen der nordfinnischen Moore // Ann. Bot. Soc. Vanamo. Vol.31. No.1. 360 p.
- Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tönnsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala. 359 p.
- Shidei M. 1963. Productivity of haimatsu (*Pinus pumila*) community growing in alpine zone of Tateyama Range // J. Jap. Forest Soc. Vol.45. No.6. P.169–173.
- Soczawa V. 1930. Das Anadyrgebiet. Botanische-geographische Beobachtungen im äußersten Nordosten Asiens // Zeitschr. Ges. Erdkunde. Berlin. No.7–8. S.241–263.
- Steller G.W. 1774. Beschreibung von dem Lande Kamtschatka. Frankfurt und Leipzig. 296 S.
- Steller G.W. 1793. Tagebuch seiner Seereise aus dem Petropaulus Hafen in Kamtschatka bis an die westlichen Krsten von Amerika und seiner Begebenheiten auf der Rückreise // Neue Nordische Beyträge. Bd 5. S.129–236. Bd 6. S.1–26.
- Talbot S.S., Talbot S.L. 1994. Numerical classification of the coastal vegetation of Attu Island, Aleutian Islands, Alaska // J. Veget. Sci. Vol.5. No.6. P.867–876.
- Talbot S.S., Talbot S.L., Daniels F.J.A. 2005. Comparative phytosociological investigation of subalpine alder thickets in southwestern Alaska and the North Pacific // Phytocoenologia. Vol.35. No.4. P.727–759.
- Tallis J.H. 1995. Blanket mires in the upland landscape // B.D. Wheeler, W.J. Fojt & R.A. Robertson (eds.). Restoration of temperate wetlands. Chichester. P.495–508.
- Tatewaki M. 1928. On the plant communities in the middle part of the island of Urup in the Kuriles // Bot. Mag. Tokyo. Vol.42. P.426–436.
- Tatewaki M. 1935. On the distribution of *Pinus pumila* in Northern Japan // Ecol. Rev. No.1. P.23–26.
- Tatewaki M. 1939. Plant vegetation in the Kurile Islands // Bot. Zool. No.8. P.1983–2000.
- Tatewaki M. 1957. Geobotanical studies on the Kurile Islands // Acta Horti Guttuburgensis. Vol.21. No.2. P.43–123 + 14.
- Tatewaki M. 1963. The vegetation of the Daisetsu volcano group // Scientific research of the Daisetsu volcano group. Tokyo. P.25–59.
- Tatewaki M. 1963. *Hultenia* // J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. Vol.53. P.133–199.
- Uemura S. 1993. Forests and plants of Hokkaido: floral dynamic and ecology of mixed conifer-hardwood forest zone // S. Higashi, A. Osawa & K. Kanagawa (eds). Biodiversity and ecology in the northernmost Japan. Sapporo: Hokkaido University Press. P.21–49.

- Walker M.D., Walker D.A., Auerbach N.A. 1994. Plant communities of a tussock tundra landscape in the Brooks Range Foothills, Alaska // *J. Veget. Sci.* 1994. Vol.5. No.6. P.843–866.
- Walker M.D., Walker D.A., Everett K.R., Short S.K. 1991. Steppe vegetation on south facing slopes of pingos, central arctic coastal plain, Alaska, USA // *Arctic and Alpine Research*. Vol.23. No.2. P.170–188.
- Watanabe S. 1979. The subarctic summer green forest zone in the Northeastern Asia // *Vegetation und Landschaft Japans*. Yokohama. P.101–111.
- Yamamoto S. 2000. Canopy tree characteristics and the seedling — sapling occurrence of *Betula ermanii* and *B. corylifolia* in a subalpine forest, Central Japan // *Nagoya University J. Forest Science*. Vol.19. P.11–20.
- Zaretskaia N.E., Uspenskaia O.N. 2001. Volcanic influence on the Holocene peat bog vegetation // *Plants and volcanoes: Abstr. of the Kamchatka field symp. Petropavlovsk-Kamchatsky, 9–15 July 2001*. Petropavlovsk-Kamchatsky. P.25.
- Zonneveld I.S. 1988. Monitoring vegetation and surveying dynamics // *Vegetation mapping (Handbook of Vegetation Science. Vol.10)*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P.331–334.



Ельник хвощовый (*Equisetum sylvaticum*) на склоне хр. Асхачный Увал, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Ельник зеленомошный на склоне хр. Асхачный Увал, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Пихтарник папоротниково-майниковый, нижнее течение р. Новый Семячик, Восточная Камчатка (фото Л.И. Рассохиной).



Лиственничник кустарниково-разнотравный с подростом ели в окрестностях с. Козыревск, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Лиственничник кустарниково-разнотравный на склоне вулкана Ушковский, Центральная Камчатка.



Лиственничное редколесье кедровостланиковое на плато Ушковский дол, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Каменноберезняк кустарниково-разнотравный на плато Толбачинский дол, Центральная Камчатка (фото М.В. Дулина).



Каменноберезняк кустарниково-разнотравный в бассейне р. Левый Кихчик, Западная Камчатка (фото М.В. Дулина).



