

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады III научной конференции
26-27 ноября 2002 г.

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ, БРИОФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ЛИХЕНОБИОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЕННЫХ СТАРОВОЗРАСТНЫХ КАМЕННОБЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ ЮГО-ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

THE SPECIES COMPOSITION OF VASCULAR PLANTS, MOSSES AND LICHENS AND THE COMMUNITY STRUCTURE FEATURES OF PRISTINE OLD-GROWTH STONE- BIRCH FORESTS OF SOUTH-WEST KAMCHATKA

В.Ю.Нешатаева*, Д.Е.Гимельбрант, Е.С.Кузнецова**, И.В.Чернядьева***

***Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Санкт-Петербург;**

****Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург**

В настоящее время усилилась антропогенная трансформация лесного покрова Камчатки. Начиная с 30-х годов прошлого столетия, ведутся широкомасштабные рубки в центральных районах полуострова. Это привело к значительному (в 3 раза) сокращению площадей коренных еловых и лиственничных лесов. Половину местообитаний хвойных лесов в настоящее время занимают вторичные мелколиственные леса, еще около 200 тыс. га составляют антропогенные ландшафты (Лазарев, 2000). Кроме того, за последние 15 лет пожарами уничтожено более 55 тыс. га хвойных лесов (Лазарев, 2002). Возникла реальная угроза исчезновения последних островков камчатской первобытной хвойной тайги. Однако до настоящего времени не разработана региональная программа сохранения коренных лесов полуострова, не созданы банки данных по их структуре, динамике, биологической продуктивности, видовому и ценоотическому разнообразию.

В связи с этим в ближайшие годы чрезвычайно важно провести комплексное изучение оставшихся ненарушенных коренных лесов полуострова, причем не только еловых и лиственничных, которые наиболее уязвимы к антропогенному влиянию, но также и камменноберезовых, находящихся в пределах территорий современного промышленного освоения, воздействие человека на которые в настоящее время также заметно усилилось.

Сообщества коренных таежных лесов к настоящему времени наиболее хорошо изучены на севере Европейской части России (Ovaskainen, 1998; Ярошенко и др., 2001). Подробнее всего исследованы коренные старовозрастные леса Ленинградской (Дыренков, 1984), Архангельской (Семенов и др., 1998), Мурманской

(Никонов и др., 1999; Зайцева и др., 2002), Вологодской (Воробьев, 1999) областей, Республики Карелия (Волков и др., 1997; Громцев, 1999, 2000) и Республики Коми (Пахучий, 1999, 2002). Разработаны специальные методы исследования ненарушенных и малонарушенных коренных лесов (Schuck et al., 1994; Методы..., 2002).

На Дальнем Востоке изучение девственных лесов было начато еще Б.А. Ивашкевичем (1929), который трактовал их как «леса, не знавшие ни в какой форме вмешательства человека», указывал на разновозрастность таких сообществ. В дальнейшем исследования коренных лесов Дальнего Востока были продолжены в работах Н.Е. Кабанова (1940, 1963, 1972), Б.П. Колесникова (1956а, б), Ю.И. Манько (1967, 1978), В.А. Розенберга, 1967) и др.

Согласно представлениям, сложившимся в геоботанике и лесоведении, лесные сообщества, образованные аборигенными древесными породами и развивающиеся без воздействия человека или катастрофических природных факторов в течение времени, сопоставимого с предельным биологическим возрастом этих пород (или превышающего этот возраст), называются **коренными** (Зайцева и др., 2002). Леса естественного происхождения, перестойные по группе возраста, которые на протяжении жизни старшего поколения развивались без прямого воздействия человека, являются **старовозрастными** (Маслов, 1999).

Коренные старовозрастные леса представляют собой особые фитоценотические образования, являющиеся не только важным элементом растительного покрова, но и, как правило, заключительной стадией сукцессии. Особенности коренных старовозрастных лесов, по сравнению с молодняками и производными лесами, являются:

- 1) абсолютная разновозрастность (наличие нескольких поколений лесообразующей породы от всходов до предельно старых сенильных особей);
- 2) сильная горизонтальная и вертикальная расчлененность фитоценозов;
- 3) значительное участие по запасу (40-50%) спелых и перестойных деревьев;
- 4) повышенная фаутистность древостоя, постоянное присутствие в составе сообществ крупномерного сухостоя и валежа;
- 5) состояние подвижного равновесия в древостое, при котором процессы отпада и возобновления протекают одновременно, равномерно, или слабо дискретно (Волков, 1999).

Установлено, что коренные леса значительно более устойчивы к катастрофическим природным явлениям (сильные ветры, ураганы, эпифитотии, вспышки численности энтомовредителей и др.), чем производные (Волков и др., 1997; Волков, 1999; Громцев, 2000 и др.). В то же время старовозрастные леса имеют более низкую производительность и биологическую продуктивность, по сравнению с молодняками и приспевающими древостоями, что связано с

замедлением прироста старых и перестойных деревьев (Дыренков, 1984; Волков и др., 1997; Пахучий, 1999 и др.).

Анализ литературы по коренным старовозрастным лесам таежной зоны Европейской части РФ показывает, что коренные темнохвойные леса, по сравнению с производными, в целом характеризуются меньшим ценотическим и видовым разнообразием (Волков, 1999; Пахучий, 1999, 2000; Громцев, 2000). Однако, в то же время, они обеспечивают существование особых специфических флористических и фаунистических комплексов с целым рядом стенотопных (узкоспециализированных) видов растений и животных. Так, в ряде работ показано, что с особенностями структуры коренных старовозрастных лесов и наличием в них разлагающегося валежа связано высокое видовое разнообразие встречающихся здесь афиллофороидных грибов (Бондарцева и др., 1999), членистоногих (Олигер, 1999; Яковлев, 1999), мелких млекопитающих (Медведев, Поздняков, 1999) и некоторых других групп организмов.

Высокое разнообразие субстратов и наличие микрониз, закрытых от прямого воздействия неблагоприятных факторов (дождевые капли, избыточная освещенность, ветер и др.), а также особые микроклиматические условия (повышенная влажность, смягчение резких температурных инверсий) благоприятствуют формированию в старовозрастных лесах богатой биоты лишайников и калициоидных грибов (Halonen et al., 1991; Holien, 1996; Tibell, 1980, 1992, 1999; Signalarter, 2000; Гимельбрант, Мусякова, 2001). В таких лесах встречаются не только редкие стенотопные виды, но и значительное число широко распространенных и случайных видов, что создает основу для общей высокой видовой насыщенности этих сообществ.

В.А.Шамшин (1999) отмечает, что, начиная с возраста 280 лет в камчатских каменноберезняках кустарниково-разнотравных, и с возраста 180 лет в каменноберезняках низкотравных, все деревья бывают поражены стволовыми гнилями. По данным Э. Х. Пармасто (1963), в каменноберезняках Камчатки обнаружено 29 видов трутовиков, из которых наиболее обычны *Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quel., *Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pilát, *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill, вызывающие стволовые гнили.

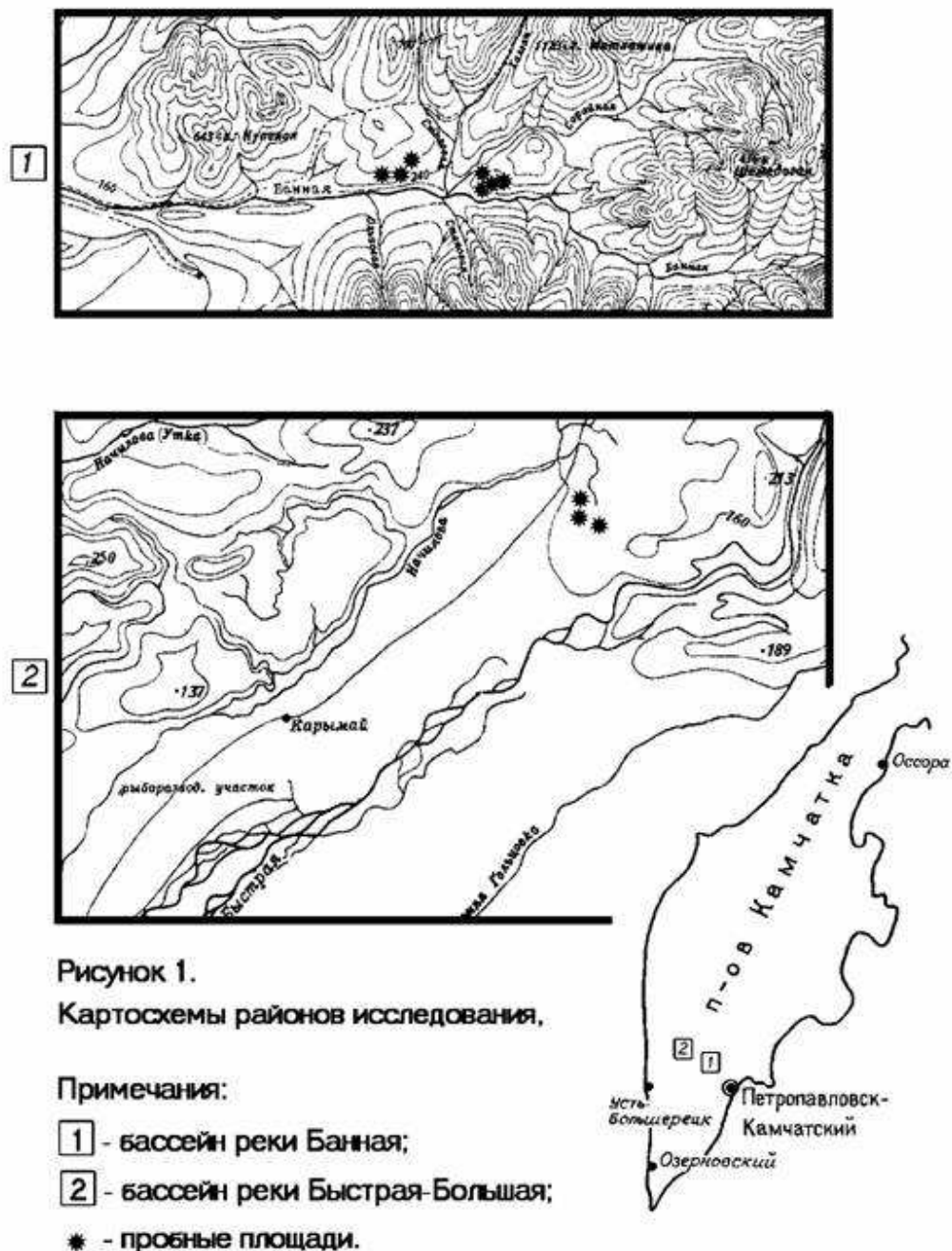
Таким образом, благодаря разновозрастной структуре древостоев и постоянному присутствию валежа, в коренных старовозрастных лесах формируется сложная пространственная структура сообществ, выраженная как вертикально - пологая, ярусы, подъярусы, так и горизонтально – синузии, микрогруппировки, парцеллы, наличие «окон». Этим определяется и значительное (по сравнению с молодыми или производными лесами) разнообразие микроклиматических условий и микроместообитаний, складывающихся в течение длительного времени, что и является фактором поддержания значительного биологического разнообразия этих сообществ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В августе 2002 г. нами изучены сообщества коренных старовозрастных каменноберезовых лесов на двух ключевых участках в бассейнах рек Банная и

