

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КАМЧАТКИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРЕЙ

Доклады V научной конференции
22-24 ноября 2004 г.

ПОЙМЕННЫЕ ЛЕСА ЮГО-ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ (флористическая и фитоценотическая характеристика)

В.Ю.Нешатаева*, И.В.Чернядьева*, Д.Е.Гимельбрант, Е.С.Кузнецова**,
В.Ю.Нешатаев***, О.А.Черныгина****, М.В.Дулин*******

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

**** Санкт-Петербургский государственный университет**

***** Санкт-Петербургская Лесотехническая академия**

****** Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН**

******* Институт Биологии Коми НЦ УРО РАН, Сыктывкар**

Проведены детальные геоботанические и флористические исследования пойменных лесов в бассейнах рек Банная, Большая, Левый Кихчик и Правый Кихчик (Усть-Болшеретский район Камчатской области). На 18 пробных площадях (20 X 20 м) выявлено 76 видов сосудистых растений, 102 вида мохообразных, 153 вида лишайников и калиционидных грибов. Разработана эколого-фитоценотическая классификация пойменных лесов. Изученные сообщества отнесены к 4 формациям и 9 ассоциациям. Проведен анализ видового состава и ценотической структуры сообществ. Охарактеризованы экологические и динамические особенности сообществ пойменных лесов юго-западной Камчатки.

PRISTINE FLOOD-PLAIN FORESTS OF SOUTH-WEST KAMCHATKA (species composition and the community characteristics)

V.Yu. Neshataeva*, I.V. Chernyadjeva*, D.E. Himelbrant, E.S. Kuznetsova**, V.Yu.
Neshatayev***, O.A. Chernyagina****, M.V. Dulin*******

***Komarov Botanical Institute RAS, St.-Petersburg**

****Saint-Petersburg State University, St.-Petersburg**

*****St.-Petersburg Academy of Forestry, St.-Petersburg**

******Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography Far-Eastern Department of RAS**

*******Institute of Biology Komi Scientific Centre Ural Department of RAS**

The floristic composition and the community structure of pristine flood-plain forests formed by *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, *Salix udensis*, *S. schwerinii*, *Alnus hirsuta* were studied in the Bannaya, Bolshaya, Levyi Kikhchik and Pravyi Kikhchik (Ust'-Bolsheretsk region). The detailed study of vegetation cover, bryophytes and lichens was carried out at 18 sample plots. 9 associations of flood-plain forests were recognised. The total species composition represented by 76 species of vascular plants, 102 species of bryophytes and 153 species of lichens and calicioid fungi was

revealed. The community structure, ecology and dynamics of flood-plain forests were analysed and discussed.

Долинные леса Российского Дальнего Востока довольно хорошо изучены в Приморье (Васильев, 1963, 1965; Розенберг, Васильев, 1969), Приамурье (Шага, 1967, 1968; Зархина, 1969, 1986; Ахтямов, 2000, 2001) и в Магаданской области (Мажитова, Синельникова, 1992; Синельникова, 1995). В то же время, пойменные леса Камчатки до сих пор остаются слабоизученными. В отдельных работах по лесам Камчатки приведены лишь общие сведения о пойменных лесных сообществах полуострова и лесохозяйственная характеристика некоторых древесных пород (Комаров, 1927-1930, 1940; Hulten, 1927, 1974; Овсяников, 1929; Карев, 1931; Тюлина, 1936а, 2001; Павлов, Чижилов, 1937; Липшиц, Ливеровский, 1937; Стариков, Дьяконов, 1954; Балмасова, Нешатаева, 1994; Шамшин, Казаков, 2004 и др.).

Основными лесообразователями пойменных лесов полуострова Камчатки являются древовидные ивы (*Salix udensis*, *S. schwerinii*), чозения (*Chosenia arbutifolia*), тополь (*Populus suaveolens*), и ольха пушистая (*Alnus hirsuta*). Эти виды отличаются высокой репродуктивной способностью и быстро заселяют молодые аллювиальные отложения. Важными чертами биологии пойменных древесных пород являются также приспособленность к периодическому затоплению полыми водами, быстрый рост и ускоренное формирование и развитие сообществ. Стадия спелости пойменных древостоев обычно наступает уже в возрасте 50-70 лет (Крылов, 1984).

Пойменные леса в большинстве районов юго-западной Камчатки также образованы чозенией, тополем, ивой удской, ивой Шверина и ольхой пушистой. Однако на юге полуострова тополь и чозения не встречаются, так как южная граница их распространения на Камчатке проходит на широте 52° 30' с.ш. (Hulten, 1974; Нешатаева, 2002). Ширина полосы пойменных лесов составляет от нескольких десятков и сотен метров до 1 км (в долинах крупных рек). Сообщества пойменных лесов наиболее развиты в удаленных от моря районах. До побережья они не доходят. По мере приближения к морю пойменные леса становятся низкорослыми и разреженными (Тюлина, 1936а, 2001). В поймах рек юго-западной Камчатки наиболее широко распространены древовидные ивняки и ольшаники. Сообщества чозениевых и тополевых лесов обычно встречаются на удаленной от моря холмисто-увалистой равнине, переходящей в предгорья Срединного хребта. Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) подразделяет пойменные леса западной Камчатки на две формации: 1) леса из тополя и корянки (чозении) и 2) тальники (из *Salix udensis* и *S. schwerinii*). В то же время, она не выделяет в самостоятельную формацию пойменные леса из ольхи пушистой.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 2001-2002 и 2004 гг. нами проведены геоботанические и флористические исследования лесной растительности на 4-х ключевых участках - бассейн р. Банная, бассейн р. Большая (р. Быстрая, р. Начилова), бассейн р. Левый Кихчик (рр. Порожистая, Покунка, руч. Хивку), бассейн р. Правый Кихчик (р. Мокушка, ручьи Куев 1-й и Куев 2-й), в районе трассы строящегося магистрального газопровода (Усть-Большерецкий р-н) (табл. 1, рис.1).

Наиболее характерными элементами растительного покрова в изученных районах являются высокотравные и разнотравные каменистоберезняки, осоково-сфагновые и кустарничково-осоково-сфагновые болота, а также разнотравные луга с участием дудника медвежьего (*Angelica ursina*) (рис. 2). В долинах рек распространены пойменные леса. В хорошо увлажненных местообитаниях, вдоль ручьев и по окрайкам болот встречаются шеломайниковые сообщества и приручейные ольшаники.

Исследования проводили маршрутными методами с закладкой временных пробных площадей размерами 20 X 20 м. На 18 пробных площадях выполнены детальные геоботанические описания чозениевых, тополевых, ольховых и ивовых пойменных лесов по стандартной методике (Методы..., 2002) с пересчетом древостоя, выявлением полного флористического состава сосудистых растений, мохообразных и лишайников. Для древесного яруса определяли диаметр и сомкнутость крон, средний и максимальный диаметры ствола, высоту и возраст деревьев, количество стволов для каждого элемента леса. Возраст деревьев определяли с помощью возрастного бурава Преслера. Отмечали общую сомкнутость подлеска, видовой состав и проективное покрытие образующих его кустарников. Выявляли полный флористический состав травяного яруса, проективное покрытие (в процентах) и высоту каждого вида. Названия видов сосудистых растений приведены в соответствии с «Каталогом флоры Камчатки» (Якубов, Чернягина, 2004). При характеристике мохового яруса оценивали проективное покрытие каждого вида на почве (в процентах). Обилие мохообразных на гнилой древесине, при основаниях стволов деревьев, на коре учитывали по 3-х балльной шкале. Номенклатура мохообразных дана по М.С. Игнатову и О.М. Афоной (1992). Лишайники и калиционидные грибы были собраны со всех заселяемых ими субстратов. Подробно обследована кора стволов и ветвей чозении, ивы, ольхи, тополя и ольхового стланика, обнаженная мертвая древесина, почва и замшелый валеж. Сборы и камеральная обработка лишайников выполнены согласно стандартной методике работы с лишайниковым материалом (Purvis et al., 1994). Названия таксонов приведены по Santesson et al. (2004).