Белоберезняк кустарниково-разнотравный в окрестностях с. Козыревск, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Ивняк из ивы удской (*Salix udensis*) вейниковый в пойме р. Ипуин, Центральная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).

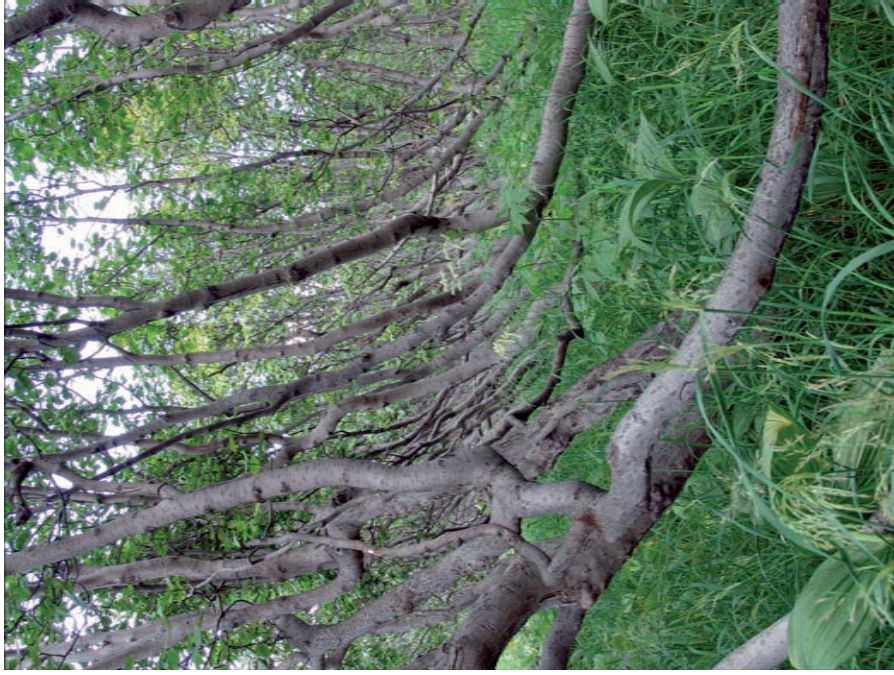


Кедровостланик рододендроновый на плато Толмачев дол, Южная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).



Ernikовое (*Betula exilis*) сообщество в кальдере Узон, Восточная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).





Ольховник вейниковый на склоне вулкана Ушковский, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранга).



Ольховник щитовниковый на плато Толмачев дол, Южная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).



Горная травяно-кустарничково-арктоусовая тундра на плато Ушковский дол, 1200 м над ур. моря, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Горная кустарничково-рододендроновая бугорковатая тундра в окрестностях Ичинского вулкана, 750 м над ур. моря, Срединный хр. (фото Д.Е. Гимельбранта).



Горная шикшево-рододендроновая тундра на плато Ушковский дол, 1200 м над ур. моря, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Горная шикшево-голубичная тундра на плато Толмачев дол, 700 м над ур. моря, Южная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).



Высокотравный крестовниковый (*Senecio cannabinifolius*) луг в кальдере Узон, Восточная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Ирисовый (*Iris setosa*) луг на плато Толмачев дол, Южная Камчатка (фото М.В. Дулина).



Разнотравный (*Lilium debile*, *Chamerion angustifolium*, *Ptarmica camtschatica*) луг на плато Толмачев дол, Южная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Разнотравно-гераниевый луг в окрестностях оз. Толмачева, Южная Камчатка (фото М.В. Дулина).



Бодяково-кипрейный луг в кальдере Узон, Восточная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Нивальная разнотравная (*Lagotis glauca*, *Primula cuneifolia*, *Sieversia pentapetala*, *Oxytropis revoluta*) луговина, Толмачев дол, Южная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).



Приморский чиново-волоснецовый (*Leymus mollis*, *Lathyrus japonicus*) луг на полуострове Камчатский Мыс, Восточная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Кобрезиевник разнотравный (*Kobresia myosuroides*, *Leontopodium kamtschaticum*, *Saussurea pseudo-tilesii*) на плато Ушковский дол, 1100 м над ур. моря, Центральная Камчатка (фот. Д.Е. Гимельбранта).



Осоково-кустарничково-сфагновое болото-плац в бассейне р. Кихчик, Западная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Сообщество рдеста злакового (*Potamogeton gramineus*) в мелководном озере в кальдере Узон, Восточная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).





Микропоясность термофильной растительности в кальдере Узон, Восточная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).



Термофильные сообщества (*Scirpus tabernaemontani*, *Cicuta virosa*) в кальдере Узон, Восточная Камчатка (фото А.П. Кораблёва).



Начальная стадия зарастания отложений сухих рек в окрестностях с. Козыревск, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).



Лиственничное лишайниково-кедровостланиковое редколесье на отложениях сухих рек в окрестностях с. Козыревск, Центральная Камчатка (фото Д.Е. Гимельбранта).