Быстрая-Большая (Усть-Большерецкий р-н) в районе трассы строительства магистрального газопровода «Кшукское месторождение – г. Петропавловск-Камчатский». На первом ключевом участке исследованы каменноберезовые леса водораздела рек Банная и Сарайная, на втором ключевом участке – водораздела рек Быстрая и Начилова (рис. 1).

Первый ключевой участок (Южный) располагается между отрогами хребтов Гладкого, Балаганчика, Халзана и массивом г. Шемедоган в среднем течении р. Банной и нижнем течении р. Сарайной. Здесь развит холмистый эрозионно-денудационный рельеф, распространены приподнятые террасовидные равнины, в пределах которых сохранились ледниковые и водноледниковые отложения, связанные с I и II фазами позднеплейстоценового оледенения (Брайцева и др., 1968). В долине р. Банной флювиогляциальные равнины являются III надпойменными террасами высотой 15-18 м, сложенными валунно-галечно-песчаными отложениями. Встречаются моренные холмы и гряды, а также морена, лежащая на коренных холмах. Отложения представлены суглинками или супесями с включением щебня, гальки и валунов. Верхние горизонты морены мощностью 0.5 – 0.8 м обычно более тяжелые по гранулометрическому составу и содержат обломочный материал (Брайцева и др., 1968). Растительный покров сложен преимущественно высокотравными и разнотравными каменноберезовыми лесами и разнотравными лугами с участием дудника медвежьего. В долинах рек произрастают пойменные ольховые и ивовые леса, во влажных депрессиях и по берегам ручьев встречаются шеломайниковые сообщества. На склонах гор распространены ольховые и кедровые стланики, субальпийские луга.



Второй ключевой участок (Западный) расположен в южной части Западнокамчатской равнины, в районе нижнего течения р. Быстрой и среднего течения р. Начиловой. Рельеф района полого-холмисто-грядовый, сформирован комплексом ледниковых, водно-ледниковых и озерно-ледниковых отложений I-й фазы позднеплейстоценового оледенения (Брайцева и др., 1968). Эти отложения, залегающие на третичных породах эрмановской свиты, представлены песками, галечниками и валунно-галечным материалом, перемешанным с глиной и дресвой. В настоящее время ледниковые отложения в значительной степени размыты флювиогляциальными водами II фазы оледенения и водами современных рек (Камчатка..., 1974). Наиболее характерными элементами растительного покрова являются высокотравные и разнотравные каменноберезовые леса, осоково-сфагновые и кустарниково-осоково-сфагновые болота, а также разнотравные луга с дудником медвежьим. В долинах рек встречаются пойменные чозениевые и ивовые леса с участием ольхи пушистой. Во влажных депрессиях и вдоль водотоков встречаются шеломайниковые сообщества. Вдоль ручьев и по окрайкам болот отмечены ключевые ольшаники.

Исследования проводили маршрутными методами с закладкой временных и постоянных пробных площадей размерами 20 X 20 м (Методы..., 2002). Координаты всех точек описаний фиксировали с помощью GPS-приемника.

На 10 пробных площадях (размерами 20 X 20 м) проведены детальные флористические и геоботанические исследования старовозрастных каменноберезняков с выявлением полного видового состава сосудистых растений, мохообразных и лишайников. Для древесного яруса определяли диаметр и сомкнутость крон, средние и максимальные диаметр и высоту деревьев, средний и максимальный возраст, количество стволов для каждого элемента леса. Поскольку чаще всего невозможно определить возраст старых берез, имеющих ствольные гнили, по кернам, взятым с помощью возрастного бура, то для определения максимального и среднего возраста древостоев мы использовали шкалу зависимости между диаметром стволов на высоте груди и возрастом каменной березы, разработанную В.А.Шамшиным (1972, 1999). Участие каждой древесной породы в составе древостоя оценивали по 10-балльной шкале. При характеристике всходов и подростов учитывали их видовой состав, возраст, высоту, количество экземпляров, происхождение (порослевое, семенное), характер распределения по площади, жизненное состояние. Отмечали общую сомкнутость полога 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, аспект, вертикальную и горизонтальную структуру, высоту и сложение каждого подъяруса. Выявляли полный флористический состав травяно-кустарничкового яруса, отмечали проективное покрытие (в процентах), среднюю высоту, фенофазу и жизненность каждого вида. Названия видов сосудистых растений приведены согласно сводке «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока (1985-1996).

При характеристике мохового яруса оценивали его общее покрытие в процентах, подробно обследовали видовой состав и обилие мохообразных на гнилой древесине, при основаниях стволов деревьев и на выступающих корнях, на коре

живых деревьев – берез (*Betula ermanii*), рябин (*Sorbus sambucifolia*), ив (*Salix caprea* ssp. *hultenii*), кедрового стланика (*Pinus pumila*). При обработке материала различий в видовом составе мохообразных на разных древесных породах не выявлено. Номенклатура мохообразных дана по М.С.Игнатову и О.М.Афониной (1992).

Лишайники и калициоидные грибы были собраны со всех заселяемых ими субстратов в пределах пробных площадей. В связи с высокой сомкнутостью травяно-кустарничкового яруса лишайники на почве отсутствовали. Большая часть сборов лишайников сделана со стволов и ветвей берез (кора стволов и ветвей, участки обнаженной мертвой древесины), со стволов рябин (кора), старых ив (кора) и кедрового стланика (кора, обнаженная мертвая древесина), со мхов на основаниях стволов старых деревьев. Относительно небольшие сборы были сделаны с березового валежа, так как в условиях влажных каменноберезовых лесов такой субстрат быстро подвергается зарастанию мхами и сосудистыми растениями и минерализации. На свежем валеже продолжает сохраняться основной набор типично эпифитных видов лишайников и калициоидных грибов. Сборы и камеральная идентификация собранного материала проведены согласно стандартной методике работы с лишайнологическим материалом (The lichen flora..., 1994). Названия таксонов даны согласно Santesson (1993), Tibell (1999) и Ahti (2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Каменноберезовые леса (рис. 2) являются наиболее распространенной лесной формацией в обоих изученных районах. Они встречаются на террасах речных долин, холмах, предгорных шлейфах, моренных грядах, а также образуют высотный пояс в горах. Геоботаническая характеристика каменноберезняков Южной и Западной Камчатки приведена в работах ряда авторов (Павлов, 1936; Тюлина, 1936, 2001; Павлов, Чижиков, 1937; Чижиков, 1951; 1976, 2000; Hulten, 1974; Neshatayeva, 2001; Нешатаева и др., 2002; Флора..., 2002).

По мнению Н. В. Павлова (1936, 1937), изучавшего каменноберезняки в Усть-Большерецком районе, здесь существует единственный тип березового леса с травянистым покровом, соответствующий ассоциации *Betuleta herbosa*, в пределах которой он выделяет группировки разнотравных, высокотравных и злаковых каменноберезняков: 1) Разнотравные березняки (*Betula ermanii* + обильное двудольное разнотравье), 2) Высокотравные березняки *Betuleta altoherbosa*, 3) Злаковые березняки – *Betuleta graminosa*.

Л.Н.Тюлина (1936, 2001), работавшая на Западной Камчатке, различает три экологических ряда каменноберезовых лесов: 1) березняки высоких древних террас и пологих холмов, 2) приморские березняки, 3) березняки современных речных долин. В пределах этих экологических рядов она выделяет 4 группы ассоциаций и 11 ассоциаций каменноберезняков.

Э.Хультен (Hulten, 1974) подразделяет каменноберезовые леса Южной Камчатки на три ассоциации: 1) *Betula ermanii-Thalictrum-Carex*, 2) *Betula ermanii-Filipendula-Dryopteris*, 3) *Betula ermanii-Filipendula-Equisetum hiemale*.

По результатам наших исследований, синтаксономическое разнообразие каменноберезовых лесов в изученных районах представлено 2 группами ассоциаций, 4 ассоциациями и 1 вариантом.



Рис. 2. Каменноберезовый лес юго-западной Камчатки

Формация Березы каменной – *Betuleta ermanii*

Группа ассоциаций 1. Каменноберезняки высокотравные – *Betuleta ermanii althiherbosa*. Группа по объему соответствует формации *Betuleta herbosa* Н.В.Павлова (1936, 1937), группе ассоциаций *Bermaneta alto-herbosa* С.Ю.Липшица (1937), «березовым лесам с высоким травяным ярусом» В.Л.Комарова (1940), группам ассоциаций *Betuleta ermanii althiherbosa* и *Betuleta ermanii varioherbosa* М.А.Балмасовой (1994). В пределах группы мы выделяем следующие ассоциации:

Ассоциация 1. Каменноберезняк высокотравный – *Betuletum althiherbosum* (Табл.1, №№ 646, 644, 638). Высокотравные березняки широко распространены в восточных и южных районах Западной Камчатки, встречаясь небольшими по площади контурами. Они нередко чередуются с шеломайниковыми полянами и кустарниково-высокотравными 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.

