

# СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады IV научной конференции  
17-18 ноября 2003 г.

---

## КОРЕННЫЕ СТАРОВОЗРАСТНЫЕ ЕЛОВЫЕ ЛЕСА БАССЕЙНА РЕКИ ЕЛОВКА, ЦЕНТРАЛЬНАЯ КАМЧАТКА (ЦЕНОТИЧЕСКИЕ, БРИОФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ЛИХЕНОБИОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ)

### *PRISTINE OLD-GROWTH SPRUCE FORESTS OF THE YELOVKA RIVER BASIN (CENTRAL KAMCHATKA): THE SPECIES COMPOSITION OF VASCULAR PLANTS, MOSESSES AND LICHENS AND THE COMUNITY STRUCTURE FEATURES*

В.Ю. Нешатаева\*, О.А. Чернягина\*\*, И.В. Чернядьева\*,  
Д.Е. Гимельбрант\*\*\*, Е.С. Кузнецова\*\*\*, В.Е. Кириченко\*\*

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

\*\* Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,  
Петропавловск-Камчатский

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

Вопрос о таксономическом положении, номенклатуре и объеме вида ели на Камчатке до сих пор остается дискуссионным. Так, В.Л. Комаров (1927, 1934а, 1940) выделял на Камчатке вид *Picea ajanensis* Fish. Э. Хультен (Hulten, 1927) относил камчатские ели к виду *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. Впоследствии эти два вида рассматривались как синонимы (Комаров, 1934б; Васильев, Уханов 1949), причем Я.Я. Васильев отнес ель аянскую к *Picea jezoensis*, а вид *Picea ajanensis* свел в синонимы. В 1929 г. по гербарным сборам Шведской Камчатской экспедиции из окрестностей села Камаки был описан новый вид *Picea kamtchatkensis* Lacass. (Lacassagne, 1934), который признал В.Л. Комаров (Комаров, 1934б). 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 принимал как отдельный вид *Picea microsperma* Carr. Однако, эта точка зрения также не была принята систематиками. В сводке С.К. Черепанова (1995) оба этих вида считаются синонимами *Picea ajanensis*. Е.Г. Бобров (1971, 1978) относил ель аянскую к секции *Casicta*, которую подразделил на три серии. К серии *Ajanensis*, кроме дальневосточной ели *Picea ajanensis* Fish., он относит японские виды *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr, *P. hondoensis* Mayr., а также североамериканский вид *P. sitchensis* (Bong.) Carr. В настоящей работе мы придерживаемся взглядов Е.Г. Боброва (1971, 1978).

Еловые леса полуострова Камчатка, образованные елью аянской (*Picea ajanensis* Fisch.), являются реликтовыми, находятся на северной границе ареала 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). В настоящее время северная граница 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 проходит у юго-западного подножья влк. Шивелуч. Восточная граница распространения ели проходит в окрестностях бывшего села Камаки (Комаров, 1940; Манько, Ворошилов, 1977). Юго-восточная граница - по правобережью р. Лиственничная на территории Кроноцкого заповедника (Науменко, 1977; Нешатаев, Нешатаева, 1994). Южная граница ели по левобережью долины р. Камчатки 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 - северо-западным склонам Генеральского поднятия.

Наиболее крупные массивы ельников в настоящее время 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 историческими причинами, которые связаны с динамикой растительного покрова Камчатки во время плейстоценовых оледенений. Похолодание климата, распространение ледников и снижение снеговой линии привели к смещению вертикальной 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 межледниковья (Васьковский, 1959; Гептнер и др., 1965; Егорова, 1982; Малаева, 1967; Скиба, 1975). Вероятными 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 районе Генеральского поднятия, никогда не покрывавшегося ледниками (Брайцева, Евтеева, 1967; Брайцева и др., 1968).

Вертикальные пределы распространения ельников в различных районах Камчатки неодинаковы. Так, на юго-восточном склоне вулкана Шивелуч до последнего крупного извержения еловые леса встречались на высотах около 450-500 м над уровнем моря (Карпачевский, Турков, 1972; Манько, 1983а). На западном склоне влк. Плоская-Дальняя единичные экземпляры ели поднимаются до 750 м н.у.м. Здесь ельники не образуют хорошо выраженного высотного пояса, встречаясь небольшими участками в поясе лиственничников и каменноберезовых лесов (Сидельников, 1981). На Никольском хребте и хребте Асхачный Увал прослеживается хорошо выраженный высотный пояс ельников, который поднимается до 600-650 м н.у.м. От реки Малая Кимитина до пос. Атласово ельники тянутся узкими полосами, приуроченными к дренированным террасам и избегая заболоченные местообитания (Манько, Ворошилов, 1977).

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 приспевающими 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 микрестообитаний, что является фактором поддержания биологического разнообразия еловых сообществ. В ельниках встречаются характерные виды мхов, лишайников и калиционидных грибов, являющихся индикаторами специфических условий повышенного увлажнения и затененности.

В настоящее время ель на Камчатке занимает довольно устойчивые ценотические позиции, о чем свидетельствует хорошее естественное возобновление ели под пологом коренных и производных древостоев (Манько и др., 1977; Манько, Ворошилов, 1978). Продолжается процесс постепенного расселения ели в районах Центральной Камчатки путем ее проникновения под полог лиственничников и камменноберезняков. Этому препятствуют постоянные антропогенные (пожары, 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, вырубки и гари (Атлас..., 2003). За последние 15 лет пожарами уничтожено более 55 тыс. га хвойных лесов (Лазарев, 2002). Существует реальная угроза исчезновения на Камчатке последних массивов коренных еловых лесов.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

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 (Манько, Ворошилов, 1973, 1978). Наибольший запас в долинных ельниках полуострова составляет 470 куб. м /га (Манько, Ворошилов, 1971; 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 (Манько, Ворошилов, 1977). Корневая система у ели аянской поверхностная, основная масса корней залегает на глубине 25-30 см (Манько, Ворошилов, 1977; Левус, 1981). Важной особенностью елового подростка 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.

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.

Следует отметить, что 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). Необходимо также подчеркнуть, что 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 (Манько, Ворошилов, 1978).

Общая характеристика ельников Центральной Камчатки приведена в ряде работ (Геншель, 1908; Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938, 1940; Зонн и др., 1963; Шамшин, 1967; Кабанов, 1969; Манько, Ворошилов, 1973, 1977, 1978; Krestov, Nakamura, 2002 и др.). Принципы классификации аянских темнохвойных (елово-пихтовых) лесов предложены Ю.И. Манько (1983б, 1986, 1989), которым в пределах этой формации выделено четыре субформации (по доле 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 к субформации аянских еловых лесов (без участия пихты) и камчатской географической фации.

Таблица 1. Географическое положение пробных площадей

№ п.п.	№ описания	Местоположение	Высота над ур. моря (м)
1	759	N56 53 00.0 E160 55 06.0	108

2	760	N56 53 00.0 E160 55 04.2	110
3	761	N56 55 34.1 E160 59 54.3	106
4	762	N56 55 29.8 E160 59 58.0	109
5	763	N56 55 24.9 E160 59 58.0	109
6	764	N56 56 24.7 E160 58 42.6	163
7	765	N56 56 19.9 E160 58 51.8	129
8	766	N56 56 24.8 E160 58 35.9	170
9	767	N56 56 29.5 E160 58 26.0	173
10	768	N56 55 48.3 E161 00 56.7	127

В августе-сентябре 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) (таб.1, рис.1).

По климатическому районированию Камчатки (Кондратюк, 1974) изученная территория относится к Нижне-Камчатскому климатическому району, который отличается более мягким и влажным климатом, чем другие районы Центральной Камчатской депрессии. Климат района исследований характеризуется как умеренно-континентальный с продолжительной холодной зимой и теплым довольно продолжительным летом (Кондратюк, 1974). Для него характерны довольно низкие среднегодовые температуры воздуха ( $-1,3^{\circ}$  –  $-2,4^{\circ}$  C), короткий безморозный период (около 70 дней). Сумма среднесуточных температур воздуха более  $10^{\circ}\text{C}$  за период активной вегетации составляет около  $1200^{\circ}$ . Продолжительность вегетационного периода – 135 дней. Среднегодовое суммарное количество осадков составляет около 450-500 мм. Мощность снежного покрова достигает 80-100 см. Для начала вегетации характерны засушливые периоды и поздние весенне-летние заморозки (Абатуров, Ефремов, 1965). Почвенный покров района исследований формируется под влиянием современного вулканизма, характерно периодическое поступление аэральной пирокластики, в особенности, пеплов близко расположенного влк. Шевелуч. Почвы слоистые, рыхлые характеризуются легким механическим составом, высокой водопроницаемостью. Характерно наличие сезонной мерзлоты. По классификации С.В. Зонна и др. (1963) под ельниками встречаются лесные сезонно-мерзлотные почвы. По классификации И.А. Соколова (1973), почвы еловых лесов отнесены к слоисто-пепловым вулканическим.

Исследования проводили маршрутными методами с закладкой временных пробных площадей (Методы..., 2002). Координаты точек описаний и высоту над уровнем моря фиксировали с помощью GPS-приемника (табл. 1). На 10 пробных площадях (размерами 20 X 20 м) проведены детальные геоботанические и флористические исследования с выявлением полного видового состава сосудистых растений, мохообразных и лишайников. На пробных площадях проводили полный перечень древостоя, определяли сомкнутость крон, средние и максимальные диаметр и высоту каждого дерева, средний и максимальный возраст и количество стволов для каждого элемента леса. Возраст ели и других древесных пород определяли по кернам, взятым с помощью возрастного бура. Характеристику всходов и подроста проводили по методике ЛенНИИЛХ (Столяров, Кузнецова, 1978), учитывали видовой состав, высоту, количество экземпляров, происхождение (порослевое, семенное), характер распределения по площади, жизненное состояние подроста. 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 (подъярусы) и горизонтальную (синузии) структуру, высоту и сложение каждого подъяруса. Выявляли полный флористический состав травяно-кустарничкового яруса, отмечали проективное покрытие, среднюю высоту и фенофазу каждого вида. При анализе фитоценотического разнообразия ельников использовали принципы и методы эколого-фитоценотической классификации.