Таблица 1. Географическое положение пробных площадей

№ п.п.	№ описания	Местоположение	Высота над ур. моря (м)
		долина р. Банная (басс. р. Большая), 2002 г.	
1	641	N52 54 31.0 E157 30 32.0	260
2	642	N52 54 24.0 E157 30 12.5	258
3	652	N52 54 46.0 E157 30 05.0	264
		долина р. Начиловой (басс. р. Большая), 2002 г.	
4	655	N53 07 00.0 E156 53 43.0	118
5	674	N53 07 04.0 E156 51 45.0	111
		басс. р. Левый Кихчик, 2001 г	

6	478	N53 22 66.0 E156 40 88.0	190
7	467	N53 27 78.5 E156 40 20.0	267
8	473	N53 22 07.0 E156 42 49.7	170
9	474	N53 22 06.0 E156 42 52.0	172
		басс. р. Правый Кихчик, 2004 г.	
10	40	N53 34 46.0 E156 40 58.0	216
11	23	N53 32 56.0 E156 41 07.0	235
12	24	N53 32 54.0 E156 41 08.0	243
13	25	N53 32 58.0 E156 41 08.5	251
14	33	N53 34 58.0 E156 40 45.0	216
15	34	N53 34 58.0 E156 40 48.0	213
16	39	N53 34 16.0 E156 40 58.0	226
17	48	N53 34 52.1 E156 40 57.9'	215
18	49	N53 34 52.5 E156 40 59.0	216
19	106	N53 34 57.0 E156 40 41.0	218

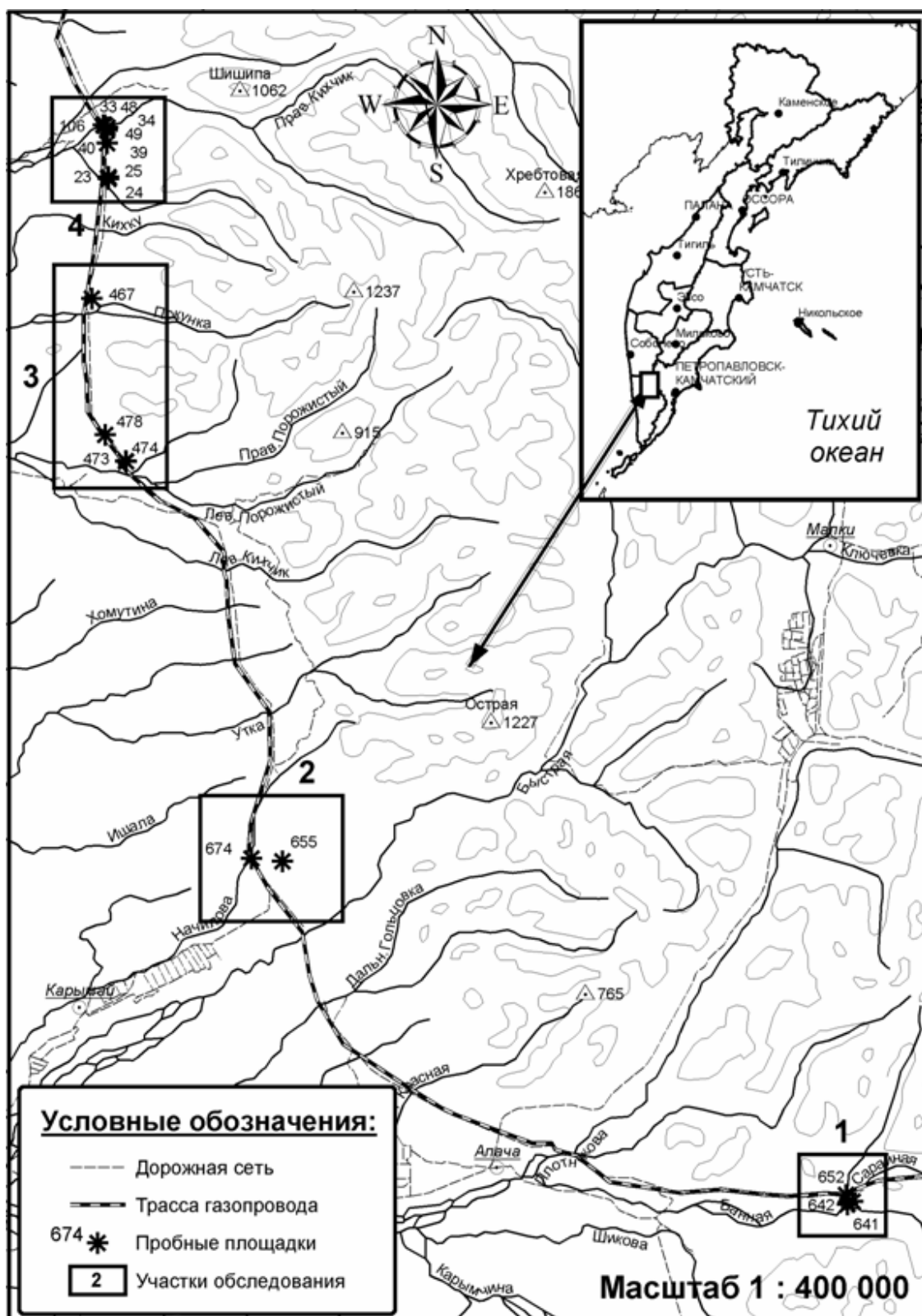


Рис. 1. Район исследований и расположение пробных площадей



Рис. 2. Разнотравный луг с участием дудника медвежьего (*Angelica ursina*)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате табличной обработки геоботанических описаний и последующего синтаксономического анализа нами разработана эколого-фитоценотическая классификация растительности пойменных лесов Западной Камчатки. Выделено 8 ассоциаций пойменных лесов, отнесенных к 4 формациям, двум группам формаций и двум классам формаций (табл. 2). Номенклатура синтаксонов приведена в соответствии с Проектом Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев, 2001).

Эколого-фитоценотическая классификация пойменных лесов Юго-Западной Камчатки

Класс формаций ***Salicetosa viminalis*** V. Nesh. et al. 2002 - Бореальные и неморальные узколистные (в смысле А.Г. Крылова, 1984) пойменные леса (Нешатаев и др., 2002)

Группа формаций ***Salicetosum udensis*** gr. form. nov. – Восточносибирско-дальневосточные узколистные пойменные леса

Формация ***Chosenieta arbutifoliae*** - чозенники

Асс. 1. ***Chosenietum oligoherbosum*** ass. nov. - Чозенник редкотравный

Асс. 2. ***Chosenietum urticosum platyphyllae*** ass. nov. - Чозенник крапивный

Асс. 3. ***Chosenietum filipendulosum*** ass. nov. - Чозенник шеломайниковый.

Формация ***Saliceta udensis*** - ивняки из ивы удской

Асс. 4. ***Salicetum udensis calamagrostidosum*** (Balmasova, Neshatayeva 1994 nom. subnud.) em. nov.- Ивняк вейниковый

Асс. 5. ***Salicetum udensis urticosum platyphyllae*** ass. nov. - Ивняк крапивный

Асс. 6. ***Salicetum udensis filipendulosum camtschaticae*** (Hulten, 1974) corr. Neshatayeva 2002 em. nov.— Ивняк шеломайниковый (Нешатаева, 2002)

Класс формаций ***Populeta suaveolentis*** Yu. Nesh. et al. 1994 - Бореальные и неморальные широколиственные (в смысле А. Г. Крылова, 1984) пойменные леса (Нешатаев и др., 1994)

Группа формаций ***Populetosum suaveolentis*** – Восточносибирско-дальневосточные широколиственные (тополевые и ольховые) пойменные леса

Формация ***Populeta suaveolentis*** – Тополевники из тополя душистого

Асс. 7. ***Populetum filipendulosum*** (Lipshits, Liverovsky 1937) nom. nov.— тополевник шеломайниковый (Липшиц, Ливеровский, 1937)

Формация ***Alneta hirsutae*** – ольшанники из ольхи пушистой

Асс. 8. ***Alnetum hirsutae calamagrostidosum*** (Balmasova, Neshatayeva 1994 nom. subnud.) em. nov.— ольшаник вейниковый

Асс. 9. ***Alnetum hirsutae filipendulosum*** (Balmasova, Neshatayeva 1994 nom. subnud.) em. nov.- ольшаник шеломайниковый

Далее мы приводим геоботаническую характеристику выделенных нами синтаксонов эколого-фитоценотической классификации.

Формация *Chosenieta arbutifoliae* - Чозенники

Чозения толокнянколистная или кореянка (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts.) – эндем Восточной и Северо-Восточной Азии, дерево первой величины, является пионерной древесной породой на приречных галечниках, образует высокоствольные насаждения в поймах рек. Ареал чозении простирается от низовьев р. Лены, Хараулахского хр., Прибайкалья и Маньчжурии на западе до р. Анадырь, Камчатки, Японии, и Кореи на востоке (Норин, 1958; Мазуренко, Москалюк, 1989). Средняя продолжительность жизни чозении на Дальнем Востоке – 80-90 лет, максимальная –

120 лет. На юге Приморья чозения достигает высоты 30-40 м при диаметре 35-45 см. Спецификой вида является исключительная приуроченность к галечникам, высокое светолюбие и требовательность к хорошей аэрации субстрата (Колесников, 1937; Мазуренко, Москалюк, 1989, 1991). Многие авторы отмечают чрезвычайно быстрый рост чозении, ежегодное обильное плодоношение и высокую всхожесть ее семян (Колесников, 1937; Стариков, 1958, 1961; Зархина, 1969 и др.). Б.П. Колесников (1937) отмечает, что скорость роста чозении значительно превышает скорость роста других видов деревьев, произрастающих в тех же районах.