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.

Подлесок сомкнутостью 0.2-0.3 состоит из рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*), жимолости Шамиссо (*Lonicera chamissoi*), с участием жимолости съедобной (*L. caerulea*).

Травяной покров сомкнутый (покрытие 95-100%), высокий (до 1,5-2 м). 1-й подъярус образуют шеломайник (*Filipendula camtschatica*), дудник медвежий (*Angelica ursina*) и крестовник (*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 hiemale*, встречаются *Allium ochotense*, *Trillium camtschaticum* и др. виды. В 3-м подъярусе (менее 20 см) обилен *Gymnocarpium dryopteris* (25-30%) встречаются *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Galium kamtschaticum* и др. В составе сообществ отмечено от 20 до 36 видов сосудистых растений.

Моховой ярус практически не развит, единично отмечены *Rhodobryum roseum*, *Brachythecium salebrosum*, *B. starkei*, *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium acutum* и др.

Ассоциация 2. Каменноберезняк кустарниково-разнотравный *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* (табл. 1, №№ 653, 476, 648, 651, 643). Сообщества ассоциации приурочены к хорошо дренированным местообитаниям – встречаются на склонах гор, на предгорных шлейфах, вершинах моренных гряд.

Сомкнутость древостоя 0.6-0.7. Средняя высота березы – 14 м, господствующий диаметр – 24 см, максимальный – 38 см. Подрост березы высотой 2-3 м, единичный, встречается на прогалинах.

Подлесок сомкнутостью 0.1-0.2 образован преимущественно рябиной бузинолистной и жимолостью Шамиссо. Также встречаются шиповник (*Rosa amblyotis*), спирея (*Spiraea beauverdiana*) и волчье лыко (*Daphne kamtschatica*).

Таблица 1. Геоботанические описания каменноберезовых лесов бассейнов рек Банная и Быстрая

Ярусы и виды	Номера описаний										
	646	644	638	653	476	650	648	651	643	654	С
Древостой, сомкнутость	0.5	0.5	0.6	0.6	0.6	0.7	0.7	0.5	0.5	0.6	
Возраст берез, лет:	350	260	270	300	270	310	300	230	350	250	
<i>Betula ermanii</i> , доля	10	10	10	10	9	10	10	9	9	10	V
<i>Salix caprea</i> subsp. <i>hultenii</i>					1		+	1	1		II
Подрост, тыс. шт./га	-	0.1	-	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	-	

Подлесок, сомкнутость	-	<0.1	<0.1	0.2	0.1	0.2	<0.1	0.1	0.2	0.5	
<i>Sorbus sambucifolia</i>		1		1		10	1	<1	2	10	IV
<i>Lonicera chamissoi</i>		<1		2		10	1	5	10	10	IV
<i>Lonicera caerulea</i>			1	5	5	+		3	5	3	IV
<i>Rosa amblyotis</i>				5	5			1	5		II
<i>Daphne kamtschatica</i>				3	3						I
<i>Spiraea beauverdiana</i>								<1		5	I
<i>Pinus pumila</i>								1		30	I
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %	100	100	100	90	90	90	90	90	90	80	
<i>Angelica ursina</i>	5	15	1	40	60	2	10	2	2		V
<i>Calamagrostis langsдорffii</i>	2	5	10	1	3	40	5	7	5		V
<i>Maianthemum dilatatum</i>	1	20	20	20	25	50	30	30	15	30	V
<i>Trientalis europaea</i>		5	3	1	2	5	3	5	3	2	V
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	1	1	5	1	1	20	3	2	1	3	V
<i>Chamerion angustifolium</i>	1	2	<1	1	1	2	2	10	2	1	V
<i>Trisetum sibiricum</i>		+	5	5	1	3	3	5	3	10	V
<i>Cimicifuga simplex</i>	30	20	5	20	5		25	<1	+		IV
<i>Trillium camtschatsense</i>	<1	+	1	+	+	<1	<1	+			IV
<i>Allium ochotense</i>	<1	5	1	<1	1		5	1	10		IV
<i>Lilium debile</i>	<1	1	<1	+	+		<1	<1	<1		IV
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	25	25	30			5	25	5	1		IV
<i>Filipendula camtschatica</i>	80	20	60	10	10		5	<1	+		IV
<i>Senecio cannabifolius</i>	10	15	10		2	<1	2				III
<i>Thalictrum minus</i>	3	10	2	5	5		1	5	3		IV
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	1	1	1	<1		3	1			IV
<i>Equisetum hiemale</i>	20	5			<1		<1	1			III
<i>Galium kamtschaticum</i>		5	3	1	2	2		<1	<1		IV
<i>Geranium erianthum</i>		15	5	5	3	2	10	15	5		IV
<i>Aconitum maximum</i>	+		1	2	1	3	2		1		IV
<i>Milium effusum</i>		3	5		1	2	3	5	1		IV
<i>Artemisia opulenta</i>		15	10		3		10	10	15		III
<i>Aruncus dioicus</i>		1	2	5	5			<1	2		III
<i>Angelica genuflexa</i>		1	2	1			<1	+	<1		III
<i>Veratrum oxysepalum</i>		1	<1		+	+		+			III
<i>Pedicularis resupinata</i>		1		1	<1			<1	<1		III
<i>Viola selkirkii</i>				5	<1	<1	1	<1		+	III
<i>Solidago spiraeifolia</i>				2	1		2	2	3	2	III
<i>Lycopodium annotinum</i> s.l.				<1			+	<1	1	1	III
<i>Rumex lapponicus</i>			+	<1	<1			+	+		III
<i>Dryopteris expansa</i>		1		<1		30	<1				II
<i>Trollius riederanus</i>			+					+	10		II
<i>Phegopteris connectilis</i>				3			5	5			II
<i>Anemone debilis</i>				+				+	+		II
<i>Galium boreale</i>					1		<1	<1	1		II
<i>Carex longirostrata</i>				30			5		10		II

<i>Carex pallida</i>					30	3		10			II
<i>Moehringia lateriflora</i>				1	<1			+	+		II
<i>Dactylorhiza aristata</i>				<1	+		<1				II
<i>Luzula plumosa</i>				+	+					<1	II
<i>Platanthera ditmariana</i>				<1	+				+		II
<i>Viola biflora</i>					+		2				I
<i>Cacalia camtschaica</i>		<1		3							I
<i>Heracleum dulce</i>	5										I
<i>Urtica platyphylla</i>	2	<1									I
<i>Angelica gmelinii</i>						+			+		I
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>								2		20	I
<i>Cornus suecica</i>										10	I
<i>Iris setosa</i>									2		I
<i>Aconitum fisherii</i>	2				<1						I
<i>Carex falcata</i>					1						I
<i>Lysichiton camtschaticense</i>		1									I
<i>Stellaria fenzlii</i>								+			I
<i>Coptis trifolia</i>										1	I
<i>Carex vesicata</i>										3	I
<i>Cacalia hastata</i>					2						I
<i>Equisetum arvense</i>		1									I
<i>Galium triflorum</i>		+		<1							I
<i>Streptopus amplexifolius</i>		1									I
<i>Matteuccia struthiopteris</i>		<1									I
<i>Pyrola minor</i>									1		I
<i>Platanthera convallarifolia</i>					+						I
<i>Platanthera camtschatica</i>							+				I
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>								2	1		I
<i>Lycopodium clavatum</i>								1			I
<i>Orthilia secunda</i>								1			I
<i>Cypripedium yatabeanum</i>									20		I
<i>Ptarmica macrocephala</i>									<1		I
<i>Pleurospermum uralense</i>									<1		I
<i>Vaccinium praestans</i>										7	I
Моховой ярус, покрытие %	+	+	+	+	1	+	<1	+	+	10	

Примечание: римскими цифрами обозначены классы константности (C): V – встречаемость вида от 81 до 100%; IV – 61 - 80%; III – 41 - 60%; II – 21 - 40%; I – менее 20%. Координаты пробных площадей: № 646 – 52° 54' 38" с.ш.; 157° 28' 28" в.д.; № 644 – 52° 54' 41"; 157° 28' 28"; № 638 – 52° 54' 56"; 157° 31' 13"; № 653 – 53° 05' 37"; 156° 53' 29"; № 476 – 53° 05' 42"; 156° 53' 06"; № 650 – 52° 55' 08"; 157° 31' 32"; № 648 – 52° 54' 49"; 157° 29' 25"; № 651 – 52° 54' 56"; 157° 30' 36"; № 643 — 52° 54' 46"; 157° 30' 38"; № 654 - 53° 06' 50"; 156° 52' 06".

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 клопогон (*Cimicifuga simplex*), василистник (*Thalictrum minus*), полынь (*Artemisia opulenta*), иван-чай

(*Chamerion angustifolium*), золотарник (*Solidago spiraeifolia*), герань (*Geranium erianthum*); встречаются волжанка (*Aruncus dioicus*), злаки (*Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, *Milium effusum*), бодяк (*Cirsium kamtschaticum*), лилия (*Lilium debile*), папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*), ятрышник (*Dactylorhiza aristata*) и др. Во 2-м подъярусе (высота 20 см) обильны майник (*Maianthemum dilatatum*), осоки (*Carex pallida*, *C. longirostrata*); встречаются седмичник (*Trientalis europaea*), плаун (*Lycopodium annotinum*), фиалка (*Viola selkirkii*), фегоптерис (*Phegopteris connectilis*) и др. В составе сообществ ассоциации отмечено до 47 видов сосудистых растений на пробную площадь, в среднем 40-43 вида.

Моховой покров (покрытие не более 1%) образован отдельными дернинками *Brachythecium reflexum*, *B. starkei*, *B. salebrosum*, *Plagiomnium ellipticum* и др.