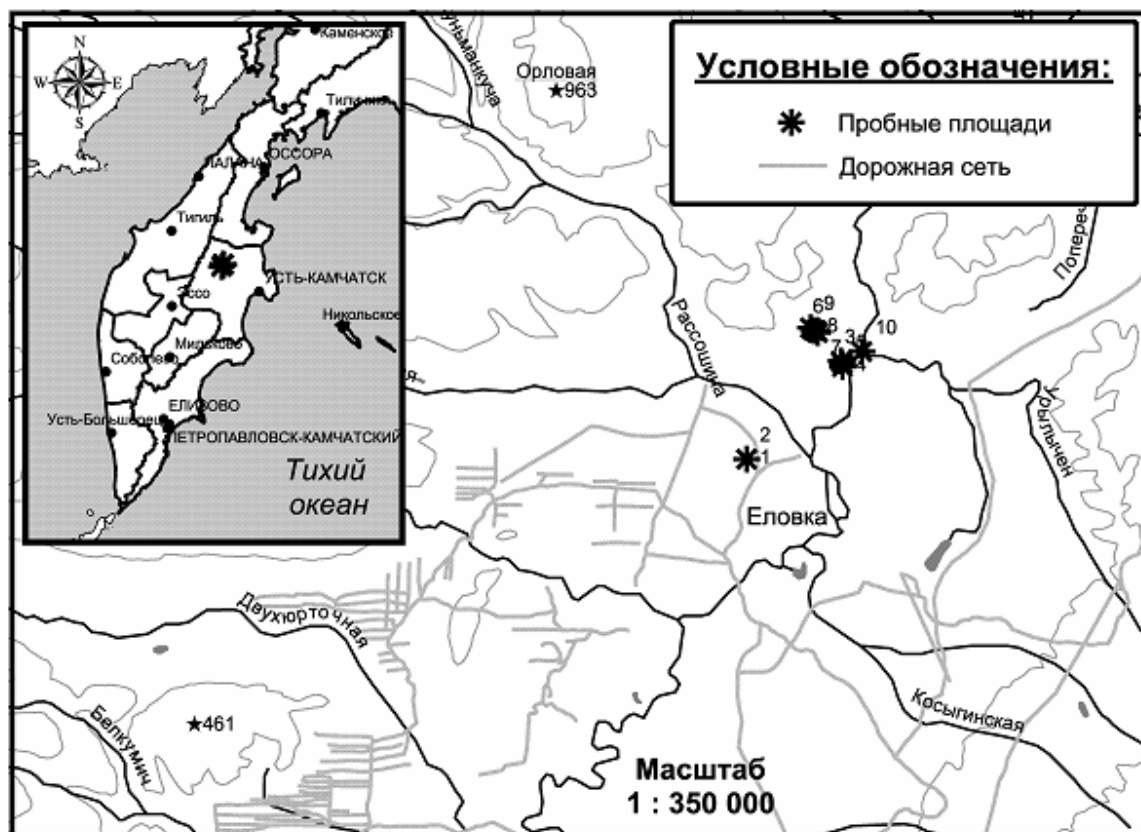


Рис. 1. Район исследований и расположение пробных площадей

При характеристике мохово-лишайникового яруса указывали его общее покрытие в процентах, соотношение мхов и лишайников, их видовой состав, проективное покрытие, характер распределения каждого вида. Отдельно описывали внеярусную растительность. Подробно описан видовой состав мохообразных в различных экотопах – на гнилой древесине, при основании стволов деревьев и на выступающих корнях, на коре живых деревьев (единичных берез, рябин и тополей), на обнаженной почве выворотов елей. Для каждого вида оценивали обилие в каждом экотопе. Со всех субстратов были собраны лишайники и калиционидные грибы. Подробно обследована кора стволов и ветвей елей, лиственниц, берез, рябин и кедрового стланика, обнаженная мертвая древесина, почва и замшелый валёж. Сборы и камеральная обработка лишайников проведены согласно стандартной методике работы с лишайниковым материалом (The lichen flora., 1994), названия

таксонов приведены согласно Santesson (1993), Tibell (1999) и Ahti (2000). Номенклатура мохообразных дана по М.С. Игнатову и О.А. Афониной (1992) и Н.А. Константиновой, А.Д. Потемкину и Р.Н. Шлякову (Konstantinova et al., 1995).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В бассейне р. Еловка ельники встречаются на высоких террасах речных долин, предгорных шлейфах и моренных грядах, а также образуют фрагментарный высотный пояс в горах. Особенностью их местообитаний является мощный чехол рыхлых вулканических пеллов, что предопределяет промывной режим почв, для которого также характерно наличие засушливых периодов. Кроме того, ельники в бассейне р. Еловки встречаются как на склонах гор, так и на выходах скальных пород коренного берега р. Еловки, где рыхлые вулканические отложения смыты в результате склоновых процессов, и почвенный покров характеризуется небольшой мощностью. Для местообитаний ели характерны слоисто-пелловые вулканические почвы.

**Фитоценотическая характеристика.** По результатам наших исследований, еловые леса в изученном районе представлены двумя ассоциациями: ельник зеленомошный и ельник низкотравный (табл. 2).

Формация *Piceeta ajanense* – Ельники из ели аянской (рис. 2).

Группа ассоциаций *Piceeta ajanense hylocomiosa* - Ельники зеленомошные.

Ельники-зеленомошники являются наиболее широко распространенной группой ассоциаций в Центральной долине Камчатки. Распространены на высотах 200-600 м над ур. моря, встречаются обычно на холмисто-увалистых территориях и склонах гор, реже - на равнинах (Манько, Ворошилов, 1978). На Камчатке сообщества группы отмечены в работах многих авторов (Овсянников, 1928; Карев, 1931; Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938; Турков, 1964; Манько, Ворошилов, 1973, 1977, 1978; Манько, 1983б и др.). В системе эколого-флористической классификации камчатские зеленомошные ельники относятся к ассоциации *Moneseto uniflorae-Piceetum jezoensis* (Krestov, Nakamura, 2002).

Ассоциация 1. *Piceetum ajanense hylocomiosum* – Ельник зеленомошный.

Древостой 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. (875 экз./га). В межкروновых пространствах и «окнах», образовавшихся после выпадения старых деревьев, отмечен обильный еловый подрост, большей частью, приуроченный к старому валежу. Покрытие валежа – 10-25%. Среднее количество жизнеспособного подроста ели составляет 2,6 тыс. шт./га (табл. 3). На пробных площадях отмечено объедание верхушек елового подроста лосем. В подлеске сомкнутостью до 0.1 обычны жимолости (*Lonicera caerulea* ssp. *edulis*, *L.*

*chamissoi*), рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*), кедровый стланик (*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.



Рис. 2. Ельники из ели аянской в бассейне р. Еловка

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 20-30%. Под кронами елей обычно выражен только один нижний подъярус, в межкروновых прогалинах – два подъяруса. Первый 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 растений составляет от 25 до 29 видов на пробную площадь.

Покрытие мохово-лишайникового яруса достигает 70-80%. В напочвенном покрове доминируют бореальные лесные мхи: *Pleurozium schreberii* (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 *Cladonia* и *Cladonia*. Единично отмечены *Imadophila ericetorum* и виды рода *Nephroma*.

Зеленомошные ельники из ели аянской на Камчатке впервые описаны С.Ю. Липшицем (Липшиц, Ливеровский, 1937). Детальная характеристика этой 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; Еловые леса., 1984; Рысин, Савельева, 2002), хребте Тукурингра (Куваев, Стецура, 1983). В.Г. Турков (1964) относит камчатские зеленомошные ельники к группе “мшистых нижнегорных еловых лесов охотского типа”.

#### Ассоциация 2. ***Piceetum ajanense nanoherbosum*** – ельник низкотравный.

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), Среднее количество жизнеспособного подроста ели 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 langsdorffii*), осока (*Carex pallida*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*) и др. Второй подъярус (15-20 см) образован видами таежного низкотравья (*Linnaea borealis*, *Ortilia secunda*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Diphasiastrum complanatum*, *P. 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*, *Brachythecium 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.

Сообщества ассоциации описаны Ю.И. Манько и В.П. Ворошиловым (1978) под названием “ельник мелкотравно-зеленомошный” (*Piceetum nanoherboso-hylocomiosum*). В.Г. Турков (1964) относит их к генетической разновидности “мшистые и хвощевые ельники речных долин, возникшие в результате смены лиственницы елью”, что подтверждается наличием “маяков” перестойной лиственницы в 1-м ярусе.

Всего в изученных сообществах обеих ассоциаций 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.

Таблица 2. Геоботаническая характеристика ельников бассейна р. Еловка

Ярусы и виды:	Ассоциации									
	Ельник зеленомошный					Ельник низкотравный				
	Номера описаний пробных площадей									
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767
Экспозиция склона	В	С	С	С	ровн.	ЮВ	ровн.	ЮВ	Ю	ровн.
Крутизна склона (град.)	3	3	5	5	0	7	0	5	3	0
Возраст ели (лет)	140	200	260	200	170	270	200	260	240	230
Древостой, сомкнутость:	0.8	0.6	0.8	0.8	0.7	0.7	0.7	0.5	0.6	0.6
<i>Picea ajanensis</i>	0.7	0.6	0.8	0.7	0.7	0.6	0.7	0.5	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				
Подрост, кол-во экз.	214	86	49	176	110	182	147	93	120	129
<i>Picea ajanensis</i>	176	68	35	148	107	157	120	65	101	85
<i>Betula ermanii</i>	38	18	11	21	3	20	27	28	19	43
<i>Sorbus sibirica</i>			4	7		5				1
Подлесок, сомкнутость	< 0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	0.2	<0.1	<0.1
<i>Lonicera chamissoi</i>	2	+	1	2		+	+	5	1	5
<i>Lonicera caerulea</i>	+	3	1	+	<1	3	<1	3	1	2
<i>Pinus pumila</i>	+	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1
<i>Sorbus sambucifolia</i>	1	5	<1	<1	5	3	2	10	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>				+						

Травяно-кустарничко-вый ярус, покрытие (%)	20	40	25	25	30	50	20	40	50	50
<i>Goodyera repens</i>	+	+								
<i>Maianthemum bifolium</i>	5	10		10	+					
<i>Monesces uniflora</i>	+	+	<1		+	+		+	+	
<i>Lycopodium annotinum</i>	3	3		10	<1	3	<1	5	2	5
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	+	<1	<1		+	<1	1	<1	<1	
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	<1	1	+	<1	<1	<1	<1	<1	1
<i>Linnaea borealis</i>	2	7	7	5	7	5	3	7	5	10
<i>Atragene ochotensis</i>	+	<1	<1	<1	+	<1	+	<1	<1	<1
<i>Orthilia secunda</i>	5	3		2	3	7	5	5	3	2
<i>Carex sp.</i>	<1	<1	1	1	<1	1	+	5	1	5
<i>Equisetum arvense</i>	<1	15	+		1	<1	1	+	1	<1
<i>Equisetum pratense</i>	<1		3		10	<1	5	3	7	10
<i>Rubus arcticus</i>	+	+	<1	+		<1		<1	1	1
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	+	+		+		30	<1			<1
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+		+		+	+	<1		10	3
<i>Milium effusum</i>	+		+	+		+		+	+	+
<i>Geranium erianthum</i>	+		<1			<1		+	<1	1
<i>Solidago spiraeifolia</i>	+		<1			<1		+		<1
<i>Maianthemum dilatatum</i>		+	10		10	15	10	20	25	15
<i>Trientalis europaea</i>		<1	<1	<1	+		+	+	+	+
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>		+	<1		+	+	+	+	<1	<1
<i>Galium boreale</i>				<1	+	+	+	+	+	+
<i>Dryopteris expansa</i>			+	<1		+			+	+
<i>Cirsium kamtschaticum</i>								+	+	+
<i>Aruncus dioicus</i>								<1	<1	
<i>Moehringia lateriflora</i>			+						+	+
<i>Oxalis acetosella</i>									2	1
<i>Anemone debilis</i>		+	+				+			+
<i>Allium ochotense</i>		+				<1			+	
<i>Lycopodium clavatum</i>					+	<1	+			
<i>Pyrola incarnata</i>	5			<1						
<i>Pyrola minor</i>	+					+		+		
<i>Lilium debile</i>						+		+		
<i>Equisetum hiemale</i>		<1			<1					
<i>Equisetum sylvaticum</i>			10							+
<i>Phegopteris connectilis</i>				2gr						+
<i>Poa sp.</i>				+				+		
<i>Festuca rubra</i>	+									
<i>Corydalis ambigua</i>		+								