Синтаксономия. Первая эколого-фитоценотическая классификация чозениевых лесов юга Дальнего Востока разработана Б.П. Колесниковым (1937), им выделено 7 ассоциаций чозенников. Из них на Камчатке встречаются близкие ассоциации чозенников: беднотравный (асс. ***Chosenietum purum***), крапивный (***C. urticosum***), вейниковый (***C. calamagrostidosum***), рябинниковый (***C. sorbariosum***). Чозенники вейниковые описаны также на севере Буреинского хребта как асс. "***Inundo-Chosenietum calamagrostosum***" (Сочава, 1934), в басс. р. Уссури как "***Chosenietum calamagrostosum***" (Колесников, 1937), в басс. р. Индигирки и Лены (Шелудякова, 1943) и в долине р. Анадырь как "асс. *Chosenia macrolepis* – *Calamagrostis langsдорffii*" (Васильев, 1956). Смешанные тополево-чозениевые леса описаны на Сахалине как ***Populeto-Salicetum herbosum*** (Кабанов, 1940). В синтаксонах эколого-флористической классификации чозенники выделены в особый союз ***Chosenion arbutifoliae*** Sinelnikova 1995, описанный в Магаданской обл. (Синельникова, 1995), отнесенный к порядку ***Populetales laurifolio-suaveolentis*** Mirkin et al. 1986 класса ***Salicetea pupruraea*** Moor 1958.

Таблица 2. Геоботанические описания пойменных лесов Западной Камчатки

Ярусы, виды, показатели	Формация																	
	Chosenieta arbutifoliae - Чозенники								Saliceta udensis - Ивняки				Alneta hirsutae - Ольшаники				Populus suaveolens	
	Ассоциация																	
	Chosenietum urticosum						Chosenietum filipendulosum	Salicetum filipendulosum		Salicetum urticosum	Salicetum calamagrostidosum	Alnetum calamagrostidosum		Alnetum filipendulosum	Populus filipendulosum			
	Номер описания																	
674	467*	473	23	33	478	474*	655	641	652	48*	34*	39*	642*	25	40*	24		
Древостой, сомкнутость, %	50	80	90	90	80	80	70	60	60	70	50	80	70	80	30	60	50	
Средняя высота, м	20	23	12	22	22	20	20	20	8	7	11	9	8	8	11	25		
Средний диаметр, см	24	32	15	23	20	40	24	50	22	23	42	10	22	25	18	16	64	
Возраст, лет	55	65	25	60	50	80	60	105	70	75	80	30	80	70	60	55	90	
Состав древостоя, доли:																		
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	10	10	8	9	10	7	9	6				1					1	
Salix udensis Trautv. et Mey.	ед.	ед.	2	ед.	+	1	1	4	10	8	10	9	10	2	+		ед.	
Alnus hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr.	ед.	+	+	1		2				2		ед.	ед.	8	10	10	1	
Salix schwerinii E. Wolf			+															
Populus suaveolens Fisch. s.l.			ед.	+													8	
Подлесок, сомкнутость, %	-	-	1	1	1	-	-	-	-	3	2	3	-	26	6	-	2	
Sambucus kamtschatica E. Wolf			1	1	1						2	3		25	2	<1	2	

<i>Rubus idaeus</i> L.				<1	+				<1						3		<1
<i>subsp. melanolasius</i> Focke.																	
<i>Alnus fruticosa</i> Pall. s.l.									3								
<i>Sorbus sambucifolia</i> (Cham. et Schlecht.) M. Roem.														1			
Ярусы, виды, показатели	Номер описания																
	674	467*	473	23	33	478	474*	655	641	652	48*	34*	39*	642*	25	40*	24
<i>Spiraea beauverdiana</i> Schneid.															1		
<i>Lonicera caerulea</i> L.									+								
<i>Rosa amblyotis</i> C.A. Mey.															+		
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %	100	100	100	90	100	80	90	80	100	100	100	95	90	95	90	95	100
<i>Urtica platyphylla</i> Wedd.	80	95	80	70	85	50	10	20	20	3	3	50	5	20		+	10
<i>Filipendula kamtschatica</i> (Pall.) Maxim.	15	2	10	10	2	20	60	50	50	90	95	10	10	10	+	90	80
<i>Calamagrostis langsdoiffii</i> (Link) Trin.				1		3	+	<1	20	2		5	60	70	80	10	
<i>Heracleum lanatum</i> Michx.	3	2	5	1	5	2	10	10	1	2	2	15	5	1		1	1
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	5	1	10	+	1	5	3	2			<1	<1			+	1	1
<i>Senecio cannabifolius</i> Less.	5		1	+			+	3	5	1	1	<1	2	+	+		+
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	1		5		1	+	5	1		<1	3	10	+	2		<1	
<i>Angelica genuflexa</i> Nutt. ex Torr. et Gray	+	<1	3	1	1	5	20	2	3	3		3					<1
<i>Geum macrophyllum</i> Willd. subsp. <i>fauriei</i> (Levl.) Worosch.		+	2	<1	1	1	5	<1				3	+			+	
<i>Equisetum hyemale</i> L.			+			30	2		40	20	+			1			
<i>Cinna latifolia</i> (Trev.) Griseb.			5	+	+		+	+				1				+	+
<i>Equisetum arvense</i> L.		R	<1		+		<1	+		+		+	+				
<i>Chrysosplenium kamtschaticum</i> Fisch.		<1	10		+		5					+		<1		+	
<i>Ranunculus repens</i> L.			+	+	+			3	1			<1	+				

Продолжение таб.																	
<i>Cirsium kamtschaticum</i> Ledeb.								1			+		<1	2	+		+
<i>Trillium camschatcense</i> Ker-Gawl.	+							+		+				+	+	+	
<i>Saxifraga nelsoniana</i> Ker-Gawl.			+		+		<1	+	+			+					
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.				+					1	25							1
<i>Glyceria lithuanica</i> (Gorski) Gorski			1		+			2	5								
<i>Veratrum oxysepalum</i> Turcz.							+		+				1	<1			
<i>Circaea alpina</i> L.				20											1		5
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert								1					1		5		
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jerny														1	1	<1	
<i>Trientalis europaea</i> L. subsp. <i>arctica</i> Hult.													+	1	1		
<i>Thalictrum minus</i> L. s.l.									1					+			<1
Ярусы, виды, показатели	Номер описания																
	674	467*	473	23	33	478	474*	655	641	652	48*	34*	39*	642*	25	40*	24
<i>Aruncus dioicus</i> (Walt.) Fern.						+			<1								+
<i>Aconitum maximum</i> Pall. ex DC.								<1					+				+
<i>Epilobium glandulosum</i> Lehm.			+					+	+								
<i>Artemisia opulenta</i> Pamp.			+	+				+									
<i>Cardamine regeliana</i> Miq.			+	+					+								
<i>Galium kamtschaticum</i> Stell. ex Schult. et Schult. fil.				+	+										+		
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.				10													10
<i>Sedum verticillatum</i> L.													3		+		
<i>Maianthemum dilatatum</i> (Wood) Nels. et Macbr.														2	1		
<i>Angelica ursina</i> (Rupr.) Maxim.										2			+				
<i>Cacalia hastata</i> L.													2				+

Окончание таб.																	
<i>Milium effusum</i> L.										<1			1				
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth s.l.					+												1
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. s. str.													+		1		
<i>Glyceria alhasteretum</i> Kom.												+					<1
<i>Carex augustiniowiczii</i>									<1						+		
<i>Poa platyantha</i> Kom.				+					+								
<i>Galium triflorum</i> Michx.													+				+
<i>Viola epipsiloides</i> A. et D. Löve													+		+		
<i>Carex vesicata</i> Meinsh.							+						+				
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %	<1	10	10	2	5	<1	2	1	5	<1	<1	20	1	1	+	+	+

Примечание. На пробных площадях встречены также: *Carex appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey.) Kük. - 473 (<1); *Poa pratensis* s. alpigena (Blytt) Hiit. - 641 (+); *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et. Schult. - 641 (+); *Alopecurus aequalis* Sobol. - 641 (+); *Lagedium sibiricum* Soják - 641 (+); *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt - 641 (+); *Lilium debile* Kittlitz - 652 (+); *Cimicifuga simplicifolia* (Wormsk. ex DC.) Turcz. - 652 (<1); *Streptopus amplexifolius* (L.) DC. - 652 (2); *Poa nemoralis* L. - 34 (+); *Polemonium campanulatum* (Tuckerm.) Lindb. fil. - 39 (+); *Iris setosa* Pall. ex Link - 39 (+); *Moshringia lateriflora* (L.) Fenzl - 39 (+); *Stellaria radicans* L. - 39 (<1); *Pedicularis resupinata* L. - 39 (<1); *Chamerion angustifolium* (L.) Holub - 25 (<1); *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie - 25 (+); *Viola kamtschadalenensis* W. Beck. et Hult. - 25 (+); *Platanthera chorisiana* (Cham.) Reichenb. - 25 (+).