Вариант асс. Каменноберезняк башмачковый - *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* var. *cyripediosum* (табл. 1, №643). Сообщества варианта приурочены к ровным, хорошо дренированным участкам высоких речных террас. Описаны на высотах 250-300 м в долине р. Банная близ впадения р. Сарайная.

В травяном покрове (покрытие 90%) наиболее развиты верхние подъярусы. Преобладают и аспектируют виды разнотравья. Из них наиболее характерны башмачок Ятабе (*Cypripedium yatabeanum*), полынь (*Artemisia opulenta*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*), василистник (*Thalictrum minus*), герань (*Geranium erianthum*), золотарник (*Solidago spiraeifolia*), купальница (*Trollis riederanus*), касатик (*Iris setosa*); единично встречаются *Platanthera ditmariana*, *Aconitum maximum*, *Cimicifuga simplex*, *Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Angelica ursina*. Во 2-м подъярусе преобладают осока (*Carex longirostrata*), черемша (*Allium ochotense*), встречаются, *Pedicularis resupinata* и др. 3-й подъярус образуют *Maianthemum dilatatum* (15%), *Trientalis europaea*, *Pyrola minor*, *Lycopodium annotinum*, *Moehringia lateriflora*, *Gymnocarpium dryopteris*.

Мхи встречаются разреженно (1%) на почве и у основания стволов. Отмечены *Brachythecium starkei*, *B. salebrosum*, *B. reflexum*, *Sanionia uncinata* и др.

Ассоциация 3. Каменноберезняк вейниково-папоротниковый - *Betuletum ermanii calamagrostidoso-dryopteridosum* (Табл. 1, № 650). Сообщества ассоциации встречаются на верхней границе лесного пояса на высотах около 350 м над уровнем моря, в переходной полосе между каменноберезняками и сообществами ольхового стланика, с которыми они образуют сочетания. Приурочены к плоским вершинам увалов.

Сомкнутость крон 0,7. Высота березы – 12-14 м, средний диаметр 24 см (максимальный 40 см). Древостой разновозрастный. Подрост встречается единично. В подлеске сомкнутостью 0.2 преобладают жимолость Шамиссо - 10% и рябина бузинолистная – 10%, встречается жимолость съедобная.

Травяной покров густой (80-90%) с выраженными тремя подъярусами: в I подъярусе (высотой 120-150 см) фон образуют вейник (*Calamagrostis langsdorffii*) – 40% и бодяк (*Cirsium camtschaticum*) – 20%, встречаются *Senecio cannabifolius*, *Trisetum sibiricum*, *Chamerion angustifolium*. Во 2-м подъярусе (высота 40-50 см)

преобладают щитовник (*Dryopteris expansa*) – 30%, встречаются осока (*Carex pallida*), герань (*Geranium erianthum*) и др. Густой 3-й подъярус образуют майник (*Maianthemum dilatatum*) – 50%, голокучник (*Gymnocarpium dryopteris*), подмаренник (*Galium kamtschaticum*), фиалка (*Viola selkirkii*) с участием *Trientalis europaea* и др. Видовое разнообразие ниже, чем в кустарничково-разнотравных каменноберезняках, и составляет 23 вида на пробную площадь.

Мхи на почве практически отсутствуют, только у оснований стволов и на валеже встречаются отдельные синузии гипновых мхов.

Группа ассоциаций 2. Каменноберезняки низкотравные - *Betuleta ermanii nanoherbosa*. Группа ассоциаций выделена рядом авторов как характерная для верхнего предела пояса каменноберезовых лесов. Н.В.Павлов (1936, 1937) рассматривает эту группу ассоциаций как комплекс березового леса и субальпийских стлаников. Л.Н.Тюлина (1936, 2001) наблюдала различные ассоциации, принадлежащие к этой группе, на северо-западе Камчатки на склоне сопки Бабушка, а также близко к верхнему пределу леса.

Ассоциация 4. Каменноберезняк низкотравно-кедровостланиковый - *Betuletum ermanii nanoherboso-pumilae pinosum*. Березняки с подлеском из кедрового стланика в изученном районе встречаются редко, описаны нами в долине р. Начиловой, на окрайке болота на высотах около 150 м над ур. моря.

Сомкнутость древостоя в среднем 0,6. Высота березы не превышает 10 м. Диаметр стволов варьирует от 20 до 40 см. В подлеске отмечены *Pinus pumila* (30%), *Sorbus sambucifolia* (10%), *Spiraea beauverdiana* (5%), *Lonicera chamissoi* (10%), *L. caerulea* (3%). Подрост березы отсутствует.

В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 80%), в отличие от предыдущих ассоциаций, наиболее развит 3-й подъярус. Сомкнутый покров образуют дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum*) – 10%, майник (*Maianthemum dilatatum*) – 30%, луговик извилистый (*Lerchenfeldia flexuosa*) – 20% и клоповка (*Vaccinium praestans*) – 7%. На отдельных участках преобладает то один, то другой из названных видов. Характерными для этой ассоциации являются также *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum* ssp. *pungens*, *Coptis trifolia*. 2-й подъярус состоит из осоки (*Carex vesicata*), герани (*Geranium erianthum*), золотарника (*Solidago spiraeifolia*) и ожики (*Luzula plumosa*). Первый подъярус – разрежен, образован *Calamagrostis langsdoorfii*, *Trisetum sibiricum* (10%), и *Chamerion angustifolium*. Виды камчатского крупнотравья отсутствуют. Общее флористическое разнообразие сосудистых растений составляет 20 видов на пробную площадь.

По флористическому составу и структуре низкотравные каменноберезняки существенно отличаются от крупнотравных и разнотравных каменноберезняков. Они сходны с горными каменноберезовыми лесами Центральной Камчатки, в которых также имеется подлесок из кедрового стланика, в травяно-кустарничковом ярусе преобладают майник и дерен и отсутствуют высокие травы (Комаров, 1940).

Моховой ярус (с покрытием 10%) образован лесными видами: преобладают *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Pleurozium schreberii*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Pleuroziopsis ruthenica*.

В составе эпифитного лишайникового сообщества этой ассоциации также отмечены некоторые виды, в других ассоциациях не обнаруженные (табл. 4). Так, на стволах берез только здесь отмечены *Bryocaulon pseudosatoanum*, *Caloplaca cerina*, *Nephroma arcticum* и *Pertusaria dactylina*, причем первый из них относится к числу горных видов с пацифическим ареалом, тогда как два последних распространены преимущественно в арктических и высокогорных районах Голарктики. На стволах рябин и кедрового стланика встречены *Pertusaria velata*, *Pyrrhospora cinnabarina*, *Lecidea* cf. *albofuscens*, *Lecidea albobyalina* и *Vulpicida juniperinus*, на древесине кедрового стланика - *Xylographa parallela* var. *parallela*, однако эти виды, вероятно, имеют более широкое распространение на соответствующих субстратах. Таким образом, для каменноберезовых лесов с кедровым стлаником, вероятно, характерна более высокая доля участия аркто-альпийских видов в эпифитном лишайниковом сообществе.

По данным Л.Н.Тюлиной (1936, 2001), на Западной Камчатке, 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. Она также отмечает, что приводораздельные березовые колки в районе между р. Мухина и Большерецком обычно окружены густой каймой кедрового стланика, который частично заходит под полог леса. Каменноберезняки с подлеском из кедрового стланика представляют значительный ботанико-географический интерес. Особенности их современного распространения лишь в северной и в южной части западного побережья Камчатки объясняются, по-видимому, не столько современными условиями, сколько историческими причинами (Тюлина, 1936, 2001).

Эколого-биологические и ценотические особенности каменной березы

Каменная береза – дерево третьей величины, в благоприятных условиях достигающее 20-22 м высоты и 60-80 см в диаметре (Елагин, 1963). По данным В.А.Шамшина (1972, 1999), на Камчатке ее максимальные размеры не превышают 19,5 м по высоте (обычно – 14 -16 м) и 60 см по диаметру. Предельный биологический возраст каменной березы – 500 лет (Агеенко, Клинцов, 1969; Кабанов, 1972). На Камчатке ее максимальный возраст, по данным В.А.Шамшина (1999), не превышает 350 лет. Ствол каменной березы обычно довольно короткий, сильно сбежистый, как правило, значительно искривлен, с неровными выступами и глубоко-трещиноватой корой. У старых берез стволы корявые, часто с дуплами, наростами, кора лохматая, с отстающими чешуями. Эти крупные куски коры задерживают осадки, накапливают мелкозем и являются средой для поселения грибов, насекомых и эпифитов. На стволах каменной березы часто встречаются наплывы, капы. Старые березы имеют, как правило, густую, раскидистую крону. Высота прикрепления крон – 3 - 3,5 м.

Каменная береза относится к светолюбивым и ветроустойчивым древесным породам и является сильным эдификатором, образующим чистые одновидовые

древостои. Эта влаголюбивая и холодостойкая древесная порода предпочитает достаточно мощные, хорошо аэрируемые лесные почвы, но может произрастать и на скелетных почвах. Несмотря на то, что обычно сомкнутость древесного яруса невысокая (около 0.4-0.5), он обладает сильным средообразующим воздействием. Выражена подземная сомкнутость разветвленных корневых систем (Кабанов, 1972). Корневая система каменной березы поверхностная, основная масса корней находится на глубине до 50 см, протяженность корней не более 23-25 м, обычно за пределы кроны корневая система не выходит, и у деревьев верхнего полога перекрытия корневых систем не наблюдается (Ефремов, 1969).

Ценотическая структура старовозрастных каменноберезняков

В коренных старовозрастных каменноберезняках древесный ярус –абсолютно разновозрастный. Средний возраст каменной березы на пробных площадях достигает 200-250 лет, отмечены отдельные старые деревья возраста 300-350 лет. Сомкнутость крон значительно варьирует (средняя сомкнутость - 0.5), в образовавшихся после выпадения старых деревьев «окнах» произрастают более молодые деревья (100-150 лет). Средняя высота деревьев 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 вывод В.Г.Туркова и В.А.Шамшина (1963) о том, что ненарушенные каменноберезовые древостои обычно образованы довольно небольшим количеством деревьев - около 250-350 стволов на 1 га, максимально – до 500 экз./га.