Empetrum nigrum					+					
Lathyrus pilosus						+				
Viola sachalinensis						+				
Angelica gmelinii						R				
Luzula sp.							+			
Viola selkirkii										+
Cacalia hastata										+
Кол-во видов сосудистых растений на пробн. площ.	29	28	29	25	25	36	27	31	31	36
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %	70	60	70	60	70	20	40	30	40	40

Таблица 3. Таксационные показатели древостоев ели аянской в бассейне р. Еловка

Показатели и породы	Номер пробной площади									
	759	760	761	762	763	764	765	766	767	768
Сомкнутость древостоя,%										
По всему древостою	75	75	60	70	65	50	70	55	60	80
Коэффициент состава по запасу, %										
Ель аянская	61	81	57	59	71	65	76	90	95	99
Лиственница Каяндера	31	18	43	41	26	22	-	-	-	-
Береза каменная	8	1	0,2	-	3	13	11	10	5	1
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	13	-	-	-
Подрост	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Ель аянская	86	77	91	100	100	33	100	83	44	71
Береза каменная	10	8	9	-	-	67	-	17	56	29
Рябина сибирская	4	15	-	-	-	-	-	-	-	-
Средний возраст, лет										
По всему древостою	156	197	178	163	151	202	211	214	199	171
Ель аянская	153	201	172	178	139	192	224	217	199	172
Лиственница Каяндера	149	182	187	141	191	223	-	-	-	-
Береза каменная	206	140	55	-	113	218	195	187	200	86
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	150	-	-	-
Подрост	30	37	38	34	48	29	34	14	34	27
Ель аянская	31	38	38	34	48	48	34	10	51	29
Береза каменная	15	28	36	-	-	19	-	35	21	23
Рябина сибирская	25	18	-	-	-	-	-	-	-	-
Средняя высота, м										
По всему древостою	20,3	20,7	19,9	19,8	19,2	17,5	19,5	19,1	19,2	19,3
Ель аянская	19,5	21,1	17,3	18,6	18,0	17,9	21,0	19,9	19,7	19,4
Лиственница Каяндера	24,4	19,3	23,3	21,4	23,4	20,0	-	-	-	11,0
Береза каменная	10,3	7,0	9,3	-	10,3	11,8	6,8	12,0	9,3	11,4
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	16,5	-	-	-
Подрост	2,5	2,7	3,4	2,7	3,5	3,2	2,2	0,7	2,8	2,4
Ель аянская	2,5	2,7	3,4	2,7	3,5	3,0	2,2	0,5	3,1	2,1

Береза каменная	3,0	3,0	3,5	-	-	3,3	-	1,7	2,6	3,3
Рябина сибирская	3,0	2,9	-	-	-	-	-	-	-	-
Средний диаметр, см										
По всему древостою	40	47	49	42	36	49	53	48	44	37
Ель аянская	36	46	40	41	31	45	51	50	45	37
Лиственница Каяндера	49	54	61	44	55	70	-	-	-	9
Береза каменная	31	22	9	-	18	33	40	31	32	14
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	73	-	-	-
Класс бонитета										
По ели	3,9	3,5	4,4	4,1	4,2	4,3	3,6	3,9	4,0	3,9
По лиственнице	2,7	4,0	3,0	3,4	3,1	3,9	-	-	-	3,1
Сумма площадей сечений, кв.м/га										
По всему древостою	54	57	61	53	54	50	75	59	47	49
Ель аянская	32	44	38	33	40	31	52	51	43	49
Лиственница Каяндера	14	11	23	20	12	10	-	-	-	0,2
Береза каменная	7	1	0,2	-	3	9	12	9	4	0,5
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-
Класс бонитета										
По ели	3,9	3,5	4,4	4,1	4,2	4,3	3,6	3,9	4,0	3,9
По лиственнице	2,7	4,0	3,0	3,4	3,1	3,9	-	-	-	3,1
Сумма площадей сечений, кв.м/га										
По всему древостою	54	57	61	53	54	50	75	59	47	49
Ель аянская	32	44	38	33	40	31	52	51	43	49
Лиственница Каяндера	14	11	23	20	12	10	-	-	-	0,2
Береза каменная	7	1	0,2	-	3	9	12	9	4	0,5
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-
Запас древесины, куб.м/га										
По всему древостою	487	534	547	482	476	409	672	527	420	450
Ель аянская	296	433	309	283	339	267	508	475	400	446
Лиственница Каяндера	153	97	237	199	122	89	-	-	-	1
Береза каменная	39	4	1	-	15	54	77	52	20	3
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	86	-	-	-
Количество стволов, экз./га										
По всему древостою	875	850	825	925	1025	600	825	725	475	950
Ель аянская	650	775	675	775	825	375	675	550	375	850
Лиственница Каяндера	75	50	100	150	50	25	-	-	-	25
Береза каменная	150	25	50	-	150	200	100	175	100	50
Тополь душистый	-	-	-	-	-	-	25	-	-	-
Подрост	700	325	1175	225	50	75	325	3000	225	175
Ель аянская	600	250	1075	225	50	25	325	2500	100	125
Береза каменная	75	25	100	-	-	50	-	500	125	50
Рябина сибирская	25	50	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: средние таксационные показатели определены как средневзвешенные по запасу; при расчете запаса древесины ели аянской использованы видовые числа, приведенные А.Л.Биркенгофом (1938); все показатели даны для живых деревьев.

**Мохообразные.** Специальных исследований мохового покрова ельников на полуострове ранее не проводилось. В настоящей работе представлены результаты подробного изучения мохового покрова коренных старовозрастных ельников на 10 пробных площадях, где было выявлено 55 видов мохообразных. На отдельных пробных площадях число видов колеблется от 12 до 31 (в среднем 21 вид). Наиболее широко распространенными в сообществах ельников (константность V) являются 9 видов: *Dicranum fuscescens*, *Dicranum majus*, *Plagiothecium laetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum juniperinum*, *Pohlia nutans*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*. Несколько реже (константность IV) встречаются: *Brachythecium starkei*, *Ceratodon purpureus*, *Lophozia longidens*, *Tetraphis pellucida*. Примерно в половине всех описаний отмечено 6 видов (константность III): *Brachythecium reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Hypnum plicatulum*, *Orthodicranum montanum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Pohlia cruda*. Таким образом, 19 перечисленных видов (35 % всей бриофлоры) произрастают на половине и более всех пробных площадей и составляют основу бриофитного комплекса старовозрастных ельников. Еще 6 видов отмечено на 3-4 пробных площадях (константность II), а 30 видов являются редкими для изученных сообществ и встречены 1-2 раза (константность I). Распределение мохообразных по экотопам и их обилие представлено в таблице 4.

Мохообразные играют существенную ценоотическую роль в зеленомошных ельниках, часто господствуя в напочвенном покрове (покрытие 50-70%). Основным доминантом является *Pleurozium schreberi*. Содоминируют *Dicranum majus* и *Polytrichum commune*.

Следует отметить, что при распределении этих видов в пределах фитоценозов отмечается следующая закономерность. Основу мохового ковра образует *Pleurozium schreberi*, однако на участках с небольшим уклоном или на склонах преобладает *Polytrichum commune*, а в местах с хорошо развитым травяным покровом господствует *Dicranum majus*. К обильным видам относятся *Brachythecium starkei*, *Sanionia uncinata*. По краю увалов, в местах каменисто-щебнистых выходов становится обильным *Hylocomium splendens*. На отдельных пробных площадях в значительном количестве встречаются *Dicranum fuscescens*, *D. bonjeanii*, *D. bergeri*, *Brachythecium erythrorrhizon* var. *asiaticum*, *Ptilium crista-castrensis*. Распространен, но мало обилен *Polytrichum juniperinum*. В травяных ельниках роль мхов ниже (ПП 17-40%), доминирует *Dicranum majus*, обильны *Brachythecium salebrosum*, *Brachythecium starkei*, *Sanionia uncinata*.

Моховой покров при основании стволов и на выступающих корнях у стволов развит довольно слабо. Сильное затенение, создаваемое густыми кронами елей, а также обильный опад хвои отрицательно сказывается на развитии мохообразных. В значительном количестве здесь встречаются *Dicranum fuscescens* и *Ptilidium pulcherrimum*, в меньшей степени - *Brachythecium reflexum* и *Sanionia uncinata*. Частыми, но мало обильными компонентами этого экотопа являются *Orthodicranum montanum* и *Polytrichum juniperinum*, а также виды напочвенного покрова. В небольших западинках у корней деревьев обычны *Plagiothecium laetum*, *P. denticulatum*.







Продолжение таблицы 4

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
Общее проективное покрытие мохообразных, %	70	60	70	60	70	20	40	30	40	40	
<i>Dicranum bergen</i> Bland. in Starke	п	-	-	П(1)	-	-	-	-	-	-	I
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	-	-	-	-	п	-	-	-	-	-	I
<i>Ditrichum cylindricum</i> (Hedw.) Grout	-	-	-	-	-	н	-	-	-	-	I
<i>Isopterygiopsis pulchella</i> (Hedw.) Ivats.	-	-	-	-	-	о	-	-	-	-	I
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wils.	пн	-	-	-	-	н	-	-	-	-	I
<i>Marschantia polymorpha</i> L.	-	-	-	-	-	о	-	-	-	-	I
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	-	-	-	к	-	-	-	-	-	-	I
<i>Orthotrichum sordidum</i> Sull. et Lesq. in H. Arnell	г	-	-	к	-	-	-	-	-	-	I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop.	-	-	-	-	-	-	-	о	-	-	I
<i>Plagiomnium medium</i> (B.S.G.) T.Kop.	п	-	-	-	-	-	-	-	-	п	I
<i>Pogonatum dentatum</i> (Brid.) Brid.	н	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Pohlia prolifera</i> (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell	-	-	-	-	-	н	-	-	-	-	I
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	-	-	г	-	-	н	-	-	-	-	I

Окончание таблицы 4

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
Общее проективное покрытие мохообразных, %	70	60	70	60	70	20	40	30	40	40	
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	-	-	-	-	г	о	-	-	-	-	I
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	-	п	П(3)	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Pyloisella subcircinata</i> (Card.) Ivats. et Nog.	-	-	-	к	-	-	-	-	-	-	I
<i>Tetraphodon angustatus</i> (Hedw.) B.S.G.	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	I
<b>Общее кол-во 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  
 заглавные буквы – вид обилен на данном субстрате; строчные буквы – вид произрастает на данном субстрате, но не обилен; в скобках указано проективное покрытие вида на почве (в %). С – класс константности.

Специфическим экотопом в еловых лесах является обнаженная почва на выворотах корней больших елей. Здесь произрастают мохообразные нарушенных почв, например, *Dicranella crispa*, *D. subulata*, *Leptobryum pyriforme*, *Ditrichum cylindricum*, *Pohlia prolifera*. В углублениях под корнями, при значительном затенении, собран интересный вид *Schistostega pennata*.