* - номеклатурные типы ассоциаций.

Чозениевые леса долины р. Камчатки впервые описаны в рукописи Г.И. Карева (1931) под сборным названием ***Chosenietum inundatum*** и отнесены им к типу тополево-иловых лесов. На Западной Камчатке чозенники описаны Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001) в поймах рек Воровская и Крутогорова под названием «леса из

корейянки». Ею приведено 5 конкретных описаний чозениевых сообществ, отнесенных к тополево-чозениевой формации без выделения ассоциаций. Н.В. Павлов (Павлов, Чижилов, 1937), работавший в Большерецком р-не, относил сообщества чозении к формации *Saliceta arborea*. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) – к формации *Populeto-Saliceta arborea*. На Восточной Камчатке чозенники изучены в долинах рек Унана, Лиственничная, Кроноцкая, Шумная (Кроноцкий заповедник), где выделена ассоциация *Chosenietum calamagrostidoso-urticosum* (Балмасова, Нешатаева, 1994). На севере полуострова чозенники описаны нами в долине р. Карага. Южная граница распространения чозении на Камчатке проходит по широте 52°с.ш. (Комаров, 1940). На Камчатке чозения в возрасте 40 лет достигает 20-24 м высоты и 32-36 см в диаметре. Запас древесины – до 250 м³/га (Шамшин, Казаков, 2004).

Синморфология. Сомкнутость древостоев зависит от возраста насаждения. В молодых чозенниках сомкнутость крон 0,8-0,9, в старых и перестойных – 0,4-0,6. Средняя высота чозении 20-22 м, диаметр 24-42 см. Возобновление чозении отсутствует. В 1-м пологе древесного яруса в примеси иногда встречается тополь. В ряде случаев, во 2-м пологе встречаются ива удская и ольха пушистая. Подлесок обычно отсутствует, изредка встречаются единичные кусты бузины (*Sambucus kamtschatica*), высотой 1,5-2,5 м. Травяной покров густой, сомкнутостью 90-100%, высотой 1,5-2 м, образован шеломайником (*Filipendula camtschatica*), крапивой (*Urtica platyphylla*), крестовником (*Senecio cannabifolius*), борщевиком (*Heracleum dulce*), вейником (*Calamagrostis langsdorffii*). Во втором подъярусе травяного яруса иногда обильны недотрога (*Impatiens noli-tangere*) и хвощ зимующий (*Equisetum hiemale*). Чозениевые молодняки обычно одновидовые, реже с незначительной примесью тополя, ольхи и ивы. В покрове молодых чозенников обычно преобладает крапива, иногда участвуют шеломайник, вейник Лангсдорфа и гигрофильное разнотравье. На молодых отмелях, заливаемых в половодье, встречаются густые заросли чозениевых жердняков высотой до 10-12 м, практически без травяного покрова. Заросли чозении иногда чередуются с группами ивовых молодняков (жердняков) из *Salix udensis* и *Salix schwerinii*.

Синэкология. На Западной Камчатке чозениевые роши встречаются в удаленных от моря районах, в среднем и верхнем течении рек. Сообщества молодых чозенников обычно занимают узкие прибрежные полосы с молодым аллювием. Более старые леса встречаются на галечниках между заглохшими протоками (рис. 4). Поскольку чозения не переносит застойного увлажнения, ее древостои формируются только на прирусловых галечниках, характеризующихся высоким коэффициентом фильтрации и коротким периодом затопления паводковыми водами (Шамшин, Казаков, 2004).

Синдинамика. Чозениевые сообщества существуют на протяжении жизни лишь одного поколения лесообразующей породы, в дальнейшем сменяясь тополевыми. Эти закономерности были отмечены и в других районах Дальнего Востока (Сочава, 1934; Тюлина, 1936а, 1936б, 2001; Колесников, 1937 и др.).

Распространение. Чозениевые леса распространены в восточной Якутии, Хабаровском крае, Приморье, на Камчатке, Сахалине и в Магаданской обл. (Синельникова, 1995). Западной границей их распространения является Баргузинская котловина, восточной – изолированные от основного ареала

чозениевые рощи Центральной Чукотки (Кожевников, 1974а, 1974б; Юрцев, Секретарева, 1983). Развитие чозенников возможно только в условиях интенсивного аллювиального режима и при отсутствии мерзлоты (Мазуренко, Москалюк, 1989). По мнению ряда авторов, в северной части своего ареала чозенники имеют реликтовый характер (Сочава, 1929; Колесников, 1937; Васильев, 1958; Быков, 1965 и др.). В.Н. Васильев (1958) полагает, что травяно-кустарниковая свита, формирующаяся под пологом чозениевых древостоев, представляет собой древний неморальный комплекс.

Чозениевые леса играют важную роль в формировании пойменного ландшафта, имеют большое водоохранное и противоэрозионное значение. В районах юго-западной Камчатки чозенники представлены 2 ассоциациями и 1 вариантом.

Ассоциация 1. *Chosenietum oligoherbosum* - Чозенник редкотравный

Синморфология. Сообщества ассоциации представляют собой молодняки возрастом до 10 лет. Высота древесного яруса в возрасте 6 лет – 3,7 м, средний диаметр ствола – 2,5 (0,5-3,2) см. Сомкнутость древостоя близка к 1,0 (0,9-1,0). В составе кроме чозении (90-100% состава) и *Salix udensis* (до 10%) высотой 2,5-4 м, встречаются также *Populus suaveolens*, *Salix caprea subsp. hultenii*, высотой около 1м. По данным перечета количество стволов чозении составляет 89 тыс. экз./ га, ивы удской – 3 тыс. экз./ га, тополя и ивы козьей – по 0,5 тыс. экз./ га.

Общее проективное покрытие травяного яруса около 10%. Выраженных доминантов нет. С покрытием 1-4% встречены: *Angelica genuflexa*, *Artemisia opulenta*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula camschatica*, *Heracleum lanatum*, *Impatiens noli-tangere*, *Urtica platyphylla*. С покрытием до 1% отмечены: *Antriscus sylvestris*, *Stellaria calycantha*, *Viola selkirkii*, *Equisetum arvense*, *Glyceria lithuanica*, *Cinna latifolia*, *Circaea alpina*, *Ranunculus repens*, *Geum macrophyllum subsp. fauriei*.

Моховой покров разрежен (до 1%). Отмечены *Brachythecium reflexum*, *B. rotheanum*, *B. salebrosum*, *Plagiomnium acutum*, *P. affine*, *Sanionia uncinata*. Мхи приурочены к основаниям стволов деревьев и древесным остаткам, принесенным паводком. Лишайники отсутствуют.

Синэкология. Приурочены к низким пойменным террасам, приподнятым на 0,5-0,8 м над уровнем воды в межень. Микрорельеф волнистый. Почва аллювиальная, слоистая. Лесная подстилка выражена на 5-10% площади. Верхний горизонт мощностью 20 см – песчаный. Ниже – галечный аллювий с прослоями песка, супеси и легкого суглинка.

Синдинамика. Чозениевые молодняки встречаются как совершенно чистые, так и с участием молодых экземпляров тополя. Ранее Л.Н. Тюлина (1936а, 2001) отмечала, что тополь внедряется под полог уже сформировавшихся молодых чозениевых древостоев на стадии естественного изреживания жердняка. Однако нами установлено, что тополь может поселяться на молодых галечниках практически одновременно с чозенией. Раскапывание корневых систем молодых тополей показало, что большая часть тополей в чозениевых молодняках имеет вегетативное происхождение от укоренившихся обломков ветвей, принесенных паводком

(естественных черенков). По мере углубления русла реки и нарастания мощности песчано-илистого аллювия увеличивается возраст древостоя, идет его естественное изреживание. Одновременно происходит ежегодное обогащение почвы привнесенной биомассой погибающих после нереста лососей и экскрементами медведей, их поедающих, богатыми азотом и фосфором, и формирование гумусового горизонта. В результате наблюдается смена редкотравных чозенников крапивными.

Распространение. Встречаются на Западной Камчатке повсеместно в районах распространения чозении. Сообщества ассоциации описаны нами в пойме р. Правый Кихчик.