Из других древесных пород в изученных сообществах иногда единично встречается ива (*Salix caprea* ssp. *hultenii*), высота которой не превышает 7 м, диаметр – 11-12 см.

Возобновление в сообществах старовозрастных каменноберезняков, как правило, довольно незначительное. Подрост представлен немногочисленными одиночными экземплярами, реже – небольшими группами в «окнах». Часто подрост приурочен 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 (1963), исключение составляют сообщества 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 по Va классу бонитета. При распаде верхнего полога древостоя прирост подроста значительно улучшается и достигает IV класса бонитета (Турков, Шамшин, 1963).

Подлесок средней сомкнутостью 0.1-0.2 образован обычно рябиной (*Sorbus sambucifolia*), жимолостями (*Lonicera caerulea* ssp. *edulis*, *L. chamissoi*) и шиповником (*Rosa amblyotis*), реже – спиреей (*Spiraea beauverdiana*) и волчьим лыком (*Daphne kamtschatica*). В низкотравных каменноберезняках в подлеске встречается кедровый

стланик. Всего в составе подлеска старовозрастных каменноберезняков отмечено 7 видов кустарников. В сообществах высокотравных каменноберезняков подлесок часто отсутствует, либо разрежен, его сомкнутость не превышает 0.1. В низкотравно-кедровостланиковых каменноберезняках, наоборот, подлесок густой, его сомкнутость достигает 0.5.

Травяно-кустарничковый ярус сомкнут, общее проективное покрытие составляет 80-100% (в среднем 90%). Как правило, выражены два или три подъяруса. В наиболее распространенных кустарничково-разнотравных каменноберезняках в 1-м подъярусе (высотой 100-130 см) преобладают *Angelica ursina*, *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Aconitum maximum*, *Cirsium camtschaticum* и др.; 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 др.; в 3-м подъярусе (20 см) - *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Moehringia lateriflora*, *Galium kamtschaticum*, *Viola selkirkii*, *V. biflora* и др. Из редких и охраняемых видов в кустарничково-разнотравных каменноберезняках встречаются орхидные - любки (*Platanthera ditmariana*, *P. convallarifolia*, *P. camtschatica*), пальчатокоренник (*Dactylorhiza aristata*), башмачок Ятабе (*Cypripedium yatabeanum*). В низкотравных каменноберезняках отмечена клоповка (*Vaccinium praestans*). Всего в составе травяно-кустарничкового яруса коренных старовозрастных каменноберезняков встречено 69 видов трав и 1 вид - кустарничек (*Vaccinium praestans*). Всего на 10 пробных площадях отмечено 79 видов сосудистых. На одной пробной площади насчитывается до 47 видов сосудистых растений. Необходимо отметить, что значительное участие в сложении травяного яруса принимают неморальные виды (около 40%). На это обстоятельство обращали внимание еще В.Л.Комаров (1940) и Н.Е.Кабанов (1972), которые связывали его с древностью формации каменноберезовых лесов, ведущей свое происхождение с третичного времени.

Сообществам старовозрастных каменноберезняков свойственна хорошо выраженная парцеллярная структура, связанная с различным световым режимом под кронами берез и в межкروновых прогалинах. Обычно выражены три парцеллы: 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. Вокруг стволов берез встречается жимолость съедобная. Под кронами берез обычны кустарники: жимолость Шамиссо, шиповник, кочедыжник (*Athyrium filix-femina*), злаки (*Milium effusum*, *Trisetum sibiricum*), теневыносливые травы (*Allium ochotense*, *Trillium camschatcense*, *Platanthera ditmariana*, *Dactylorhiza aristata*, *Viola selkirkii*, *V. biflora* и др.). В межкروновых осветленных прогалинах преобладают виды высокотравья – дудник медвежий, шеломайник, крестовник, иван-чай, бодяк камчатский, клопогон (*Cimicifuga simplex*), акониты (*Aconitum fisherii*, *A. maximum*), а также луговые мезофиты (*Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*, *Artemisia opulenta*) и др. Из кустарников на освещенных прогалинах встречается волчье лыко.

Таким образом, коренные старовозрастные каменноберезняки обладают хорошо выработанной ценотической структурой. Выделенные парцеллы хорошо отличаются по видовому составу и эколого-ценотическим особенностям, их распределение по

<i>Brachythecium erythrorhizon</i> B.S.G.	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bryhnia hultenii</i> Bartr.	о	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bryum laevifolium</i> Syed	-	-	-	з	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Campylium somnerfeltii</i> (Myr.) J. Lange	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dum.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-
<i>Chiloscyphus polyanthes</i> (L.) Corda	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	-
<i>Chiloscyphus minor</i> (Nees) Engler et Schust.	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chiloscyphus profundus</i> (Nees) Engler et Schust.	г	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr.	-	-	-	п	о	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	-	-	-	-	-	-	г	-	г	-	-	-
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	пг	-
<i>Frullania bolanderi</i> Aust.	-	-	к	-	-	-	к	-	-	-	-	-
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B.S.G.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п	-
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wils.	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-
<i>Lophozia ventricola</i> (Dicks.) Dum. s.l.	-	-	-	-	-	-	о	-	-	-	-	-
<i>Lophozia ventricosa</i> var. <i>guttulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	-
<i>Lophozia wenzelii</i> s.l. (Nees) Steph.	-	-	-	-	-	-	к	-	-	-	-	-
<i>Oncophorus crispifolius</i> (Mitt.) Lindb.	-	-	-	г	г	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oncophorus wahlenbergii</i> Brid.	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-
<i>Orthodicranum hamulosum</i> (Mitt.) Broth.	-	-	-	о	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	-	-	к	-	-	-	к	-	-	-	-	-
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.	-	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T. Kop.	-	-	-	-	по	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et Schimp.) T. Kop.	-	-	-	пг	-	-	-	по	-	-	-	-
<i>Plagiothecium euryphyllum</i> (Card. et Ther.) Wats.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	з	-
<i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) Jaeg.	-	-	-	-	-	о	-	-	-	-	-	-
<i>Pleuroziopsis ruthenica</i> (Weinm.) Kindb. ex Britt.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	пг	-
<i>Pleurozium shrebenii</i> (Brid.) Mitt.	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	по	-
<i>Pogonatum japonicum</i> Sull. et Lesq.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п	-
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	пг	-
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	пг	-
<i>Ptilidium californicum</i> (Aust.) Pears.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-
<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe	-	-	-	-	-	о	-	-	-	о	-	-

<i>Pylaisiella polyantha</i> (Hedw.) Grout.	-	-	к	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhizomnium magnifolium</i> (Honk.) T. Kop.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п	-
<i>Rhizomnium nudum</i> (Britt. et Williams) T. Kop.	з	з	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	-	-	-	-	по	-	-	-	п	-
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.Kop.	-	-	-	п	по	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	-	-	-	-	о	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: п – почва, о – основание стволов деревьев, г – гнилая древесина, к – кора живых деревьев; заглавные буквы (ПОГК) – вид обилен на данном субстрате; строчные буквы (погк) – вид произрастает на данном субстрате, но не обилен; курсив (погк) – вид встречается в примеси. В столбце С указана константность вида.

Мохообразные

Специальных работ по изучению мохообразных коренных старовозрастных лесов Камчатки до настоящего времени не проводилось. Краткие сведения о мхах камчатских каменноберезовых лесов приведены в работах Л.Н.Тюлиной (1936, 2001), М.А.Балмасовой (1994), В.Ю.Нешатаевой (Neshataeva, 2001).

В результате проведенных исследований в старовозрастных каменноберезовых лесах на 10 пробных площадях обнаружено всего 69 видов и 1 разновидность мохообразных (табл. 2). На отдельных пробных площадях число видов колеблется от 13 до 26. Практически на всех пробных площадях (с константностью V) были выявлены 3 вида: *Brachythecium reflexum*, *Hypnum pallescens*, *Sanionia uncinata*, при этом *Brachythecium reflexum* произрастал во всех типах экотопов. На 7-8 пробных площадях с константностью IV зафиксированы 4 вида: *Brachythecium starkei*, *Dicranum fragilifolium*, *Dicranum fuscescens*, *Orthodicranum montanum*, и на 5-6 пробных площадях с показателем константности III - еще 8 видов: *Brachythecium salebrosum*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum majus*, *Hypnum plicatulum*, *Orthotrichum sordidum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisiella subcircinata*, *Ulota drummondii*.

Вышеперечисленные 15 видов встретились на половине и более пробных площадей и составляют основу мохового комплекса старовозрастных каменноберезовых лесов. На 3-4 пробных площадях (с константностью II) собрано 13 видов. 41 вид (60%) всех мохообразных отмечены на 1-2 пробных площадях, и многие из них являются случайными для этих сообществ.

В сообществах каменноберезняков мощный травяной ярус препятствует развитию мохообразных. При сомкнутости травяного яруса около 100 % мхи на почве практически отсутствуют, изредка встречаются единичные стебли бриофитов на опаде. При уменьшении сомкнутости верхних ярусов на почве появляются единичные разреженные дернинки мохообразных, их проективное покрытие не превышает 1%. Наиболее часто на почве и опаде встречаются *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*, *B. starkei*, *Dicranum majus*, *Plagiomnium medium*, *Rhodobryum roseum*. Только в сообществе каменноберезняка низкотравно-кедровостланикового, где сомкнутость травяно-кустарничкового яруса составляет 80%, моховой ярус становится ценотически значимым и покрывает 10% поверхности почвы. Наиболее обильны *Pleurozium schreberi* (3%), *Rhytidiadelphus squarrosus* (3%), *Pleuroziopsis ruthenica* (1%), *Dicranum fuscescens* (1%), *Dicranum majus* (1%).