Распределение числа видов мохообразным по экотопам представлено на таблице 5. Наиболее богат видовой состав мохообразных на гнилой древесине (36 видов), однако число специфичных видов, т.е. произрастающих только на этом субстрате, невелико (7 видов). К типичным облигатным эпиксилам изученных ельников можно отнести только *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), все специфические виды (6) редкие. Видовой состав мохообразных на почве значительно беднее (20 видов). Все специфические виды (6) редкие, однако среди них можно отметить типичные эпигейные *Climacium dendroides*, *Dicranum bergeri*, *Dicranum polysetum*. Сравнительную бедность видового состава мохообразных напочвенного покрова, несмотря на их большое проективное покрытие, можно объяснить относительным однообразием микро условий. Гнилая древесина и основания стволов деревьев, состав мохообразных каждых из которых почти в полтора - два раза превышает напочвенный покров, несмотря на небольшую площадь этих экотопов, предоставляют значительно большее разнообразие микрониз для мхов. На гнилой древесине и при основании стволов деревьев, помимо видов, характерных для этих экотопов, поселяются, с одной стороны типичные эпигейные виды, с другой – типичные эпифиты, что в сумме значительно увеличивает видовое разнообразие этих экотопов. На нарушенной почве выворотов корней деревьев собрано 16 видов, специфическими являются 5 видов, характерных для обнаженных почв (см. выше). На коре деревьев зарегистрировано только 6 видов, все они, за исключением *Lophozia longidens*, являются редкими. Облигатных эпифитов 2 - *Orthotrichum obtusifolium*, *Pylaisiella subcircinata*.

Изученная бриофлора характеризуется следующей систематической структурой. К классу печеночных мхов относятся 8 видов из 5 семейств и 6 родов. Основная часть печеночников принадлежит семейству Lophaziaceae - 4 вида, из которых 3 относятся к роду *Barbilophozia*. К классу листостебельных мхов относятся 47 видов из 16 семейств и 29 родов. Наиболее богатыми являются семейства Dicranaceae (10 видов), Polytrichaceae (6 видов), Brachytheciaceae (5 видов) и рода *Brachythecium* (5 видов), *Dicranum* (5 видов), *Polytrichum* (4 вида). Основу бриофлоры изученных старовозрастных еловых лесов составляют бореальные виды, широко распространенные в Голарктике. Более узкий ареал имеет *Pylaisiella subcircinata*, распространение которой ограничивается Юго-Восточной Азией. На Камчатке этот вид был недавно выявлен в юго-западных районах полуострова (Чернядьева, 2002; Чернядьева, Потемкин, 2003). Нахождение этого вида в центре Камчатки (самое северное из известных местонахождений) лишней раз подчеркивает наличие флористических связей полуострова с Японией и Южным Приморьем.

Ранее нами проведены аналогичные исследования коренных старовозрастных каменноберезовых лесов юго-западной Камчатки (Нешатаева и др., 2003). При сравнении мохового покрова старовозрастных ельников и березняков заметно отличается ценотическая значимость мохообразных в сообществах этих формаций. Так, в ельниках мохообразные доминируют в нижнем ярусе, покрывая в среднем 40-70% поверхности почвы. В березняках мощное развитие травяного яруса препятствует развитию мохообразных, ценозообразующей роли они не играют, их проективное покрытие не превышает 1%. Тем не менее, бриофлора ельников (54 вида) существенно беднее, чем бриофлора березняков (64 вида), а процент печеночных мхов в ельниках ниже. Эти данные говорят о меньшем разнообразии типов местообитаний в еловых лесах по сравнению с березняками. Процент константных видов в еловых лесах (35%) значительно выше, чем в березовых (22%), что свидетельствует о большем единообразии и стабильности мохового покрова ельников. Основными доминантами мохового покрова ельников, встречаемых во всех обследованных ценозах, являются *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Polytrichum commune*. В березняках *Dicranum majus* встречается только в половине описаний,

*Pleurozium schreberi* встречается редко, а *Polytrichum commune* отсутствует. С другой стороны, в березняках широко распространены виды *Brachythecium reflexum* и *Hypnum pallescens* (Hedw.) Р. Beauv., в ельниках первый из них отмечен только в половине описаний, а второй - отсутствует. Только один вид одинаково широко распространен как в ельниках, так и в березняках – это *Sanionia uncinata*. Приблизительно одинаково в обоих типах сообществ распространены константные виды *Dicranum fuscescens*, *Brachythecium salebrosum*, *B. starkei*, *Orthodicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Ceratodon purpureus*. В еловых лесах отсутствуют распространенные в березняках *Dicranum fragilifolium* Lindb. и *Ulota drummondii* (Grev.) Brid., а в березняках не найден константный вид ельников *Pohlia cruda*. Значительно снижается в березняках по сравнению с ельниками константность *Pohlia nutans*, *Lophozia longidens*, *Tetraphis pellucida*.

Таблица 5. Распределение числа видов мохообразных по экотопам

Экотоп	Количество видов	
	Общее	Специфических
Напочвенный покров	20	6
Основание стволов	30	6
Гнилая древесина	36	7
Кора живых деревьев	6	2
Нарушенная почва	16	5

При сравнении видового состава еловых и березовых лесов выявлено 33 общих вида, т.е. общность сравниваемых флор по коэффициенту Сьеренсена-Чекановского составляет 27%. Такой низкий показатель общности говорит о большом различии бриофлор еловых и березовых лесов, что связано, в первую очередь, с различием экологических условий и ценотических факторов.

**Лишайники и калициоидные грибы.** Лишайники еловых лесов Камчатки до последнего времени оставались практически неизученными. В бассейне реки Еловки (северный «еловый остров») лишайниковые исследования ранее не проводились. Некоторые данные о лишайниках южного «елового острова» содержатся в работе G.E. Du Rietz (1929). Для ельников района с. Щапино он приводит 12 видов, собранных с коры елей и почвы зоологом R. Malaise, участником Шведской Камчатской экспедиции 1920-1922 гг. Из них на Камчатке широко распространены *Bryoria fuscescens*, *B. simplicior*, *Cladonia arbuscula* s. l. *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes* и *Ramalina roesleri*. Интересны сведения о находках *Lobaria pulmonaria*, *R. thrausta*, *Usnea lapponica* и, особенно, *U. longissima* Ach. (единственное указание для полуострова). Приведенные в работе образцы *Cladonia ectosyna* Leight. и "*Parmelia dubia* (Wulf.) Schaer.", с нашей точки зрения, требуют ревизии.

Таблица 6. Лихенобиотическая и ценоотическая характеристика еловых лесов бассейна реки Еловка

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<b>Древостой, сомкнутость</b>	<b>0.8</b>	<b>0.6</b>	<b>0.8</b>	<b>0.8</b>	<b>0.7</b>	<b>0.7</b>	<b>0.7</b>	<b>0.5</b>	<b>0.6</b>	<b>0.6</b>	
<i>Picea ajanensis</i>	0.7	0.6	0.8	0.7	0.7	0.6	0.7	0.5	0.6	0.5	<b>V</b>
<b>Максимальный возраст <i>Picea ajanensis</i></b>	140	200	260	200	170	270	200	260	240	230	
<i>Larix cajanderi</i>	<0.1	<0.1	-	<0.1	<0.1	-	-	+	<0.1	0.1	<b>IV</b>
<i>Betula ermanii</i>	0.1	<0.1	<0.1	0.1	-	0.1	-	<0.1	-	-	<b>III</b>
<i>Sorbus sibirica</i>	<0.1	-	<0.1	+	-	-	-	-	-	-	<b>II</b>
<i>Populus suaveolens</i>	-	-	-	-	-	<0.1	-	-	-	-	<b>I</b>
<b>Подлесок, сомкнутость</b>	<b>&lt;0.1</b>	<b>0.1</b>	<b>&lt;0.1</b>	<b>&lt;0.1</b>	<b>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>	
<i>Pinus pumila</i>	+	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<b>V</b>
<i>Sorbus sambucifolia</i>	1	5	<1	<1	5	3	2	10	2	1	<b>V</b>
<b>Травяно-кустарничковый ярус, %</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>30</b>	<b>50</b>	<b>20</b>	<b>40</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	
<b>Мохово-лишайниковый ярус, %</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>	
<i>Arthonia spadicea</i> Leight.	Е, ДЕвт	Е, ДЕвт	Е	Е, Б	Е, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е	Е, Б	Е, Б	Е, ДЕвт	<b>V</b>
<i>Biatora helvola</i> Körb. ex Hellb.	Е, ДЕвт	Е, Б, К, РБ	К	Е, Л, Р	Е, РБ, ДЕвт	Е, К, РБ	Е, К, РБ	Е, Б, РБ	Е, Б, РБ	Е, РБ, ДЕвт	<b>V</b>
<i>Bryonia trichodes</i> (Michx.) Brodo & D. Hawksw. ssp. <i>trichodes</i>	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, Л	Е, РБ	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, Л, РБ	Е, Б	Е, Б, Л	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б	<b>V</b>
<i>Buellia erubescens</i> Arnold	Е	Е, Б	Б, Р, РБ	Е, Б, Р	Е, Б	Б	Е, Б, К	Е, Б	Е, Б	Б	<b>V</b>
<i>Buellia schaeferi</i> De Not.	Е, Б, Л, ДЛ	Е, Б, ДЕвт	Е	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Л	Е, Б	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б	Е, Б, ДЕвт	<b>V</b>
<i>Calicium salicinum</i> Pers.	Е, Б, Л, ДЛ	Е, Б	Е, Б	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Л	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б	<b>V</b>
<i>Caloplaca tirolensis</i> Zahlbr. s. l.	Б	РБ	Б, Р, РБ	Р	РБ	Б, РБ	РБ	Е, РБ	Е, РБ	Е, Б, РБ	<b>V</b>

Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Chaenotheca furfuracea</i> (L.) Tibell	Е, Б	Е, Б	Е, Б	Е, Б	Е, Л	Е, Б	Е	Е, Б	Е, Б	Е, Б	<b>V</b>
<i>Chaenotheca hispidula</i> (Ach.) Zahlbr.	Е, Б	Е, Б	Е	Е, Б	Е	Б	Е	Е, Б	Б	Е, Б	<b>V</b>
<i>Chaenotheca stemonea</i> (Ach.) Müll.Arg.	Е	Е, Б	Е	Е, Б	Е	Е, Б	Е	Е, Б	Е, Б	Е, Б	<b>V</b>
<i>Chaenotheca trichialis</i> (Ach.) Th.Fr.	Е, Б, ДЛ	Е, Б, Л	Е	Е, Б, ДЕвт	Е, Л	Е, Б, ДЕвт	Е, Л	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	<b>V</b>
<i>Chaenothecopsis nana</i> Tibell	Е, Б, Л, ДЛ	Е, Л	Е	Е, Л	Е, Л	Е, Б	Е, Л	Е, Б	Е, Б	Б	<b>V</b>
<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.	Е, Б, Л, П	Б, Л, П	П	Б, Л, П	Л, П	Б	П	Л, П	Б, П	П	<b>V</b>
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	Е, Б, Л	Е, Б, Л, П	Е, Б, П	Е, Б, Л, Р	Л, П	Е, Б, Т, П	Е, Б, Л, К, РБ, П	Е, Б, П	Е, Б, П	Е, Б, П	<b>V</b>
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	Е, Б	Е, Б	Е, П	Е, Л, Р	Е, Л, П	Е, Б, Т, П	Е, Б, К, РБ, П	Е, Б, П	Е, Б, П	Е, Б, П	<b>V</b>
<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke	Е, Б, Л	Е, Б, Л	Е, РБ	Б, Л, П	Е, Л, П	Е, Б, П	Б, Л, П	Б, П	П	Б, П	<b>V</b>
<i>Cliostomum griffithii</i> (Sm.) Coppins	Е, Б, ДЛ	Е, ДЕвт	ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	<b>V</b>
<i>Cliostomum pallens</i> (Kühn.) S. Ekman	Е	Е, РБ	Е, К	Е, Л, Р	Е, РБ	Б, РБ	Е, РБ	Е, РБ	Е, Б, РБ	Е, РБ	<b>V</b>
<i>Hypocnemomyce leucococca</i> R. Sant.	Е, Б, Л	Е, Б, К, РБ	Е, Б, К	Е, Б, Л, Р	Е, Б, Л, РБ	Е, Б, К, РБ, Т	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, РБ	Е, К	Б, РБ	<b>V</b>
<i>Hypogymnia bitteri</i> (Lunge) Ahti	Е, Л	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б, Л	Е, Л	Е, Б	Е, Л	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б	<b>V</b>
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	Е, Б, Л	Е, Б, Л	Е, Р, РБ	Е, Б, Л, Р	Е, Б, Л, РБ	Е, Б	Е, Л	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б	<b>V</b>
<i>Japewia subaunifera</i> Muhr & Tønsberg	Е, Б, Л, ДЛ	Е, Б, Л, РБ, ДЕвт	Е, К	Е, Б, Л, Р, ДЕвт	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, К	Е, Л, К	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	<b>V</b>

Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Japewia tomoensis</i> (Nyl.) Tønsberg	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, К	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Л	Е, Б, ДЕвт	Е	Е, Б, ДЕвт	V
<i>Lecanora chlorotera</i> Nyl.	Е, ДЕвт	Е, Б, Л	Е, Б, РБ	Е, Б	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, Б, Л, ДЕвт	Е, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	V
<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.	Евт	Е, Б, РБ	Е, Р, РБ	Е, Б, Л	Е, РБ	Е, Б, Т	Е, Б	Е	Е	Е, Б	V
<i>Melanella olivacea</i> (L.) Essl.	Е	Е, Б	Е, Р, РБ	Е, Б, Л, Р	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б	Е	Е	Б	V
<i>Mycoblastus sanguinarius</i> (L.) Norman	Б, Л	Б, Л	Е	Е, Б, ДЕвт	Б	Е, Б, ДЕвт	Л	Е, Б, Л	Б	Е	V
<i>Parmelia squarrosa</i> Hale	Е	Е	Е	Е, Б	Б	Б	Е	Б, Л	Е, Б	Е	V
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	Е, Б, Л	Е, Б, Л	Е, Б, РБ	Е, Б, Р	Е, Б	Е, Б, Т	Е, Б, Л	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б	V
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	Е, Б, Л	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, К, РБ	Е, Б, Л	Е, Л, РБ	Е, Б, К, РБ	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, К, РБ	Е, Б, РБ	V
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold	Е, Б, Л	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, К, РБ	Е, Б, Л	Е, Л, РБ	Е, Б, К, РБ	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, Л, РБ	Е, Б, К, РБ	Е, Б, РБ	V
<i>Ramalina dilacerata</i> (Hoffm.) Hoffm.	Е, Б	Е, ДЕвт	Е, Б, Р, РБ	Е, Б, Л, Р	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б	Е, Б	V
<i>Ramalina obtusata</i> (Arnold) Bitter	Е, Б	Е, ДЕвт	Е	Е	Е, ДЕвт	Е, Б, Т	Е, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	V
<i>Ramalina roesleri</i> (Hochst. ex Schaer.) Hue	Е, Б, Л	Е, Б, Л	Е, Б, Р, РБ	Е, Б, Л, Р	Е, Б, Л, РБ	Е, Б, Т	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	V
<i>Ramalina thrausta</i> (Ach.) Nyl.	Е, ДЛ	Е, ДЕвт	Е, Б, Р	Е, Б	Е, РБ	Е, Б, Т	Е, ДЕвт	Е, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	Е, Б, ДЕвт	V
<i>Rinodina degeliana</i> Coppins	Е, Л	Е, Б	Е	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б	Е, Л	Е	Е	Е	V
<i>Tuckermanniopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale	Е, Л	Е, Б, Л	Е, Б, РБ	Е, Б, Л	Е, Б, Л, РБ	Е, Б	Е, Б, Л	Е, Б	Е, Б	Е, Б	V

Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattson & M.J. Lai	Е, Л	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, К	Е, Б, Л, Р	Е, Б, Л, РБ	К, РБ	Е, Б, Л, К, РБ	Е, Б, РБ	Е, Б, К, РБ	Е, Б, РБ	V
<i>Biatra fallax</i> Hepp	Е		Е	Б	Л	Б	Е	Е	Е	Е	V
<i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm. ssp. <i>cornuta</i>	П	П	П	П	Л, П	П	П		Б, П	П	V
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd. ssp. <i>turbinata</i> (Ach.) Ahti	П	Б	П	П		П	П	П	П	П	V
<i>Microcalicium disseminatum</i> (Ach.) Vain.	Е, Л, ДЛ	Е	Е	Е, Б	Е	Е, Б		Е, Б	Е	Е, Б	V
<i>Rinodina cinereovirens</i> (Vain.) Vain.	Е, Б	Е	Е	Е, Р	Е		Е	Е, Б	Е	Е	V
<i>Arthopyrenia punctiformis</i> (Pers.) A. Massal.		Бвт	РБ	Бвт		РБ	РБ	РБ	РБ	РБ	IV
<i>Bryonia capillaris</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.	Евт, ДЕвт	Евт, Л	Е	Евт, ДЕвт	Евт, Лвт	Е	Евт, Б			Е	IV
<i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm.	П	Л, П	П	Б, Л, П			П	Л	П	П	IV
<i>Cladonia pleurota</i> (Flörke) Schaer.	Л	Е, Л	П	Б	П		Л, П	Л	П		IV
<i>Cliostomum cornigatum</i> (Ach.: Fr.) Fr.	Е	Е		Е, Б	Е	Е, Б		Е	Е, Б	Е	IV
<i>Cyphelium karelicum</i> (Vain.) Rasanen	Е, ДЛ	Е	Е	Е, Б	Е	Е		Е	Е		IV
<i>Lecanora boligera</i> (Normann ex Th.Fr.) Hedl.		Е, К, РБ	Е, К		Е, Л, РБ	РБ	К, РБ	РБ	К, РБ	РБ	IV
<i>Lecanora hypopta</i> (Ach.) Vain.	Е, Л, ДЛ	Е, Л		Л	Е, Л	Е	Е, Л	Е, Л	Е		IV
<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.	Е, Б, Л	Е	Е	Е		Е, Б, Т		Е, Б, Л	Е, Б	Е	IV
<i>Lobaria scrobiculata</i> (Scop.) DC.	Е, Б		Е	Р	М	Е, Т		Б	Е	Е, Б	IV

Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szatala	Е, ДЛ	Е, Б	Е, ДЕвт	Е, Б	Е, ДЕвт		Е, ДЕвт	Е, ДЕвт	Б		IV
<i>Nephroma bellum</i> (Spreng.) Tuck.	Б		Р, М	Р	М	Б, РБ, Т		Б, РБ, М	РБ, М	РБ, М	IV
<i>Ochrolechia arborea</i> (Krey.) Almb.	Е	Е	ДЕвт	ДЕ, Лвт	ДЕте		ДЕвт	Е	Е		IV
<i>Peltigera apthosa</i> (L.) Willd.	М		М	М	М	М	М		М	М	IV
<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	М	М	М	М	М	М	М	М			IV
<i>Peltigera leucophlebia</i> (Nyl.) Gyeln.	М		М	М	М	М	М		М	М	IV
<i>Peltigera neopolydactyla</i> Gyeln.	М		М	М	М	М		М	М	М	IV
<i>Sclerophora coniophaea</i> (Noman) Mattsson & Middelborg	ДЛ	Е	Е		Е	Е		Б	Е	Е, Б	IV
<i>Scoliosporium chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vezda	Евт	Евт	Е		Евт		Евт	Е	Е	Е	IV
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Nyl.		П	П	П	П		П	П		П	IV
<i>Pyrrhospora cinnabarna</i> (Sommerf.) M. Choisy		Б, К	Е, К		Е, Л	К, РБ	Е, К, РБ		К, РБ	РБ	IV
<i>Arthonia apatetica</i> (A. Massal.) Th. Fr.						К, РБ	РБ	РБ	РБ	Б, РБ	III
<i>Biatra sphaeroidiza</i> (Vain.) Printzen & Holten			К		Е, К, РБ	К, РБ	Е, ДЕвт	Е, К, РБ	ДЕвт	Е, РБ, ДЕвт	III
<i>Chaenothecopsis epithallina</i> Tibell	С(Е)	С(Е)	С(Е)	С(Е)	С(Л)	С(Е)					III
<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) J.R. Laundon	Л	Е			Е	Е		Е	Е, Б		III
<i>Melanella septentrionalis</i> (Lyngé) Essl.	Е	Е, Б, РБ	Р, РБ		Б, РБ			Е		Б	III
<i>Mycoblastus affinis</i> (Schaer.) T. Schauer					Е, Б, Л	Е, ДЕвт	Е, ДЕвт	Е, Л	Е, Б	Е, ДЕвт	III

Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Mycoblastus apinus</i> (Fr.) Th. Fr. ex Hellb.	Е, Л, ДЛ	Е, Б, ДЕвт	Е, ДЕвт	Е, Л				Е, Б	Е, Б		III
<i>Pertusaria cameopalida</i> (Nyl.) Anzi		РБ	Б, Р, РБ			Б, РБ	Б, РБ	Б, РБ		Б, РБ	III
<i>Rinodina septentrionalis</i> Malmé	Евт		РБ			Евт		Евт	Евт	Евт	III
<i>Arthopyrenia salicis</i> A. Massal.		РБ	РБ			РБ			РБ	РБ	III
<i>Biatra ocelliformis</i> (Nyl.) Arnold					РБ	РБ	РБ		К	Е	III
<i>Bryoria simplicior</i> (Vain.) Brodo & D. Hawksw.	Евт	Евт			Евт, Лвт		К	Евт			III
<i>Leparia ekobata</i> Tansberg		Е		Е, Л, Р	Е		Е, Л	Е, П			III
<i>Melanella exasperatula</i> (Nyl.) Essl.				Евт		Евт, Б		Евт	Евт	Е	III
<i>Micarea prasina</i> Fr. s. l.					Е	Б	Б, П	П	Е, Б		III
<i>Nephroma panle</i> (Ach.) Ach.			Р			Т		М	Е, М	М	III
<i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold					Б	Е	Е, К	Е		Е	III
<i>Tuckermannopsis ciliaris</i> (Ach.) Gyeln. s. l.	Евт	Евт, Лвт		Евт, Лвт	Евт, Лвт		Е, Л				III
<i>Tuckermannopsis sepincola</i> (Ehrlh.) Hale		РБ	К		РБ	РБ				РБ	III
<i>Calicium abietinum</i> Pers.	Л	Л			Л		Л				II
<i>Calicium viride</i> Pers.		Л			Л		Л			Е	II
<i>Catinaria atropurpurea</i> (Schaer.) Vezda & Poelt		Е				РБ	Е	Е			II
<i>Chaenothecopsis debilis</i> (Sm.) Tibell				Б		Т, Б			Е	Б	II
<i>Chaenothecopsis ochroleuca</i> (Körb.) Tibell	С(Е)	С(Е)		С(Е)						С(Е)	II
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	Б	Л		П			П				II