Ассоциация 2. *Chosenietum urticosum platyphyllae* - Чозенник крапивный

Синморфология и синтаксономия. Сомкнутость древостоя 0.7-0.8. Состав древостоя: I полог – 10 чозении. Возраст чозении около 50 лет. Высота 20-22 м. Средний диаметр – 24 см. Максимальный диаметр 47 см. Во 2-м пологе единично ольха (возраст - 60 лет) и ива высотой 8-10 м, диаметром 15-25 см. В подлеске единично отмечена бузина. Травяной ярус высотой 180–200 см. (покрытие 100%) образован крапивой плосколистной *Urtica platyphylla* (80%), *Filipendula camtschatica* (15%), *Senecio cannabifolius* (5%) и *Heracleum dulce*. Во 2-м подъярусе встречены *Calamagrostis langsdorffii*, *Impatiens noli-tangere*, *Angelica genuflexa*, *Anthriscus sylvestris*, *Cinna latifolia*, *Glyceria alnasteretum*, *Trillium camtschaticum* и др. В 3-м подъярусе часто обилен селезеночник (*Chrysplenium kamtschaticum*) – до 10%. Моховой покров разрежен (покрытие менее 5%), на подстилке и валеже встречены *Brachythecium salebrosum*, *B. reflexum*, *B. rotheanum*, *Plagiomnium acutum*, *Pylaisiella polyantha*, *Climacium dendroides* и др. На стволах чозении характерны многочисленные лишайники-эпифиты (*Lobaria pulmonaria*, *L. scrobiculata*, *Caloplaca gordejewi*, *Nephroma bellum*, *N. parile*, *Graphis scripta*, *Peltigera collina*, *Leptogium saturnium*, *Collema* sp. и др.).

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на молодых пойменных террасах. Микрорельеф неровный, образован микроповышениями, чередующимися с промоинами, и гривками, сложенными песчаными наносами. Почва – молодые аллювиальные песчаные наносы с илистыми прослойками, близко подстилаемые галечником.

Синдинамика. По мере заиления галечников и образования аккумулятивного почвенного горизонта, а также вследствие постепенного изреживания древесного яруса и осветления подкroнового пространства, чозенники крапивные сменяются чозенниками шеломайниковыми.

Распространение. Чозенники крапивные отмечены нами в поймах рек Начилова, Покунка, Порожистая, Мокушка, Правый Кихчик, руч. Хивку. К рассматриваемой ассоциации близка асс. *Chosenietum calamagrostidoso-urticosum* (Балмасова, Нешатаева, 1994 nom. subnud.). От асс. *Chosenietum urticosum*, описанной Б.П. Колесниковым (1937) в Приморье, выделенная нами ассоциация отличается преобладанием другого вида крапивы (в Приморье – *Urtica angustifolia*), отсутствием второго яруса из широколиственных пород (бархата, ореха

маньчжурского, ильма, ясеня) и некоторыми флористическими особенностями травяного яруса. В Приморье чозенники по мере выхода из пойменного режима сменяются кедрово-широколиственными лесами с участием *Pinus koraiensis*, *Ulmus japonica*, *Fraxinus mandshurica* и других видов, отсутствующих на Камчатке.

Ассоциация 3. *Chosenietum filipendulosum* - Чозенник шеломайниковый

Синморфология. Сомкнутость древостоя 0.5-0.6, местами имеются прогалины. Состав древостоя: в 1-м пологе – 10 *Chosenia arbutifolia* (высота 20-22 м, диаметр 50-60 см), во 2-м пологе встречается *Salix udensis* (высота 7-8 м, диаметр 17-30 см). Возобновление чозении отсутствует, ива образует поросль от старых стволов. Много старого валежа чозении. Травяной ярус неравномерный, покрытие 80%. Образован шеломайником с участием крапивы, дудника, купыря и борщевика. Высота 1-го подъяруса – до 200 см, доминирует *Filipendula camtschatica* (50%), обильны *Urtica platyphylla* (20%), *Angelica genuflexa* (2%), *Heracleum lanatum* (10%), *Senecio cannabifolius* (3%), *Anthriscus sylvestris* (1%), встречаются *Glyceria lithuanica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Phalaroides arundinacea*, *Cinna latifolia*. 2-й подъярус высотой 10-25 см разрежен, образован *Geum macrophyllum* subsp. *fariei* (1%), *E. arvense* (1%), *Impatiens noli-tangere* (2%), *Ranunculus repens* (3%), *Saxifraga nelsonniana*, *Epilobium glandulosum*, иногда встречаются *Chrysosplenium camtschaticum*, *Equisetum hyemale*. Моховой покров редкий (менее 1%), приурочен к основаниям стволов и гнилой древесине. Отмечены *Brachythecium reflexum*, *B. rotheanum*, *B. salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium acutum*, *P. affine* и др.



Рис.3. Чозенник шеломайниковый в долине р. Правый Кихчик

Формация *Saliceta udensis* - Ивняки из ивы удской

Синэкология. Чозенники шеломайниковые приурочены к низким пойменным террасам, приподнятым на 0,5-1,0 м над галечниковыми отмелями. Микрорельеф волнистый, с небольшими промоинами. Почва аллювиальная, легко суглинистая. Обычно почвы под чозенниками состоят из дернового горизонта мощностью до 10-15 см, подстилаемого перемытыми галечниковыми отложениями.

Синдинамика. При достижении чозений возраста около 90-100 лет она выпадает из состава древостоев, а тополь как более долгоживущая порода, присутствующая в составе чозенников, сохраняется. В результате формируются редкостойные тополевики шеломайниковые (*Populetum filipendulosum*).

Распространение. Сообщества ассоциации описаны нами в поймах рек Начилова, Порожистая, Мокушка, Правый Кихчик (рис.3). Л.Н. Тюлина (1936а) отмечает сообщества шеломайниковых чозенников (nom. barab.) также в поймах рек Крутогорова и Средняя Воровская. Западный предел распространения чозениевых

лесов совпадает с границей между холмисто-увалистой равниной и Западнокамчатской низменностью.

Ивняки являются наиболее распространенной древесной формацией речных пойм Камчатки. Леса из древовидных ив (*Salix udensis* и *S. schwerinii*) широко распространены в поймах рек и крупных ручьев юго-западной Камчатки.

Синтаксономия. В системе эколого-флористической классификации ивняки из ивы удской и ивы Шверина отнесены к союзу ***Chosenion arbutifoliae*** Sinelnikova 1995, описанному в Магаданской обл. (Синельникова, 1995), входящему в порядок ***Populetales laurifolio-suaveolentis*** Mirkin et al. 1986 класса ***Salicetea pupuraea*** Moog 1958.

Синморфология. Древостои образованы гигромезофильной ивой удской (*Salix udensis*), единично встречаются ольха пушистая (*Alnus hirsuta*), реже - ива Шверина (*Salix schwerinii*). Ива Шверина чистых сообществ, как правило, не образует и встречается обычно как примесь в молодых древостоях ивы удской. Сомкнутость древостоев молодых и средневозрастных ивняков - 0,9, спелых и перестойных - 0,5-0,6.

В ивовых молодняках, находящихся в стадии крупного жердняка, древостой густой (сомкнутость 1,0), его средняя высота - 4-5 м. Древесный ярус образован тонкими (диаметром 2-3 см) стволиками ив *Salix schwerinii* и *Salix udensis*. Травяной ярус разрежен (покрытие до 20%), образован высокими злаками *Milium effusum* и *Calamagrostis langsdorffii* с участием *Artemisia opulenta*, *Angelica genuflexa* и видов гигрофильного разнотравья. Во 2-м подъярусе встречаются *Equisetum hyemale*, *Geum macrophyllum* ssp. *fauriei*, *Pyrola incarnata*, *Ranunculus repens*, *Galium triflorum*, *Chrysosplenium kamtschaticum* и др. Мхи и лишайники, как правило, отсутствуют. Густые заросли молодых ивняков обычно мертвопокровные или с отдельными несомкнутыми пятнами вейника.

Синэкология. Ивняки заселяют молодые аллювиальные отложения (рис.4), закрепляют берега и способствуют быстрому формированию почвенного покрова. По сравнению с чозенниками, они встречаются как на галечных аллювиях, так и на мощных илисто-песчаных наносах, подстилаемым галькой на глубине около более 60 см (Тюлина, 1936а). Под ивняками развиваются аллювиальные дерновые почвы: от слоистых примитивных, формирующихся на свежих песчано-галечных отложениях, до аллювиальных дерново-луговых слоистых, развивающихся на высоких прирусловых валах и верхних частях песчаных грив (Шамшин, Казаков, 2004). Подобные почвы образуются на участках поймы, лишь недавно вышедших из-под влияния ежегодного затопления.