В основном, мхи в изученных фитоценозах произрастают на гнилой древесине (валеже, пнях и т.д.) и при основании стволов в их прикорневой части. Гнилая древесина является специфическим экотопом, благодаря богатству органическими веществами, рыхлости и гигроскопичности. Здесь поселяются эпигейные виды, для которых затруднено произрастание на почве в условиях мощного развития травяного яруса. С другой стороны, здесь продолжают произрастать мохообразные-эпифиты. На гнилой древесине мохообразные могут покрывать до 50-60 % поверхности валежа, наиболее обильны *Brachythecium reflexum*, *B. starkei*, *Sanionia uncinata*, обычно присутствуют *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fragilifolium*. Характерным, но не обильным, видом гнилой древесины старовозрастных березняков является *Ceratodon purpureus*.

При основаниях стволов создаются особые условия для существования мохообразных, отличающиеся от экотопов напочвенного покрова и коры деревьев. Здесь скапливается много органических веществ и влаги, практически отсутствует конкуренция со стороны травяного яруса, что создает благоприятные условия для развития мохообразных. В изученных березняках при основаниях стволов формируется характерный комплекс мохообразных, наиболее обильны *Brachythecium reflexum*, *Dicranum fuscescens*, *Dicranum fragilifolium*, *Sanionia uncinata*, часто присутствуют, но менее обильны *Hypnum pallescens*, *Brachythecium starkei*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Orthodicranum montanum*, *Hypnum plicatulum*, *Dicranum majus*, *Callicladium haldanianum*.

Старовозрастные березняки характеризуются богатой эпифитной бриофлорой. Старая кора с большим количеством трещин, разломов и т.д., где скапливается органический субстрат и влага, способствует поселению и разрастанию мохообразных. В нижней части стволов берез (примерно до высоты 1-1.5 м) суммарное покрытие мохообразных может составлять 60-80% поверхности ствола, выше по стволу покрытие резко уменьшается, и на высоте 2-3 м, как правило, не превышает 5-15%. Исключение составляют толстые горизонтальные ветви берез,

верхняя часть которых часто покрыта сплошным моховым ковром. Наиболее обильна *Pylaisiella subcircinata*, в большом количестве произрастают *Hypnum pallescens*, *Orthotrichum sordidum*, *Ulotia drummondii*, *Platygium repens*, встречаются дернинки *Ulotia crispa*, *Frullania bolanderi*. Вверх по стволу на высоту 1-2 м могут заходить мохообразные, произрастающие при основании стволов деревьев - *Ptilidium pulcherrimum*, *Orthodicranum montanum*, *Dicranum fragilifolium*.

Распределение числа видов мохообразных по экотопам представлено в таблице 3. Как видно из этой таблицы, наибольшее число видов произрастает на гнилой древесине (43 вида). Около половины из них (44.2%) встречено только на этом субстрате, т.е. эти виды можно назвать специфическими видами данного субстрата. Однако, за исключением *Ceratodon purpureus*, все эти виды зафиксированы в изучаемых сообществах всего 1-2 раза, следовательно, являются случайными. Можно предположить, что на гнилой древесине эти виды поселились ввиду наибольшей доступности субстрата, т.е. оптимального сочетания его физико-химических свойств, о которых было сказано выше, и меньшей конкуренции со стороны сосудистых растений. В частности, здесь отмечены обычные напочвенные виды *Climacium dendroides*, *Rhizomnium nudum* и др. Несколько меньшее количество видов произрастает при основании стволов деревьев (34 вида) и значительно меньше здесь процент специфичных видов (23.5%). К типичным (но не обильным) видам этого экотопа можно отнести *Plagiothecium laetum*, *Callicladium haldanianum* и *Rigodiadelphus robustus*. Всего на почве найден 21 вид мохообразных, но только 2 из них не зафиксированы на других субстратах. Это типичные эпигейные виды, собранные в исследованных ценозах единично – *Hylocomium splendens* и *Pogonatum japonicum*. Малое видовое разнообразие и низкий процент специфичных видов напочвенного покрова – одно из свидетельств неблагоприятных условий этого экотопа для произрастания мохообразных. Наименьшее видовое разнообразие мохообразных отмечено на коре живых деревьев (16 видов), что объясняется специфичностью данного субстрата, позволяющему поселяться на нем сравнительно небольшому числу видов. При этом свыше половины из них (56.2%) собрано только на данном субстрате. Как правило, это облигатные эпифиты, из которых наиболее обильные перечислены выше. К необлигатным облигатным эпифитам относятся *Orthotrichum obtusifolium*, *Pylaisiella polyantha* и др.

Таблица 3. Распределение числа видов мохообразных по экотопам

Экотоп	Количество видов экотопа		Доля специфических видов
	Общее	Специфических	
Напочвенный покров	21	2	9.5%
Гнилая древесина	43	19	44.2%
Основание стволов	34	8	23.5%
Кора живых деревьев	16	9	56.2%

Рассмотрим систематическую структуру выявленной бриофлоры. К классу печеночных мхов относится 16 видов из 5 семейств и 6 родов. Половина всех печеночников (8 видов) принадлежит к семейству Lophoziaceae и 5 видов – к роду *Lophozia*. К классу бриевых и подклассу зеленых мхов относятся 53 вида из 15 семейств и 31 рода. Наиболее флористически богатыми являются семейства

Dicranaceae (9 видов), Нурнaceae (6 видов), Brachytheciaceae (6 видов), Mniaceae (5 видов) и рода *Dicranum* (5 видов), *Brachythecium* (5 видов), *Plagiothecium* (4 вида). Преобладание во флоре указанных семейств и родов характерно для лесов бореальной зоны.

Таким образом, основу бриофлоры изученных каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки составляют бореальные и бореально-неморальные виды широкого циркумполярного распространения. Однако, наряду с обычными лесными мхами, в каменноберезняках встречены редкие виды, основной ареал которых лежит в юго-восточной Азии. Это *Bryhnia hultenii*, *Oncophorus crispifolius*, *Orthodicranum hamulosum*, *Plagiothecium euryphyllum*, *Pylaisiella subcircinata*, *Rigodiadelphus robustus*. По-видимому, именно под пологом старовозрастных каменноберезовых лесов для этих южных видов создаются оптимальные условия для их поселения и произрастания в суровых условиях Камчатского полуострова. Нахождение этих видов на юге Камчатки подтверждает существование обширных флористических связей полуострова с Японией и Южным Приморьем.

Лишайники и калициоидные грибы

Первые упоминания о лишайниках, обнаруженных на коре *Betula ermanii*, содержатся в статье G.E.Du Rietz (1929). По сборам, сделанным в разных районах Камчатки участниками экспедиции Э.Хультена (1920-1922 гг.), автор отмечает 16 видов. В работе Х.Х.Трасса (1963) мы находим указания о 12 наиболее обычных представителях семейств *Parmeliaceae* и *Cladoniaceae*, обитающих на стволах каменных берез в центральных и восточных районах Камчатки. Для территории Кроноцкого заповедника А.В.Пчелкин (1982) упоминает 13 видов лишайников, обнаруженных на березах в каменноберезовых лесах. Работавший позднее на той же территории А.Г.Микулин (1986, 1987) по собственным и литературным данным указывает 46 видов, произрастающих в каменноберезовых лесах, в том числе 31 вид – непосредственно на стволах каменных берез. Таким образом, лишенобиота каменноберезовых лесов Камчатки все еще остается слабо изученной, а имеющиеся данные относятся преимущественно к наиболее распространенным видам.

В ходе исследований на 10 пробных площадях нами обнаружен 151 вид лишайников и калициоидных грибов (табл. 4), относящихся к 59 родам и 30 семействам. Минимальное количество отмеченных на пробной площади видов лишайников – 31, максимальное – 78. Эти показатели отражают высокое видовое богатство лишенобиоты каменноберезовых лесов юго-западной Камчатки, вероятно определяемое высокой влажностью этих сообществ и старовозрастным характером их древостоев. В таких сообществах лишайники хотя и не доминируют по биомассе среди первичных продуцентов, но занимают ведущее место в их систематическом разнообразии.

[Таблица 4. Лишенобиотическая характеристика каменноберезовых лесов бассейнов рек Банная и Быстрая-Большая](#)

Таблица 5. Распределение видов лишайников по эколого-субстратным группам

Эколого-субстратные группы	Всего видов и %	В том числе			
		на березе	на рябине	на иве	на кедровом стланике
Эпифиты	141 (93,4%)	133 (88,1%)	20 (13,2%)	19 (12,6%)	13 (8,6%)
Эпиксилы	8 (5,3%)	7 (4,6%)	-	-	1 (0,7%)
Эпибриофилы	4 (2,6%)	4 (2,6%)	-	-	-
Паразиты	1 (0,7%)	1 (0,7%) на <i>Pertusaria</i>	-	-	-

Представители группы эпиксильных лишайников и калициоидных грибов обитают на обнаженной (лишенной коры) мертвой древесине деревьев. В обследованных каменноберезовых лесах эта группа представлена лишь 8 видами (5,3%), большинство из которых (7 видов) обнаружено на древесине берез и лишь один вид – *Xylographa parallela* var. *parallela* – встречен на древесине кедрового стланика. В группу эпибриофилов входит 4 вида (2,6%), обитающих на мхах, произрастающих при основаниях стволов берез. Всего один вид калициоидного гриба – *Sphinctrina turbinata* – относится к числу паразитов и обитает на лишайниках *Pertusaria alpina* и *P. pertusa* на стволах старых берез. Необходимо отметить полное отсутствие лишайников в напочвенном покрове, а также отсутствие каких-либо каменистых поверхностей в пределах обследованных пробных площадей.