Продолжение таблицы 6

<i>Cladonia scabruscula</i> (Delise) Nyl.	П		П	П					П	П
<i>Cladonia sulphurina</i> (Michx.) Fr.	П			П			П		П	П
<i>Lecanora cadubriae</i> (A. Massal.) Hedl.		Е, РБ	К		Л, РБ		Б, К			П
<i>Lepraria jackii</i> Tensberg	Б	Е, Л			Л		Б			П
<i>Physconia detera</i> (Nyl.) Poelt				Е		Т		Е		Е
<i>Rinodina</i> sp.	Б		Е	Е						Е
<i>Usnea lapponica</i> Vain.	Евт	Евт	Е						Евт	П
<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.						Т	Евт		Евт	П
<i>Arthonia dispuncta</i> Nyl.				Р		Т			К	П
<i>Arthopyrenia analepta</i> Anzi		РБ			РБ			РБ		П
<i>Bacidia arceutina</i> (Ach.) Arnold		Е						Е		Е
<i>Bryoria lanestrus</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.	Евт			Евт	Евт					П
<i>Bryoria nadvornikiana</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.			Е	Евт					Е	П
<i>Candelariella efflorescens</i> R.C. Harris & W.R. Buck				Р		Т		Б		П
<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner ex Sm.) Mig.	Л, ДЛ	Л					Л			П
<i>Chaenothecopsis pusilla</i> (Ach.) A.F.W. Schmidt			Е	Б				Б		П
<i>Chaenothecopsis</i> sp.					As(Б)			As(Е)	As(Е)	П
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	П			П				П		П

Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Dimerella pineti</i> (Ach.) Vezda				Б		Б		Б			П
<i>Fellhanera subtilis</i> (Vezda) Diederich & Serusiaux	Евт			Евт		Евт					П
<i>Hypocenomyce friesii</i> (Ach.) P. James & Gotth. Schneid.		Л					Л	Л			П
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy	Л	Л		Л							П
<i>Icmadophila encetorum</i> (L.) Zahlbr.				П			П		П		П
<i>Lecanora piniperda</i> Körb.						Б	Б			Б	П
<i>Lecidea albohyalina</i> (Nyl.) Th.Fr.						РБ		РБ		Е, РБ	П
<i>Lepraria jobificans</i> Nyl.	Б			Б				Б			П
<i>Pertusaria velata</i> (Turner) Nyl.		Е		Б, Р		Е					П
<i>Calicium adaequatum</i> Nyl.			РБ			Евт					П
<i>Calicium trabinellum</i> (Ach.) Ach.	Л, ДЛ			Л							П
<i>Chaenotheca phaeocephala</i> (Turner) Th.Fr.		Б						Б			П
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Hale & W. L. Culb. ssp. <i>arbuscula</i>				П			П				П
<i>Evermia mesomorpha</i> Nyl.			Е	Б							П
<i>Lecanora circumborealis</i> Brodo & Vitik.		Е				Б					П
<i>Lecidea albofuscescens</i> Nyl.									К	Е	П
<i>Lecidea erythrophæa</i> Flörke ex Sommerf.			Е, Р			Е, Т					П
<i>Leptorhaphis epidemidis</i> (Ach.) Th.Fr.					Б		Б				П



Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Pachyphiala fagicola</i> (Hepp) Zwackh						Т		Б			І
<i>Peltigera collina</i> (Ach.) Schrad.				Р				М			І
<i>Peltigera membranacea</i> (Ach.) Nyl.				М			М				І
<i>Xanthoria candelaria</i> (L.) Th.Fr.					Е	Б					І
<i>Xylographa parallela</i> (Ach.) Fr.					ДЕвт, ДЛвт		ДЕвт				І
Behlen & Desberg var. <i>parallela</i>											І
<i>Arthonia mediella</i> Nyl.						Б					І
<i>Bacidia bagliettoana</i> (A. Massal. & De Not) Jatta								Б			І
<i>Bacidia</i> cf. <i>beckhausii</i> Körb.						Т					І
<i>Bacidia</i> cf. <i>circumspecta</i> (Nyl. ex Vain.) Malm				Р							І
<i>Bacidia subincompta</i> (Nyl.) Arnold						Т					І
<i>Baeomyces cameus</i> Flörke							П				І
<i>Bryoria chalybeiformis</i> (L.) Brodo & D. Hawksw.		К									І
<i>Bryoria furcellata</i> (Fr.) Brodo & D. Hawksw.									Е		І
<i>Bryoria implexa</i> (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw.				Евт							І
<i>Buellia disciformis</i> (Fr.) Mudd.								Е			І
<i>Chaenotheca brachypoda</i> (Ach.) Tibell		Е									І
<i>Chaenothecopsis asperopoda</i> Titov		Ес									І
<i>Chaenothecopsis pusilla</i> (Ach.) Vain.			Е								І

Продолжение таблицы 6

Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Chaenothecopsis viridireagens</i> (Nadv.) A.F.W. Schmidt	ДЛ										І
<i>Cladonia amaurocraea</i> (Flörke) Schaer.							П				І
<i>Cladonia cameola</i> (Fr.) Fr.						Б					І
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd. ssp. <i>elongata</i> (Wulfen) Vain.										П	І
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd. ssp. <i>gracilis</i>					П						І
<i>Cladonia phyliophora</i> Hoffm.		П									І
<i>Collema occultatum</i> Bagl.						Т					І
<i>Collema subflaccidum</i> Degel.				Р							І
<i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav.				Б							І
<i>Lecania cyrtella</i> (Ach.) Th.Fr.						Т					І
<i>Lecanora fuscescens</i> (Sommerf.) Nyl.					РБ						І
<i>Lecidea leprarioides</i> Tønsberg					Л						І
<i>Leptogium bumetiae</i> C.W. Dodge				Р							І
<i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.			Р								І
<i>Leptogium teretiusculum</i> (Wallr.) Arnold						Т					І
<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.									Е		І
<i>Mycobilimbia carneolida</i> (Müll. Arg.) Printzen						Т					І
<i>Mycobilimbia epixanthoides</i> (Nyl.) Claurade, Diederich & Roux						Т				Б	І
<i>Mycobilimbia tetramera</i> (De Not) Claurade, Diederich & Roux						Т					І



Ярусы и виды	Номера описаний										С
	760	761	768	759	762	765	763	764	766	767	
<i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.				М							1
<i>Ochrolechia alboflavescens</i> (Wulfen) Zahlbr.									Е		1
<i>Ormphalina umbellifera</i> (L.: Fr.) Quelet					П						1
<i>Opographa rufescens</i> Pers.			Р								1
<i>Peltigera degeni</i> Gyeln. s. l.								Б			1
<i>Pertusaria pertusa</i> (Weigel) Tuck.										Е	1
<i>Phaeophyscia kairamoi</i> (Vain.) Moberg						Т					1
<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James							П				1
<i>Sphinctrina turbinata</i> (Pers.: Fr.) De Not.										Рр(Е)	1
<i>Steinia geophana</i> (Nyl.) Stein						ДБ					1
<i>Trapeliopsis granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch							П				1
<i>Usnea subfordiana</i> Stirt.						Евт					1
<i>Xylographa parallela</i> (Ach.: Fr.) Behlen & Desberg var. <i>rubescens</i> (Räsänen) Degel.		ДЕвт									1
Кол-во видов (подвидов, разновидн.)	82	89	83	94(1)	84	100	86	90	83	84(1)	172 (3)

Примечания: С – константность, Б – кора березы (стволы), Бвт – кора березы (ветви), ДБ – древесина березы, Е – кора ели (стволы), Евт – кора ели (ветви), ДЕвт – древесина ели (ветви), Ес – смола ели (ветви), ДЕ – древесина ели, Л – кора лиственницы (стволы), Лвт – кора лиственницы (ветви), ДЛ – древесина лиственницы, Т – кора тополя (стволы), К – кора кедрового стланика (стволы), Р – кора рябины сибирской, РБ – кора рябины бузинолистной, М – дерновинки мхов, П – почва и разлагающийся валеж, Ас – талломы и апотеции *Arthonia spadicea*, С1 – талломы накипных лишайников, С1 – талломы *Chaenotheca trichialis*, Рр – талломы *Pertusaria pertusa*.

В результате проведенных нами исследований установлено, что лишенобиота ельников бассейна реки Еловки характеризуется высоким систематическим разнообразием. В пределах 10 обследованных пробных площадей нами выявлено 172 вида и 3 внутривидовых таксона лишайников и калициоидных грибов (Табл. 6), относящихся к 65 родам и 28 семействам. Минимальное количество видов на пробной площади – 82, максимальное – 100 (варьирование менее чем 20%). Интересно отметить (табл. 8), что приведенные показатели видового разнообразия лишайников превышают полученные нами для каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки (Нешатаева и др., 2003). По-видимому, высокое систематическое разнообразие определяется повышенной влажностью сообществ еловых лесов, многообразием заселяемых лишайниками субстратов и старовозрастным характером древостоев. Как и в каменноберезовых лесах, в ельниках лишайники хотя и не доминируют по биомассе, но занимают ведущее место в систематическом разнообразии первичных продуцентов. В то же время, уровень систематического сходства лишайников и калициоидных грибов каменноберезовых и еловых лесов относительно невысок: при сравнении списков видов коэффициент сходства Серенсена-Чекановского - 59,4%. Очевидно, в составе изученных лишенобиот достаточно высока доля узкоспецифичных для данных сообществ и случайных видов.

Таблица 7. Распределение видов лишайников по эколого-субстратным группам

Эколого-	Количе	В том числе:
----------	--------	--------------

субстрат ные группы	ство видов и % от общего	на ел и	на бер езе	на листве ннице	на топ оле	на рябин е сибир ской	на рябине бузинол истой	на кедр овом стла нике
Эпифиты	144 (83,7%)	102 (59,3 %)	87 (50,6 %)	54 (31,4%)	27 (15,7 %)	31 (18,0%)	41 (23,8%)	23 (13,4%)
Эпиксил ы	30 (17,4%)	22 (12,8 %)	1 (0,6% )	17 (9,9%)	-	-	-	-
Эпигеид ы	23 (13,4%)	-	-	-	-	-	-	-
Эпибрио филы	10 (5,8%)	-	-	-	-	-	-	-
Паразит ы	4 (2,3%)	-	-	-	-	-	-	-

В пределах пробных площадей лишайники и калициоидные грибы заселяют пять основных типов субстратов (табл. 7). Наибольшее число видов – 144 (83,7%) – относится к эколого-субстратной группе эпифитов. Из них 102 вида (59,3%) встречается на коре ели (от 47 до 63 видов на пробной площади), но лишь 24 – на всех 10 пробных площадях. Наиболее обильными являются *Bryoria trichodes*, *Cliostomun griffithii*, *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis* spp., *Ramalina roesleri*, *R. thrausta*. Из 15 облигатных эпифитов ели наиболее примечательны *Bacidia arceutina*, *Chaenotheca brachypoda*, *Chaenothecopsis asperopoda* (поселяется на смоле), *Fellhanera subtilis*, *Lobaria pulmonaria*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Usnea lapponica* и *U. subfloridana*.