Синдинамика. Динамика ивняков сходна с динамикой чозенников. Они также заселяют молодые аллювии, формируют беднотравные сомкнутые молодняки. По мере изреживания древостоя, формируются вейниковые (***Salicetum udensis calamagrostidosum***), а при значительном обогащении экотопа биогенной органикой - крапивные ивняки (***Salicetum udensis urticosum platyphyllae***). Старовозрастные ивняки в стадии изреживания древесного яруса характеризуются преобладанием шеломайника в травяном ярусе (***Salicetum udensis filipendulosum camtschaticae***).

Как справедливо отмечает Л. Н. Тюлина (2001), ива и ольха, в отличие от тополя и чозении, способны в течение нескольких поколений удерживать за собой территорию, давая поросль от старых стволов и пней.

Распространение. Ивняки из ивы удской (сахалинской) описаны на Южной Камчатке (Hultén, 1927, 1974; Нешатаева, 2002), на Западной Камчатке (Тюлина, 1936а, 2001; Павлов, Чижиков, 1937), Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994). В долине Камчатки С.Ю. Липшиц и Ю.А.Ливеровский (1937, с. 136) описали «молодой ивовый лесок», ошибочно отнеся преобладающую в нем иву к *Salix gmelinii*. Ивняки имеют на Камчатке более широкое распространение, чем чозенники: встречаются в низовьях рек, впадающих в море (на участках без галечников) и распространены в более холодных районах юга Камчатки (южнее р. Плотникова, р. Паратунка), где чозения не отмечена. К западу и к югу от границы распространения чозениевых лесов ива удская является главным пионером заселения молодых аллювиев.

На Восточной Камчатке отмечены сообщества разнотравных и хвощево-зеленомошных пойменных ивняков (Балмасова, Нешатаева, 1994), которые не были встречены нами районах Юго-Западной Камчатки.

Ассоциация 4. *Salicetum udensis calamagrostidosum* – Ивняк вейниковый

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны на Восточной Камчатке в Кроноцком заповеднике под названием асс. *Salicetum calamagrostidosum* (Балмасова, Нешатаева, 1994, nom. subnud.). В травяном ярусе этой асс. доминирует *Calamagrostis langsдорфii*, константны *Equisetum arvense*, *Chamerion angustifolium*, *Rubus arcticus*.

Синморфология. Для сообществ ассоциации характерно преобладание в травяном ярусе вейника (*Calamagrostis langsдорфii*) и постоянное присутствие, помимо видов группы камчатского гигромезофильного крупнотравья, также группы видов мезофильного лугового разнотравья (*Trisetum sibiricum*, *Pedicularis resupinata*, *Aconitum maximum*, *Cacalia hastata*, *Iris setosa*). Отмечено флористическое сходство вейниковых ивняков с вейниковыми ольшаниками.

Распространение. Сообщества ассоциации описаны на Западной Камчатке (Тюлина, 2001 - nom. barb.), в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994, nom. subnud.).

Ассоциация 5. *Salicetum udensis urticosum* - Ивняк крапивный

Синморфология. Сообщества ассоциации представлены средневозрастными ивняками, характеризующимися густым травяным ярусом. Образованы сомкнутыми, приспевающими древостоями из прямоствольных древовидных ив *Salix udensis* и *S. schwerinii*, высотой до 12 м и диаметром до 20-22 см. В травяном ярусе преобладают вейник или крапива с небольшой примесью шеломайника. Состав древостоя в десятых долях: 8 Ива, 2 Ольха (*Alnus hirsuta*). Сомкнутость крон - 0,8. Возраст ивы составляет 60-70 лет, высота - 9-10 м, средний диаметр ивы – 20 см, ольхи – до 16 см. Отмечен подрост ивы и ольхи порослевого происхождения, возраста 10-15 лет,

высотой до 4-5 м, диаметром около 4 см. Общее проективное покрытие травяного яруса - 90-100%, высота 1-го подъяруса - 150-200 см. Преобладает крапива (*Urtica platyphylla* – 75%), на прогалинах обильны крестовник *Senecio cannabifolius* (10%) и шеломайник *Filipendula camtschatica* (10%). Встречаются купырь *Anthriscus sylvestris* (5%), дудник *Angelica genuflexa* (3%), недотрога *Impatiens noli-tangere* (1%). 2-й подъярус разреженный, отмечены единичные экземпляры гравилата (*Geum fauriei*) и селезеночника (*Chrysosplenium kamtschaticum*). Напочвенный покров крайне разрежен. Моховые синузии из *Brachythecium reflexum* и *Pylaisiella polyantha* встречаются только на валеже и у оснований стволов.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к относительно молодым, постоянно обновляющимся песчано-илистым аллювиальным наносам. Отмечено, что преобладание крапивы наблюдается на участках, подверженных интенсивной седиментации. Обычно здесь представлены свежие песчано-илистые наносы, размывтый микрорельеф.

Распространение. Сообщества ассоциации ранее были описаны на Западной Камчатке (Тюлина, 2001 - nom. barb.).

Ассоциация 6. *Salicetum udensis filipendulosum camtschaticae* – Ивняк шеломайниковый

Синморфология. Средняя высота ивы удской 11-12 м. Средний диаметр - 20-25 см. Часто встречается порослевое возобновление ивы и ольхи. В разреженном подлеске единично отмечена бузина (*Sambucus camtschaticus*). Травяной ярус характеризуется высокой сомкнутостью (до 90%), его высота - около 200 см, преобладает шеломайник, с участием крапивы и крестовника. Моховой покров сильно разрежен (покрытие менее 5%), представлен отдельными дерновинками зеленых мхов. Сообщества ассоциации по видовому составу и структуре фитоценозов сходны с сообществами чозенников шеломайниковых.

Синэкология. Развитие сомкнутого шеломайникового покрова обычно связано с некоторым заилением поверхности и ослаблением процессов седиментации, поэтому под шеломайниковыми ивняками обычно уже имеется аккумулятивный горизонт. Однако на некоторых участках ивняка с развитым шеломайниковым покровом образовавшаяся дернина может периодически заноситься илисто-песчаным аллювием (Тюлина, 2001).

Распространение. Сообщества ассоциации описаны на Западной Камчатке (Тюлина, 1936а - nom. barb.; Павлов, Чижиков, 1937 – nom. nud.), на Южной Камчатке (Hultén, 1974) под названием “*Salix – Filipendula* – community”, в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994, nom. subnud.), в Южно-Камчатском заказнике, где они встречаются в долинах рек Озерная, Ильинская, Три Сестры (Нешатаева, 2002).

Формация *Populeta suaveolentis* – Тополевники

Тополь душистый (*Populus suaveolens*) - высокое дерево (до 25 м) с округло-яйцевидной кроной, быстрорастущая древесная порода, прирост в высоту

заканчивается в 30-35 лет. Тополь душистый холодостоек, распространен от Прибайкалья до Анадыря, Камчатки и Сахалина (Быков, 1965). Это – пионерная древесная порода, образует кратковременные сообщества, обычно ограниченные возрастом одного поколения. На Камчатке отдельные его экземпляры семенного происхождения доживают до 200-летнего возраста. Прирост по диаметру у тополя продолжается до 130-140 лет, а вертикальный прирост – до 100-110 лет. Средний запас древесины составляет 40-60 м³/га. (Шамшин, Казаков, 2004). По экологии тополь близок к чозении, он обычно поселяется под полог молодых чозениевых древостоев.

В поймах рек Западной Камчатки тополь образует как чистые, так и смешанные насаждения. В молодом возрасте тополь редко образует чистые древостои. Обычно он входит в состав чозенников, образуя смешанные тополево-чозениевые леса.

Синтаксономия. С.Ю. Липшиц и Ю.А. Ливеровский (1937) приводят для долины реки Камчатка два описания пойменных лесов с преобладанием тополя, которые они относят к формации ***Populeto-Saliceta arborea***, не выделяя в ней ассоциаций. Описанные ими в окрестностях с. Шаромы сообщества могут быть отнесены к двум ассоциациям: тополевик шеломайниковый (оп. 10) и тополевик страусниковый с *Matteuccia struthiopteris* (оп. 118) – ***Populetum matteucciosum*** (nom. nov.). На Восточной Камчатке (Кроноцкий заповедник) описаны вейниковые тополевики – асс. ***Populetum calamagrostidosum*** с доминированием вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*) и развитым подлеском из *Spiraea salicifolia*, *Rosa amblyotis*, *Lonicera caerulea* (Балмасова, Нешатаева, 1994 nom. subnud.). На Западной Камчатке (реки Крутогорова, Облуковина, Колпакова) Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001) описаны топольники высокотравные (с преобладанием *Filipendula camtschatica* и *Senecio cannabifolius*) и топольники шеломайниково-крапивные (nom. barb.). В синтаксонах эколого-флористической классификации тополевики с участием чозении отнесены к асс. ***Chosenio-Populetum suaveolentis*** Sinelnikova 1995, союзу ***Chosenion arbutifoliae*** Sinelnikova 1995, порядку ***Populetales laurifolio-suaveolentis*** Mirkin et al. 1986, классу ***Salicetea pupuraea*** Moor 1958.