Таким образом, в старовозрастных каменноберезовых лесах именно кора каменной березы представляет собой наиболее благоприятный субстрат и создает наибольшее разнообразие микрониз для максимального числа видов лишайников и калициоидных грибов. Всего же с субстратами, формирующимися в процессе развития и последующего разрушения стволов берез, связано 145 видов (96,0%) лишайников и калициоидных грибов (табл. 5). Интересно отметить, что в сообществах каменноберезняков только 3 вида (*Calicium abietinum*, *Rinodina cinereovirens* и *R. conradii* - табл. 4) входят в состав более чем одной эколого-субстратной группы (эпифиты на коре и эпиксилы на древесине берез). Это указывает на самостоятельное значение всех представленных типов субстратов для поддержания высокого уровня видового разнообразия в пределах обследованных сообществ.

Для мелких эпифитных организмов, в том числе мхов, лишайников и калициоидных грибов, наличие и разнообразие микрониз и соответствующих им микроклиматических условий является решающим фактором заселения субстратов (Barkman, 1958). На основаниях стволов каменной березы, в условиях повышенного затенения и влажности, существующих на поверхности и обратной стороне чешуй коры, а также в углублениях стволов отмечены калициоидные лишайники и грибы *Calicium abietinum*, *C. viride*, *Chaenotheca furfuracea*, *C. hispidula*, *C. phaeocephala*, *C. sphaerocephala*, *Chaenothecopsis debilis*, *C. nana*, *Sclerophora coniophaea*, а также паразитирующий на слоевищах эпифитных лишайников *Pertusaria alpina* и *P. pertusa* калициоидный гриб *Sphinctrina turbinata*. На стволах старых берез с грубой корой также отмечены *Candelariella reflexa*, *Fuscopannaria ahlneri*, *Graphis scripta*, *Lobaria scrobiculata*, *Pachyphiale carneola*, представители родов *Collema*, *Leptogium*, *Mycoblastus*, *Nephroma*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*. Молодые стволы и ветви берез

являются местообитанием для таких пионерных нелихенизированных грибов, как виды рода *Arthopyrenia* и *Phaeocalicium betulinum*. На встречающемся в старовозрастных березняках замшелом березовом валеже и на основаниях стволов обычны виды из родов *Cladina*, *Cladonia*, *Leptogium*, *Nephroma*, *Peltigera* и *Lobaria scrobiculata*.

Связь видового состава и разнообразия лишайников и калициоидных грибов на пробных площадях с возрастом основной лесообразующей породы достоверно не установлена. Как следует из таблицы 4, очевидной связи видового разнообразия с максимальным возрастом берез не наблюдается, по крайней мере, в пределах обследованного отрезка возрастов (220-350 лет). Вероятно, этот показатель находится также под существенным влиянием истории формирования конкретного фитоценоза, его окружения и фактора случайности в процессе его заселения. Это косвенно подтверждается высокой долей (более 50%) в лишенобиоте редко встречающихся видов. На имеющемся материале трудно проследить четкую связь между встречаемостью калициоидных лишайников и грибов (представители родов *Calicium*, *Chaenotheca*, *Chaenothecopsis*, *Mycocalicium*, *Phaeocalicium*, *Sclerophora*, *Sphinctrina*) и максимальным возрастом стволов *Betula ermanii* в древостое. Можно предположить, что более существенные различия имеются между этой возрастной группой и молодыми древостоями, как это показано на примере хвойных лесов таежной зоны Южной Швеции (Tibell, 1992). Для проверки этого предположения необходимо провести столь же подробное обследование лишенобиоты молодых каменноберезовых лесов с возрастом деревьев до 100-150 лет.

На основании наших данных (табл. 4) для обследованных старовозрастных каменноберезняков наиболее распространенными являются 15 видов лишайников (9,9%; показатель константности V), на 7-8 пробных площадях встречено еще 13 видов (8,6%; IV). Именно эти 28 видов (18,5%) представляют основную и наиболее стабильную структурную часть эпифитных лишайниковых сообществ коры березы в каменноберезовых лесах Юго-Западной Камчатки. На 5-6 пробных площадях обнаружено 8 видов (5,3%; III), а на 3-4 – 33 вида (21,9%; II). В число наиболее редких входит 82 вида (54,3%; I). Высокая доля (более 50%) редко встречающихся видов может быть показателем большой роли фактора случайности в формировании лишенобиоты каменноберезовых лесов.

Систематическая структура изученной лишенобиоты характеризуется ведущей ролью семейств *Parmeliaceae* Zenker (26 видов, 17,2%), *Cladoniaceae* Zenker (20 видов, 13,2%), *Pertusariaceae* Körb. ex Körb. (12 видов, 7,9%), *Lecanoraceae* Körb. (11 видов, 7,3%), *Physciaceae* Zahlbr. (9 видов, 6,0%), *Coniocybaseae* Reichenb. (7 видов, 4,6%). Высокое положение этих семейств, занимающих первые 6 мест в систематической структуре, отражает бореальный характер лишенобиоты. При этом значительная роль представителей семейства *Pertusariaceae* является особенностью Восточной Азии и Тихоокеанского региона в целом, а высокое положение представителей семейства *Coniocybaseae* связано с коренным старовозрастным характером обследованных каменноберезовых лесов. Приморский характер территории определяет заметную представленность семейства *Collemataceae* Zenker (6 видов, 4,0%). Наибольшее число видов (18, 11,9%) включает род *Cladonia* Hill ex P. Browne, представители которого поселяются на основаниях стволов старых деревьев, на пнях и валежнике. К числу ведущих родов (по 6-8 видов) относятся

Pertusaria DC., *Lecanora* Ach., *Arthopyrenia* A. Massal., *Chaenotheca* (Th. Fr.) Th. Fr. и *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl. Виды рода *Arthopyrenia* приурочены к молодым ветвям и гладким стволовым участкам коры и являются участниками самых первых стадий ее заселения. В то же время представители рода *Chaenotheca* обитают на наиболее старых, грубых и отслаивающихся участках коры с развитым рельефом, располагающихся на основаниях стволов старых берез и находящихся в условиях повышенного увлажнения и низкой освещенности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего в коренных старовозрастных каменноберезняках юго-западной Камчатки на 10 пробных площадях отмечено 79 видов сосудистых растений (в том числе 2 вида деревьев, 7- кустарников и 69 - трав и 1 кустарничек), 69 видов мохообразных и 151 - лишайников. 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 характеризуются хорошо выработанной ценотической структурой. Для всех изученных сообществ характерен сомкнутый травяной ярус, покрытие которого достигает 90-100 %, в нем обычно выражены три подъяруса. Значительное участие в травяном покрове принимают неморальные виды. Наибольшее флористическое разнообразие наблюдается в кустарниково-разнотравных каменноберезняках, где на пробной площади отмечено до 47 видов сосудистых растений (обычно 40-43 вида). Выражены три парцеллы – приствольная, подкроновая и межкроновая, связанные с особенностями светового режима сообществ.

Основу бриофлоры старовозрастных каменноберезовых лесов составляют бореальные и бореально-неморальные виды широкого циркумполярного распространения. Кроме того, в каменноберезняках встречены редкие виды, распространенные в юго-восточной Азии. На пробной площади встречается от 13 до 26 видов мохообразных.

В коренных каменноберезовых лесах лишайники и калициоидные грибы обладают высоким видовым разнообразием. Здесь они играют ведущую роль в систематическом разнообразии первичных продуцентов. В этих сообществах подавляющее большинство видов (96,0%) связано с субстратами, формируемыми в процессе развития и последующего разрушения стволов берез, что отражает важнейшую роль *Betula ermanii* как ядра основной для данного фитоценоза консорции. Обязательным компонентом эпифитного лишайникового покрова являются *Lecanora symmicta*, *Parmelia squarrosa*, *P. sulcata*, *Bryoria simplicior*, *Cladonia ochrochlora*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua* и *Vulpicida pinastri*. В то же время, доля случайных видов в сообществе эпифитных лишайников каменной березы высока и составляет более 50%. Кроме широко распространенных и редко встречающихся случайных видов важную роль играет группа стенотопных видов-индикаторов, приуроченных к специфическим условиям, складывающимся в коренных старовозрастных лесах. Видовое разнообразие

лишайников и калициоидных грибов составляет от 31 до 78 видов на пробную площадь.

Таким образом, старовозрастные каменноберезняки юго-западной Камчатки характеризуются высоким флористическим и лишенобиотическим разнообразием и являются примером ненарушенных коренных 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.

Необходимо разработать систему охраняемых лесных территорий Камчатки, основанную на принципах ландшафтной репрезентативности и ориентации на сохранение коренных лесов Камчатки как эталонов первобытной природы, мест обитания и центров расселения аборигенной флоры и фауны, резерватов генофонда основных лесообразователей, а также в качестве объектов для мониторинга, научно-исследовательских работ и экологического образования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают сердечную благодарность за большую помощь при определении сосудистых растений к.б.н. В.В.Якубову (БПИ ДВО РАН), печеночных мхов - д.б.н. А.Д.Потемкину (БИН РАН), отдельных образцов листостебельных мхов - д.б.н. М.С.Игнатову (ГБС), к.б.н. В.И.Золотову (ГБС), к.б.н. Г.Я.Дорошиной-Украинской (БИН РАН), калициоидных лишайников и грибов - к.б.н. А. Н.Титову (БИН РАН), некоторых образцов лишайников из родов *Hypogymnia* - к.б.н. С.И.Чабаненко (Сахалинский ботанический сад ДВО РАН), *Peltigera* - к.б.н. А.А.Заварзину (БНИИ СПбГУ) и *Collema* - к.б.н. Г.П.Урбанавичюсу (ПАБСИ КФ РАН). За организацию полевых работ и всестороннюю поддержку авторы глубоко признательны старшему научному сотруднику КФ ТИГ ДВО РАН О.А.Чернягиной. Особую благодарность авторы выражают доктору Р.Отто (Университет г.Лейпцига, Германия), без финансовой поддержки которого участие второго автора в экспедиции не оказалось бы возможным.

Настоящая работа выполнена в рамках программы Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН по мониторингу строительства магистрального газопровода Кшукское месторождение - г. Петропавловск-Камчатский.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агеенко А.С., Клинцов А.П. 1969. Леса о.Сахалина и Курил (Сахалинская обл.) // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная пром-ность.