Второе место по разнообразию эпифитов занимает каменная береза, на коре которой найдено 87 видов (50,6%, от 19 до 51 видов на пробной площади, в зависимости от доли стволов в древостое). На всех 10 пробных площадях на коре березы встречены лишь *Parmelia sulcata* и *Ramalina roesleri*. 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 (31,4%, от 17 до 37 видов на пробной площади). Только 7 из них (*Bryoria trichodes*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *Japewia subaurifera*, *Lecanora hypopta*, *Parmeliopsis* spp.) отмечено на этой породе на всех 6 пробных площадях, где она входит в состав древостоя. Облигатных эпифитов 4 вида – *Calicium abietinum*, *Hypocenomyce* spp. и *Lecidea leprarioides*. Кора рябины бузинолистной является субстратом для 41 вида лишайников (23,8%, от 14 до 20 вида на пробной площади). На всех 8 пробных площадях на коре этого форофита встречены только *Caloplaca tirolensis* s. l. и виды рода *Parmeliopsis*, облигатными являются *Arthopyrenia salicis*, *A. analepta* и *Lecanora fuscescens*. Рябина сибирская встречена только на пробных площадях N 759 и 768. На ее коре найден 31 вид лишайников (18%, 15 и 25 видов соответственно), из которых облигатными являются

*Bacidia* cf. *circumspecta*, *Collema subflaccidum*, *Leptogium burnetiae*, *L. saturninum* и *Opegrapha* cf. *rufescens*. Тополь в составе древостоя присутствовал только на пробной площади N 765, где на его коре отмечено 27 видов (15,7%). Исключительно на коре тополя произрастало 8 видов – *Bacidia* cf. *beckhausii*, *Bacidia subincompta*, *Collema* cf. *occultatum*, *Lecania cyrtella*, *Leptogium teretiusculum*, *Mycobilimbia carneoalbida*, *M. tetramera*, *Phaeophyscia kairamoi*. На коре стволиков кедрового стланика обнаружено 23 вида лишайников (13,4%, от 8 до 15 на пробной площади). Из них на всех 5 пробных площадях произрастает 5 видов – *Hypocenomyce leucococca*, *Parmeliopsis* spp., *Pyrrhospora cinnabarina* и *Vulpicida pinastri*. Единственным облигатным видом оказалась *Bryoria chalybeiformis*.

Группа эпиксиллов представлена 30 видами (17,4%), что может объясняться незначительной площадью открытой древесины валежа, быстро зарастающего мхами в условиях повышенной влажности и затенения под пологом елового леса. Сухостой же (особенно березовый) длительно время сохраняет кору с характерным для нее эпифитным сообществом. 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 только *Chaenothecopsis viridireagens* и *Xylographa parallela*.

В группу эпигейных лишайников, обитающих на почве среди мхов и на сильно разложившемся замшелом валеже, отнесено 23 вида (13,4%) из родов *Cladina*, *Cladonia*, *Icmadophila*, *Lepraria*, *Micarea*, *Omphalina*, *Placynthiella* и *Trapeliopsis*. Эпибриофилы, развивающиеся 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, обитателей коры елей и берез. В пределах обследованных пробных площадей не обнаружено открытых каменистых поверхностей, в связи с чем, эпилитные лишайники в списке видов отсутствуют.

Исходя из распределения видов по эколого-субстратным группам очевидно, что наиболее благоприятной и доступной для лишайников и калициоидных грибов в старовозрастных еловых лесах является кора ели. Несмотря на незначительную долю в составе древостоя березы и лиственницы, эпифиты этих древесных пород также характеризуются высоким разнообразием. Остальные породы вносят важный вклад в формирование лишенофлоры ельников, являясь субстратом как для эвритопных видов, так и для видов, облигатно связанных с определенной древесной породой. В отличие от старовозрастных каменноберезовых лесов, где 96% всей лишенобиоты (145 видов) связано с формируемыми березой субстратами (Нешатаева и др., 2003), в старовозрастных еловых лесах бассейна р. Еловки высокое разнообразие лишайников и калициоидных грибов поддерживается благодаря сложному составу древостоя первого яруса и подлеска, а также присутствию сухостоя и разлагающегося валежа.

Анализ встречаемости видов в пределах обследованных пробных площадей (табл. 6) позволяет выявить важные черты лишенофлоры еловых лесов бассейна р. Еловки. Особое внимание привлекает высокое разнообразие видов, встречающихся на всех или практически на всех пробных площадях – 43 вида (25,0%, класс константности V). Видов, отмеченных на 7-8 пробных площадях (класс константности

IV), также достаточно много – 21 (12,2%). На 5-6 пробных площадях (класс константности III) встречается 19 видов (11,0%). Высокая доля представителей этих классов константности (83 вида, 48%) свидетельствует о значительной стабильности видового состава лишенофлоры, не смотря на заметное разнообразие форофитов. На 3-4 пробных площадях (класс константности II) встречено 33 вида (19,2%). К числу наиболее редких (класс константности I) относится 57 видов (33,1%), что заметно меньше доли наиболее константных видов. Доля редких видов может рассматриваться как мера случайности в формировании лишайниковых сообществ. Например, в старовозрастных каменноберезовых лесах Юго-Западной Камчатки (Нешатаева и др., 2003) с практически одновидовым составом древостоя и сопоставимым видовым разнообразием лишайников (151 вид), доля наиболее стабильной части лишенофлоры составила только 24%, тогда как наиболее редких видов – 54% (табл. 8).

Факторами формирования высокого разнообразия лишайников и калициоидных грибов в старовозрастных ельниках являются, однако, не только разнообразие субстратов само по себе, но и возрастные и биотопические их особенности. Старые стволы елей, берез и лиственниц обладают более ребристой, трещиноватой, толстой, грубой и стабильной корой, обогащающей среду разнообразными микроместообитаниями, благоприятными для поселения видов с различными требованиями к условиям среды. Так, на открытой поверхности чешуй коры ели можно встретить широко распространенные 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, такие как *Chaenotheca furfuracea*, *C. hispidula*, *C. stemonea*, *Cyphelium karelicum*, *Microcalicium disseminatum* и *Sclerophora coniophaea*. Интересная 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 другие. Особый интерес представляет находка калициоидного гриба *Chaenothecopsis asperopoda* на обычном для него субстрате – еловой смоле.

На основании полученных данных (табл. 6) невозможно уверенно проследить связь между видовым составом и общим разнообразием лишайников и калициоидных грибов с максимальным возрастом основной лесобразующей породы в пределах обследованного отрезка возрастов (от 120 до 270 лет). Вероятно, такая связь может быть выявлена при обследовании ельников более широкого возрастного спектра, что наглядно продемонстрировано на примере еловых лесов Южной Швеции (Tibell, 1992).

Таблица 8. Сравнительная характеристика флористического состава старовозрастных еловых и каменноберезовых лесов Камчатки

Показатели	Ельники	Каменно-березняки
------------	---------	-------------------

Общее количество видов:	285	299
Сосудистых растений:	59	79
Мохообразных, в т.ч.:	54	69
Листостебельных мхов	46	53
Печеночных мхов	8	16
Доля печеночных мхов в бриофлоре (в %)	15%	23%
Лишайников и калициоидных грибов	172	151
в т.ч.:		
Лишайников	146	136
Калициоидных лишайников и грибов	26	15
Доля калициоидных лишайников и грибов в лишенобиоте (в %)	15%	10%
Количество константных видов и их доля от общего количества видов (в %):	130 (46%)	85 (28%)
Сосудистых растений	28 (47%)	34 (43%)
Мохообразных	19 (35%)	15 (22%)
Лишайников и калициоидных грибов	83 (48%)	36 (24%)

В систематической структуре лишенофлоры еловых лесов бассейна р. Еловка ведущую роль играют семейства *Parmeliaceae* Zenker (24 вида, 14,0%), *Cladoniaceae* Zenker (17 видов, 10,0%), *Bacidiaceae* Walt. Watson (17 видов, 10,0%), *Lecanoraceae* Körb. (10 видов, 9,0%), *Mycocaliciaceae* Vain. (10 видов, 9,0%), *Coniocybaceae* Reichenb. (8 видов, 4,7%), *Lecideaceae* Chevall. (8 видов, 4,7%), *Peltigeraceae* Dumort. (7 видов, 4,1%), *Caliciaceae* Pers. (6 видов, 3,5%), *Pertusariaceae* Körb. ex Körb. (6 видов, 3,5%) и *Physciaceae* Zahlbr. (6 видов, 3,5%). Высокое положение этих семейств отражает типично бореальный характер изученной лишенофлоры, а значительная доля (24 вида, 14,0%) представителей семейств *Caliciaceae*, *Coniocybaceae* и *Mycocaliciaceae* связана с старовозрастным характером обследованных еловых лесов. Наиболее разнообразен по числу видов род *Cladonia* Hill ex P. Browne (15, 8,7%). Виды рода поселяются на почве, основаниях стволов старых деревьев, на пнях и валежнике. В состав ведущих родов (8-5 видов) относятся *Bacidia* De Not., *Bryoria* Brodo & D. Hawksw., *Calicium* Pers., *Chaenotheca* (Th. Fr.) Th. Fr., *Chaenothecopsis* Vain., *Lecanora* Ach. и *Peltigera* Willd. Большинство представителей перечисленных родов поселяется на ветвях и стволах старых деревьев различных пород. В то же время представители рода *Peltigera* обитают преимущественно на различных замшелых субстратах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 бассейна р. Еловки являются примером коренных старовозрастных сообществ, не носящих следов антропогенного воздействия. Максимальный возраст ели на пробных площадях достигает 270 лет, средний возраст - около 210 лет. В изученном районе еловые леса представлены двумя ассоциациями: ельник зеленомошный

(*Piceetum ajanense hylocomiosum*) и ельник низкотравный (*Piceetum ajanense nanoherbosum*), которые различаются как особенностями флористического состава фитоценозов, так и различной структурой травяно-кустарничкового и мохового ярусов.

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.

На 10 пробных площадях выявлено 55 видов мохообразных, в том числе 47 видов листостебельных мхов и 8 видов печеночных мхов. Большая часть печеночников относится к семейству Lophoziaceae (4 вида). Среди листостебельных мхов ведущими являются семейства Dicranaceae (10 видов) и Polytrichaceae (6 видов). Количество видов на пробной площади составляет от 12 до 31, в среднем - 21 вид. Наиболее константными видами ельников являются *Dicranum fuscescens*, *Dicranum majus*, *Plagiothecium laetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum juniperinum*, *Pohlia nutans*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*. Основным доминантом напочвенного покрова является *Pleurozium schreberi*, содоминантами - *Dicranum majus*, *Polytrichum commune*. Основу бриофлоры изученных старовозрастных еловых лесов составляют бореальные виды, широко распространенные в Голарктике. Более узкий ареал имеет *Pylaisiella subcircinata*, распространенный в Юго-Восточной Азии. Высокое видовое разнообразие мохообразных отмечено на гнилой древесине (36 видов), на основаниях стволов встречено 30 видов, на почве - 20 видов.