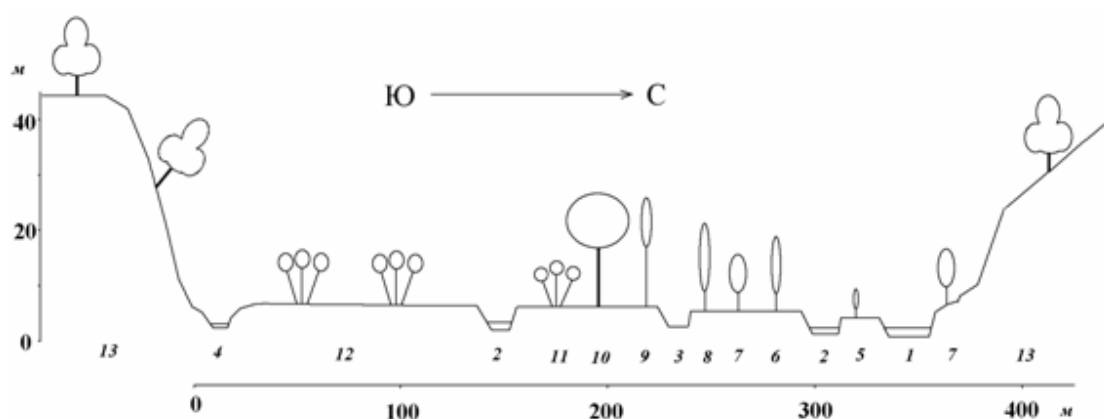


Рис. 4. Профиль через пойму р. Правый Кихчик вдоль трассы газопровода. Условные обозначения: 1 – главное русло реки; 2 – протоки; 3 – пересохшая протока; 4 – ручей; 5 – чозенник беднотравный в возрасте 5 лет; 6 – чозенник крапивный в возрасте 50 лет; 7 – ивняк вейниковый в возрасте 45 лет; 8 – чозенник шеломайниковый в возрасте 65 лет; 9 –

распадающийся чозенник шеломайниковый в возрасте 105 лет; 10 – тополевик шеломайниковый в возрасте 120 лет; 11 – ольшаник шеломайниковый; 12 – сочетание ольшаников шеломайниковых и вейниковых с вейниковыми и шеломайниковыми лугами; 13 – каменноберезняк разнотравный.

Синэкология. Чистые сомкнутые топольники среднего возраста встречаются в удаленных от Охотского моря районах, где климатические условия наиболее благоприятны для их произрастания. Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001) описаны участки чистых тополевых лесов в поймах р. Крутогоровой (на расстоянии 48 км от моря) и р. Колпаковой (20 км от моря). Молодые тополевые и тополево-чозениевые леса обычно встречаются по берегам главного русла реки и крупных действующих проток, они приурочены к местообитаниям, близко подстилаемым крупномерным молодым аллювием и расположены в прибрежной полосе, заливаемой во время половодий и паводков речными водами. Старые и перестойные тополевые древостои встречаются на участках, удаленных от главного русла, между заглохшими протоками (рис.4).

Наиболее продуктивные топольники встречаются на участках поймы, вышедших из-под влияния затопления. Для них характерны аллювиальные дерновые или аллювиальные дерново-луговые почвы с хорошо выраженным, богатым гумусом дерновым горизонтом, развитом на слоистом песчаном или супесчаном аллювии, часто подстилаемом галечниковыми или песчано-галечниковыми отложениями. По сравнению с почвами ивняков и чозенников, верхние горизонты почв топольников отличаются более тяжелым гранулометрическим составом, а нижние горизонты – менее высокими фильтрационными характеристиками. Для них, также как и для почв чозенников, характерно отсутствие признаков длительного застойного увлажнения (Шамшин, Казаков, 2004).

Синдинамика. Наиболее часто встречаются разреженные перестойные тополевые леса, формирующиеся в результате распада чозениевых древостоев. При наличии в составе древостоя ольхи пушистой, старые и перестойные тополевики по мере распада древостоя сменяются редкостойными ольшаниками. При отсутствии ольхи – высокотравными лугами с доминированием шеломайника. На наиболее возвышенных участках притеррасной поймы, на дренированных гривках шеломайниковые тополевики постепенно сменяются парковыми каменноберезняками. По данным Л.Н. Тюлиной (1936а, 2001), каменная береза иногда может единично входить в состав средневозрастных тополевиков на стадиях, характеризующихся относительно разреженным травяным ярусом, не исключающим возобновление древесных пород. В редких случаях отдельные группы тополей встречаются на склонах коренных берегов рек (древних террас). Л.Н. Тюлина (2001) наблюдала такие группы тополей на р. Коль, близ устья р. Киумшечек в окружении молодого березняка.

Распространение. Сообщества формации *Populeta suaveolentis* встречаются на Буреинском хр. (Сочава, 1934), в Якутии (Куминова, 1936), на Сихотэ-Алине (Кабанов, 1937), на южном побережье Охотского моря (Воробьев, 1937), в Анадырском крае (Васильев, 1956), на Байкале (Епова, 1962), в Магаданской обл. (Синельникова, 1995), в Приамурье (Шага, 1967, 1968; Ахтямов, 2000, 2001). На Камчатке сообщества тополевиков отмечены в Центральной долине (Липшиц,

Ливеровский, 1937), в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994), на Западной Камчатке в поймах рек Крутогоровой и Колпаковой (Тюлина, 2001). Тополевые леса довольно редко встречаются в изученном районе и занимают незначительные площади. Нами описаны чистые тополевники в поймах рек Правый Кихчик и Мокушка.

Ассоциация 7. *Populetum filipendulosum* – Тополевник шеломайниковый

Синтаксономия. В качестве номклатурного типа ассоциации мы предлагаем рассматривать описание № 10 С.Ю. Липшица и Ю.А. Ливеровского (1937). Для Западной Камчатки сообщества асс. описаны под названием «**топольники высокотравные**» с преобладанием *Filipendula camtschatica* и *Senecio cannabifolius* (Тюлина, 2001). Сообщества ассоциации описаны нами на юго-западной Камчатке, в поймах рек Правый Кихчик и Мокушка.

Синморфология. Древостой разреженный, сомкнутость крон 0.3-0.4. На пробных площадях отмечен многочисленный старый валёж чозении. Высота тополя - 25-27 м, диаметр стволов – до 110 см (рис.5). Возраст тополя в перестойных сообществах составляет около 80 лет, в распадающихся древостоях – 95-120 лет. В древесном ярусе отмечена также ольха пушистая, единично - ива удская. В отдельных случаях в древостое еще сохраняются единичные перестойные усыхающие чозении высотой 25 м, диаметром 65 см и возрастом около 90 лет. В подлеске единично отмечена бузина. Травяной ярус мощный, сомкнутый (покрытие 95-100%), высотой около 2 м. Преобладает шеломайник (*Filipendula camtschatica*), образующий сплошной покров. По берегам старых проток и промоин встречаются пятна страусника (*Matteuccia struthiopteris*). Под пологом крупнотравья выражен разреженный 2-й подъярус, образованный *Circaea alpina*, с единичным участием *Impatiens noli-tangere*, *Gymnocarpium dryopteris* и др. Моховой покров крайне разрежен (покрытие менее 1%), мхи встречаются преимущественно на старом валеже.



Рис.5. Диаметр стволов тополя в тополеводниках шеломайниковых достигает 110 см.

Синдинамика. Чистые тополеводники встречаются, как правило, в центральной пойме. Сообщества ассоциации образуются на месте тополево-чозениевых лесов после выпадения перестойных чозений и в процессе формирования зрелой поймы, накопления гумуса и перекрытия галечников илисто-песчаными аллювиальными отложениями. По мере распада тополевого древостоя пойменные шеломайниковые тополеводники сменяются моnodоминантными шеломайниковыми сообществами формации *Filipenduleta camtschaticae* (Нешатаева, Фет, 1994).