Балмасова М.А. 1994. Каменноберезовые леса // Растительность Кроноцкого государственного заповедника // Тр. БИН РАН. Вып.16. С.41-68.

Бондарцева М.А., Лосицкая В.М., Крутов В.И. 1999. Афиллофороидные грибы как компонент коренных и производных типов леса в заповеднике «Кивач»

(Республика Карелия) // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.193-194.

Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупкина Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука. 228 с.

Волков А.Д. 1999. Сравнительная оценка экологической роли и биологической специфики коренных и производных лесов северо-запада таежной зоны России // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.9-16.

Волков А.Д., Громцев А.Н., Саковец В.И. 1997. Коренные леса северо-запада таежной зоны России: природные особенности, современное состояние и проблемы сохранения. Петрозаводск: КНЦ РАН. 35 с.

Воробьев Г.А. 1999. Коренные леса особо охраняемых природных территорий Вологодской области // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.17-20.

Гимельбрант Д.Е., Мусякова В.В. 2001. Заметки о калициоидных лишайниках и грибах на островах Керетского архипелага // Вестн. С.-Петербур. ун-та. Сер.3 (Биология). Вып.4. №27 (в печати).

Громцев А.Н. 1999. Коренные леса Карелии: природные особенности, современное состояние и перспективы охраны // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.21-26.

Громцев А.Н. 2000. Ландшафтная экология таежных лесов (теоретические и прикладные аспекты). Петрозаводск: Ин-т Леса КНЦ РАН. 144 с.

Дыренков С.А. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. 174 с.

Елагин И.Н. 1963. Эколого-фенологическая характеристика каменноберезовых лесов Центральной Камчатской депрессии // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.229-258.

Ефремов Д.Ф. 1969. Леса Камчатки // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность.

Зайцева И.В., Кобяков К.Н., Никонов В.В., Смирнов Д.Ю. 2002. Коренные старовозрастные леса Мурманской области // Лесоведение. №2. С.14-22.

Ивашкевич Б.А. 1929. Девственный лес, особенности его строения и развития (по наблюдениям в Дальневосточном крае) // Лесное хоз-во и лесная промышленность. №10 (73). С.36-44; №11 (74). С.40-47; №12 (75). С.41-46.

Игнатов М.С., Афонина О.М. 1992. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. Т.1. №1-2. С.1-85.

Кабанов Н.Е. 1940. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток: Изд-во Горнотажной станции АН СССР. 211 с.

Кабанов Н.Е. 1963. Типы лиственных лесов Камчатки // *Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение*. М.: Изд-во АН СССР. С.12-125.

Кабанов Н.Е. 1972. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М.: Наука. 137 с.

Камчатка, Курильские и Командорские острова (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока) М.: Наука. 1974. 440 с.

Колесников Б.П. 1956. Конспект лесных формаций Приморья и Приамурья // *Академику Сукачеву к 75-летию со дня рождения*. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С.286-305.

Колесников Б.П. 1956. Кедровые леса Дальнего Востока // *Тр. ДВФ АН СССР*. Т.2 (4). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 264 с.

Комаров В.Л. 1940. Ботанический очерк Камчатки // *Камчатский сборник*. Т.1. М.-Л.: АН СССР. С.5-52.

Лазарев Г.А. 2000. Подходы к проблеме сохранения лесов на Камчатке // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. регион. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 11-12 апреля 2000 г.)*. Петропавловск-Камчатский. С.74-76.

Лазарев Г.А. 2002. Истощительное лесопользование в хвойных лесах Камчатки // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. III научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 27-28 ноября 2002 г.)*. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С.183-184.

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. Камчатская*. Вып.4. 250 с.

Манько Ю.И. 1967. Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Л.: Наука. 244 с.

Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1978. Еловые леса Камчатки. М.: Наука. 256 с.

Маслов А.А. 1999. О роли базовых терминов – коренной, старовозрастный лес – в системе приоритетов при создании охраняемых территорий на юге таежной зоны // *Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения*. Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.94-95.

Медведев Н.В., Поздняков С.А. 1999. Фауна мелких млекопитающих приграничных лесов в северной и среднетаежной подзонах Карелии (на примере териокомплексов НП "Калевальский" и "Койтайоки" // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.152-154.

Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб: БИН РАН. 240 с.

Микулин А.Г. 1986. К лишенофлоре Кроноцкого государственного заповедника (Камчатская область) // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Сб. науч. тр. Владивосток. С.137-150.

Микулин А.Г. 1987. Новые для Камчатского полуострова виды лишайников // Новости сист. низших раст. Т.24. С.163-165.

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: Матер. III науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 27-28 ноября 2002 г.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С.69-73.

Никонов В.В., Лукина Н.В., Петров В.Н. 1999. Коренные леса Мурманской области: природные особенности, функционирование, мониторинг, хозяйствование // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.34-40.

Олигер Т.И. 1999. О структуре населения хищных членистоногих поверхностной мезофауны лесов Нижнесвирского заповедника // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.158.

Павлов Н.В. 1936. Березовые леса западного побережья Камчатки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т.XLV. №2. С.129-138.

Павлов Н.В., Чижиков П.Н. 1937. Природные условия и проблемы земледелия на юге Большерецкого района Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. Вып.3. 212 с.

Пармasto Э.Х. 1963. К флоре грибов полуострова Камчатка // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин: Изд-во АН ЭССР. С.221-288.

Пахучий В.В. 1999. Девственные леса Северного Приуралья. СПб: Наука. 137 с.

Пахучий В.В. 2002. Коренные леса Республики Коми // Лесоведение. №2. С.5-13.

Пчелкин А.В. 1982. Лиخنотрические исследования в Кроноцком заповеднике // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.5. С.130-134.

Розенберг В.А. 1967. Формация еловых и пихтовых лесов советского Дальнего Востока // Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток. С.98-101.

Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П. 1998. Притундровые леса Европейской части России. Архангельск: Пресс-А. 332 с.

Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / под ред. С.С.Харкевича. Т.1. Л.: Наука. 1985. 398 с.; Т.2. Л.: Наука. 1987. 445 с.; Т.3. Л.: Наука. 1988. 420 с.; Т.4. Л.: Наука. 1989. 380 с.; Т.5. СПб.: Наука. 1991. 389 с.; Т.6. СПб.: Наука. 1992. 428 с.; Т.7. СПб.: Наука. 1995. 394 с.; Т.8. СПб.: Наука. 1996. 383 с.

Трасс Х.Х. 1963. К флоре лишайников Камчатки I // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин: Валгус. С.170-220.

Турков В.Г., Шамшин В.А. 1963. Лесоводственно-таксационная характеристика каменноберезовых древостоев Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.259-296.

Тюлина Л.Н. 1936. Растительность западного побережья Камчатки. Отчет Почвенно-Ботанического отряда Камчатской экспедиции СОПС АН СССР. Рукопись // Архив БИН им. В. Л. Комарова РАН. Р.1, Оп.1, №770.

Тюлина Л.Н. 2001. Растительность западного побережья Камчатки // Тр. КИЭП ДВО РАН. Вып.2. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 304 с.

Флора и растительность Южной Камчатки // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Вып.3. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 2002. 240 с.

Чижигов П.Н. 1951. О березовых лесах юга Камчатки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т.LVI. №4. С.73-79.

Шамшин В.А. 1972. Строение естественных каменноберезовых древостоев по густоте, сомкнутости крон и полноте // Лесоводственные исследования на Севере Дальнего Востока. Тр. ДальНИИЛХ. Вып.14. С.16-21.

Шамшин В.А. 1999. Каменноберезовые леса Камчатки. М.: ГЕОС. 170 с.

Яковлев Е.Б. 1999. Некоторые особенности энтомофауны перестойных лесов Карелии // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения: Матер. международн. науч.-практич. конф. Петрозаводск. С.185-186.

Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. 2001. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М.: Гринпис России. 75 с.

Ahti T. 2000. Cladoniaceae // Flora neotropica monograph. Vol.78. 363 p.

Barkman J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Gorcum. 628 p.

Du Rietz G.E. 1929. The Lichens of the Swedish Kamchatka-Expeditions // Arkiv för botanik. Bd.22 A. №13. 26 p.

Halonen P., Hyvarinen M., Kauppi M. 1991. The epiphytic lichen flora on conifers in relation to climate in the Finnish middle boreal subzone // Lichenologist. Vol.23. №1. P.61-72

Holien H. 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the caliciales in a suboceanic spruce forest area in central Norway // Lichenologist. Vol.28. №4. P.315-330.

Hulten E. 1974. The plant cover of Southern Kamchatka // Arkiv för Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapsakademien. Andra serien. Bd.7. Hf.2-3. P.181-257.

Neshatayeva V.Yu. 2001. Classification of the stone-birch (*Betula ermanii* Cham.) forests of Southern Kamchatka // Skógræktarritið. Skógrætarfélag Islands, 1 tbl. P.141-143.

Ovaskainen O. (ed.) 1998. Survey of old-growth forests in Northwest Russia // Finnish Nature League publications. Vol.1. Helsinki. 62 p.

Santesson R. 1993. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund. 240 p.

Schuck A., Parviainen J., Bucking W. A. 1994. Review of approaches to forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe. Joensuu. 62 p.

Signalarter indikatorer rå skyddsvärd skog flora över kryptogamer. 2000. Skogsstyrelsens förlag. 384 p.

The lichen flora of Great Britain and Ireland. 1994 / Ed. by O. W. Purvis, B. J. Coppins, D.L. Hawksworth, P.W. James, D. M. Moore. London: Natural History Museum Publications. 710 p.

Tibell L. 1980. The lichen genus *Chaenotheca* in the Northern Hemisphere // Symb. Bot. Upsal. Vol.XXIII. №1. 65 p.

Tibell L. 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests // Nord. J. Bot. Vol.12. P.427-450.

Tibell L. 1999. Calicioid lichens and fungi // Nordic Lichen Flora. Vol.1. Bohuslan 5, Uddevalla. P.20-9