Коренные старовозрастные характеризуются высоким видовым разнообразием лишайников и калициоидных грибов, играющих здесь ведущую роль в систематическом разнообразии первичных продуцентов. При общем разнообразии в 172 вида на пробной площади встречается от 82 до 100 видов. Важнейшая роль принадлежит эпифитным лишайникам, к числу которых относится 83,7% видов. Наиболее богатые эпифитные сообщества развиваются на коре ели, березы и лиственницы, однако общий высокий уровень разнообразия лишайников формируется и поддерживается благодаря сложному составу всего древостоя первого яруса и подлеска, а также присутствию разлагающегося сухостоя и валежа. Видовой состав в целом характеризуется значительной стабильностью, о чем свидетельствует более высокая доля постоянно встречающихся видов по сравнению с долей редких видов. Кроме массовых и редких, существенную роль играют стенотопные виды-индикаторы, связанные с комплексом специфических условий среды и микроместообитаний, формирующихся в старовозрастных лесах.

В ельниках бассейна реки Еловки отмечены характерные для старовозрастных лесов и рекомендуемые для включения в Красную Книгу Камчатской области *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*. Высокое разнообразие редких и нуждающихся в охране видов подчеркивает особую ценность обследованных участков ненарушенной темнохвойной тайги.

Видовое разнообразие грибов специально не изучалось, но нашими исследованиями выявлены такие повсеместно редкие на Дальнем Востоке виды как *Ganoderma lucidum* (Fr.) P.Karst. и *Hericium coralloides* (Scop.: Fr.) Pers.

Таким образом, сообщества коренных ельников Камчатки являются резерватами биологического разнообразия различных групп сосудистых растений, мохообразных и лишайников, включая редкие и охраняемые виды, и нуждаются в особой охране как эталоны первобытной хвойной тайги. В настоящее время существует угроза исчезновения коренных ельников под влиянием рубок и лесных пожаров. В связи с этим срочно необходимы как детальное изучение сохранившихся участков коренных ельников полуострова, так и разработка системы охранных мероприятий. Создание ландшафтного заказника в бассейне р. Еловка – одна из необходимых мер по сохранению коренных старовозрастных ельников Камчатки.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность за большую помощь при определении и обработке собранного материала д.б.н. М. С. Игнатову (ГБС РАН), д.б.н. А. Д. Потемкину (БИН РАН), к.б.н. А. Е. Ходосовцеву (Херсонский ГУ, Украина), к.б.н. Ю. В. Котлову, к.б.н. А. Н. Титову (БИН РАН), к.б.н. В. В. Якубову (БПИ ДВО РАН), к.б.н. А. А. Заварзину (БНИИ СПбГУ), к.б.н. Г. П. Урбанавичусу (ПАБСИ РАН), М. П. Вяткиной (КФ ТИГ ДВО РАН), М. Kukwa (Gdansk University, Poland), P. Halonen (Oulu University, Finland) и к.б.н. В.Ю.Нешатаеву (Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия).

Работа выполнена согласно “Плана первоочередных мероприятий по определению статуса особо охраняемых природных территорий водных объектов бассейна р. Камчатка (мест нереста ценных лососевых пород рыб)” комитета по экологии и природопользованию Совета народных депутатов Камчатской области, при финансовой поддержке Тихоокеанского центра окружающей среды и природных ресурсов (PERC), США (грант фонда Moore). Бриофлористические исследования проводились при поддержке РФФИ, грант № 03-04-49593.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров А.В., Ефремов Д.Ф. 1965. Характеристика снежного покрова и сезонного промерзания почв в лесах центральной части полуострова Камчатка // Тр. ДальНИИЛХ. Вып. 7. С. 158 – 182.

Атлас малонарушенных лесных территорий России. 2003. / Д.Е. Аксенов, Д.Б. Добрынин, М.Ю. Дубинин и др. М.: Изд-во МСЭС; Вашингтон: Изд. World Resources Inst. 187 с.

Биркенгоф А.Л. 1938. Леса центральной части полуострова Камчатка // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. Вып. 6. 220 с.

Биркенгоф А.Л. 1940. Краткий очерк лесов центральной части полуострова Камчатки // Камчатский сб. Т.1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 67-126.

Бобров Е.Г. 1971. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости сист. высш. раст. Т. 7. С. 5 –40.

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

Брайцева О.А., Евтеева И.С. 1967. К истории ели и пихты на Камчатке в четвертичное время // Вопр. географии Камчатки. Вып. 5. С.144-146.

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

Васильев В.Н. 1950. Дальневосточные ели секции *Omorica* Willkm. // Ботан. журн. Т.35. № 5. С. 498 – 511.

Васильев Я.Я., Уханов В.В. 1949. Род *Picea* // Деревья и кустарники СССР. М.;Л.: Изд-во АН СССР, Т. 1. С. 122 – 151.

Васьковский А.П. 1959. Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях Колымы, Индигирки и на северном побережье Охотского моря // Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. М.: Изд-во МГУ. С. 510 – 556.

Геншель Л.М. 1908. Отчет по исследованию лесов на полуострове Камчатке в лето 1907 г. // Тр. съезда лесных чинов Приамурского управления государственных имуществ. Приложение 48. Хабаровск. С. 420 – 451.

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.

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

Еловые леса Шантарских островов / под ред. Ю.И. Манько. 1984. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 136 с.

Егорова И.А. 1982. История развития растительности Камчатки в голоцене // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М. С.220 – 223.

Зонн С.В., Карпачевский Л.О., Стефин В.В. 1963. Лесные почвы Камчатки. М.: Изд-во АН СССР. 254 с.



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. 210 с.

Кабанов Н.Е. 1969. Леса Камчатской области // *Леса СССР*. М.: Наука. С. 714-740.

Карев Г.И. 1931. Опыт типологии лесов долины р. Камчатки // Матер. Лесоисследовательской экспедиции АКО 1931 г. Рукопись. Гос. Архив Камчатской обл. С.1 – 20.

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 Шевелуч // *Научн. докл. высш. школы. Биол. науки*. № 8. С. 119 – 126.

Комаров В.Л. 1927. Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР, Т. 1. 339 с.

Комаров В.Л. 1934а. Ботанико-географический очерк хвойных (*Gymnospermae*) СССР // *Бюлл. Тихоокеанского комитета АН СССР*. Вып. 3. С. 17-19.

Комаров В.Л. 1934б. Класс *Coniferales* // *Флора СССР*. Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. С. 130-195.

Комаров В.Л. 1940. Ботанический очерк Камчатки // *Камчатский сб.* Т. 1. М.;Л.: Изд-во АН СССР. С. 5 – 52.

Кондратюк В.И. 1974. Климат Камчатки. М.: Московское отделение Гидрометеоздата. 202 с.

Кречетов Н.И., Шейнгауз А.С. 1969. Лесной фонд. // *Леса Дальнего Востока*. М.: Лесная пром-сть. С.13 – 33.

Куваев В.Б., Стецура Н.Н. 1983. Моховые аянские ельники в восточной части хребта Тукурингра // *Ботан. журн.* Т.68. № 9. С. 1197 – 1206.

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.

Левус А.П. 1981 Особенности корневых систем подроста ели аянской на Камчатке // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток. С. 93-106.

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.

Любарский Л.В., Васильева Л.Н. 1975. Древоразрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 164 с.

Малаева Е.М. 1967. Развитие растительности Камчатки в плиоцен-плейстоцене // Боярская Т.Д., Малаева Е.М. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде. М.: Наука. С. 78 – 170.

Манько Ю.И. 1983а. Ель аянская и особенности ее географического распространения // Комаровские чтения. Вып. 30. Владивосток. С. 3-28.

Манько Ю.И. 1983б. Классификация аянских темнохвойных лесов // Современные проблемы лесной типологии. Тез. докл. Всесоюзн. конф. Львов. С. 107-109.

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 // Биол. ресурсы суши Севера Дальнего Востока. Т. 2. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 173-183.

Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1973. Камчатские ельники и проблемы их рационального использования // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан. 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., Ворошилов В.П., Сидельников А.Н. 1977. Ель *Picea ajanensis* s.l. на северо-западной границе своего распространения // Ботан. журн. Т.62. № 1. С. 15 – 27.

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

Науменко А.Т. 1977. О новом местонахождении ели аянской *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr. на Камчатке // Ботан. журн. Т. 62. № 4. С. 555 –559.

Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1994. Лиственничники и лиственничные редколесья // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). // Тр. БИН РАН. Вып. 16. С. 19 – 39.

Нешатаева В.Ю., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Чернядьева И.В. 2003. Ценоотические, бриофлористические и лишенобиотические особенности коренных старовозрастных каменноберезовых лесов юго-западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. III научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 27-28 ноября 2002 г.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 100-123.

Овсянников В.Ф. 1928. Отчет об исследовании лесов долины р. Камчатки. Рукопись. Гос. Архив Камчатской обл. Фонд 544. Дело 100. С. 1 – 84.

Олюнин В.Н. 1969. Плейстоценовые оледенения и размещение убежищ хвойных лесов на Камчатке // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. № 5. С. 93 – 95.

Рысин Л.П., Савельева Л.И. 2002. Еловые леса России. М.: Наука. 335 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.

Скиба Л.А. 1975. История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое // Тр. Геологического ин-та АН СССР. Т. 276. М. 72 с.

Соколов И.А. 1973. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М.: Наука. 224 с.

Сочава В.Б. 1956. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. Л.: Изд-во АН СССР. С. 139 – 216.

Столяров Д.П., Кузнецова В.Г. 1978. Учет естественного возобновления в различных категориях разновозрастных ельников. Методические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ. 38 с.

Турков В.Г. 1964. Леса полуострова Камчатки, их естественное возобновление и хозяйство в них: Автореф. дис....канд. с.-х. наук. Красноярск. 24 с.

Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и Семья. 990 с.

Чернядьева И.В., 2002. Листостебельные мхи бассейна р. Левый Кихчик (Дальний Восток, Западная Камчатка) // *Arctoa*. 11: 91-100.

Чернядьева И.В., Потемкин А.Д. 2003. К флоре мохообразных юго-западной Камчатки (Российский Дальний Восток) // *Arctoa*. 12: 59-74.

Шамшин В.А. 1967. Еловые леса Камчатки // *Вопр. географии Камчатки*. Вып. 5. С. 103-109.

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

Du Rietz G.E. 1929. The lichens of Swedish Kamchatka expedition // *Arkiv for Botanik*. Bd. 22A. № 13. 26 p.

Hulten E. 1927. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. // *Kungl. Svenska Vetenskapsakadem. Handl.*, Ser. 3, Bd. 5, № 1. Stockholm. 346 p.

Konstantinova, N.A., A.D. Potemkin & R.N. Schljakov. 1992. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSA // *Arctoa*. 1: 87-127.

Krestov P.V., Nakamura Y. 2002. A phytosociological study of the *Picea jesoensis* forests of the Far East // *Folia Geobotanica*. Vol. 37 (4). P.441-473.

Lacassagne M. 1934. Etude morphologique, anatomique et systematique du genre *Picea* // *Trav. Lab. Forest. Toulouse*. Vol. 2, № 7, 3. 293 p.

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

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. 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests // *Nord. J. Bot.*, Vol. 12, 427-450 p.

Tibell L. 1999. Calicioid lichens and fungi // *Nordic Lichen Flora*. Vol. 1. Bohuslan 5, Uddevalla, 20-94 p.