Формация *Alneta hirsutae* – Ольшаники из ольхи пушистой

Ольха пушистая широко распространена в Сибири, в Приморье, на Сахалине, в Японии, встречается на Курильских о-вах. Обычно участвует в формировании древостоев чозениевых, тополевых и ивовых лесов в качестве сопутствующей породы. В районах юго-западной Камчатки нами встречены сообщества ольшаников вейниковых (с преобладанием вейника Лангсдорфа) и ольшаников крупнотравных (с участием видов камчатского мезогигрофильного крупнотравья) (рис. 6), произрастающие в долинах рек и крупных ручьев.

Синтаксономия. Сообщества пойменных ольшаников приведены для долины реки Камчатки в составе особой формации под названием *Alneta alni hirsutae*

(Липшиц, Ливеровский, 1937). В Кроноцком заповеднике описаны 5 ассоциаций пойменных и заболоченных ольшаников, отнесенные к четырем группам ассоциаций (Балмасова, Нешатаева, 1994 nom. subnud.). Из них в поймах встречаются ольшаники шеломайниковые (асс. ***Alnetum filipendulosum***), ольшаники вейниковые (асс. ***Alnetum calamagrostidosum***) и ольшаники хвощевые с доминированием *Equisetum arvense* (асс. ***Alnetum equisetosum***).

Синморфология. Обычно ольшаники образованы куртинами ольхи порослевого происхождения. Их высота не превышает 12-14 м, средняя сомкнутость – 0.5-0.6, запас - до 20-40 м³/га (Шамшин, Казаков, 2004). В подлеске характерна бузина камчатская, встречаются рябина бузинолистная, малина сахалинская. Травяной ярус сомкнутый (90-100%), образован вейником Лангсдорфа и видами камчатского крупнотравья.

Синэкология. Ольшаники из ольхи пушистой, как правило, приурочены к переувлажненным или заболоченным местообитаниям с близким залеганием грунтовых вод. Чистые ольшаники обычно встречаются в центральной и притеррасной пойме, в местах, где выклиниваются грунтовые воды. Для этих местообитаний характерно длительное повышенное увлажнение. Под ольшаниками встречаются различные типы почв аллювиального ряда, для которых характерны процессы оглеения и торфообразования: аллювиальные лугово-болотные, аллювиальные болотные иловато-перегнойно-глеевые и аллювиальные болотные иловато-торфяные почвы (Шамшин, Казаков, 2004).

Синдинамика. Пойменные ольшаники формируются в результате распада чозениевых, ивовых и тополевых древостоев, в которых присутствовала ольха. Возобновляясь порослевым путем, ольха формирует разреженные леса и редколесья с групповым размещением стволов, имеющих общую корневую систему. В пойме эти леса сочетаются с вейниковыми и шеломайниковыми лугами (рис. 4). По мере выхода из пойменного режима ольшаники могут сменяться либо мезофильными разнотравными лугами и каменноберезняками (на дренированных местообитаниях), либо гигрофильными осоково-вейниковыми лугами (в условиях обильного грунтового увлажнения).

Распространение. Ольшаники из ольхи пушистой описаны в Якутии (Аболин, 1929), на Южных Курилах (Tatewaki, 1928; Баркалов, 2002), на Сахалине (Кабанов, 1940; Моторина, 1956), на юге Дальнего Востока (Цымек, 1950). Необходимо отметить, что на Западной Камчатке, по берегам небольших ручьев и по окрайкам ключевых болот встречаются также ольшаники с преобладанием в травяном ярусе вейника Лангсдорфа и лизихитона (*Lysichiton kamtschaticense*). Л.Н. Тюлина (2001) относил эти сообщества к группе “ключевых ольховников”. Н.Е. Кабановым (1940) на северном и среднем Сахалине описаны заболоченные ольшаники из ольхи пушистой с участием папоротников (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris dilatata*), вейника Лангсдорфа и лизихитона. Подобные сообщества (асс. ***Alnetum hirsutae calamagrostidoso-lysichitosum***) изучены на Западной Камчатке, в басс. р. Кихчик (Нешатаева, Кукуричкин, 2003). Они встречаются по берегам рек и ручьев, у подножий горных склонов, на торфянисто-глеевых почвах. Внепойменные заболоченные ольховые редколесья с участием осок, гигрофильного разнотравья и

гигрофильных мхов, отнесенные к асс. *Subalnetum hirsutae herboso-caricosum*, описаны ранее на Западной Камчатке В.Ю. Нешатаевой и Г.М. Кукуричкиным (2003).

Ассоциация 8. *Alnetum hirsutae calamagrostidosum* – Ольшаник вейниковый

Синморфология. Сомкнутость древостоя варьирует от 0.6 до 0.8. Ольха произрастает порослевыми куртинами по 6-8 стволов различного возраста и диаметра. Среднее количество куртин ольхи на пробной площади – 8-10. В древостое единично встречается ива удская. Высота ольхи 7-8 м, господствующий диаметр ствола - 20-25 см, максимальный – 35 см. Семенное возобновление ольхи отсутствует. Отмечено порослевое возобновление от стволов ольхи в центре куртин. Подлесок сомкнутостью до 0.2, образован обычно бузиной камчатской (*Sambucus camtschatica*), иногда с участием рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*). Встречается также малина сахалинская (*Rubus sachalinensis*).

Травяной ярус сомкнутый, густой (покрытие 95-100%), высотой 180 см. В 1-м подъярусе (высота 180 см) встречаются шеломайник, крестовник, борщевик, бодяк. Во 2-м подъярусе (100-130 см) преобладают вейник (70-90%), крапива (5-20%), встречаются купырь, щитовник (вокруг куртин ольхи). 3-й подъярус (10-20 см) разрежен, образован майником, седмичником, иногда встречаются отдельные экземпляры селезеночника (*Chrysosplenium kamtschaticum*), приуроченные к промоинам. На приствольных повышениях вокруг стволов ольхи встречаются синузии цирцеи альпийской (*Circaea alpina*) и недотроги (*Impatiens noli-tangere*). Моховой ярус разрежен (покрытие около 1%). Мхи встречаются преимущественно на валеже и при основании стволов. Отмечены *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium laetum*, *Plagiomnium acutum* и др.

Распространение. Ранее отмечена в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994, nom. subnud.).

Ассоциация 9. *Alnetum hirsutae filipendulosum* – Ольшаник шеломайниковый

Синморфология. Сомкнутость древостоя 0.5-0.6. Древесный ярус образован порослевыми куртинами ольхи, насчитывающими по 5-6 стволов различного возраста и диаметра. Максимальный диаметр ствола 44 см, господствующий – 20 см. Средняя высота ольхи около 10 м. В подлеске единично отмечена бузина камчатская (высотой до 2 м).

Травяной ярус сомкнутый (покрытие 95-100%), высотой 160-180 см. Преобладает шеломайник (покрытие до 90%). Со значительным покрытием (до 10%) встречается вейник Лангсдорфа. По приствольным повышениям вокруг куртин ольхи встречаются пятна щитовника (*Dryopteris expansa*). Под пологом шеломайника единично встречаются *Impatiens noli-tangere*, *Cinna latifolia*, *Geum macrophyllum*, *Trillium camschatcense*, *Urtica platyphylla*, *Anthriscus sylvestris*, *Viola epipsiloides* и др. Моховой покров крайне разрежен (покрытие менее 1%), мхи встречаются преимущественно на старом валеже. Отмечены *Brachythecium*, *Rhytidiadelphus*, *Mnium* и др.



Рис. 6. Ольшаник крупнотравный

Распространение. Ассоциация описана на Южной Камчатке Е. Hultén (1974) под названием *Alnus hirsuta* - community, отмечена в Кроноцком заповеднике (Балмасова, Нешатаева, 1994, nom. subnud.).

Мохообразные

Специальное изучение мохового покрова коренных пойменных лесов юго-запада Камчатки проведено впервые. Краткие сведения о наиболее обильных видах пойменных сообществ полуострова приведены в работе Л.И. Тюлиной (2001).

В образовании пойменных лесов участвуют формации чозенников, ивняков, ольшаников и тополельников. Как показали наши исследования, видовой состав и богатство бриофлоры определяется не лесообразующей породой, а, прежде всего, возрастом сообществ и особенностями пойменного и аллювиального режимов. Уровень

видового богатства бриофитов в исследованных сообществах значительно варьирует – от 4 до 42 видов (табл. 3).

В относительно молодых сообществах, развивающихся на самых низких участках поймы, на галечниках, видовой состав довольно беден (в среднем 14-15 видов на пробную площадь), а в молодняках (на стадии жердняка) – 3-4 вида. Незначительное количество валежа, а также гладкая кора молодых деревьев не способствуют развитию эпиксильной и эпифитной бриофлор, а высокая степень поемности местообитаний, регулярные паводки, препятствуют развитию мохообразных на почве и при основании стволов. В средневозрастных сообществах, развивающихся на прирусловых валах, пойменных террасах или песчано-галечных гривках в центральной пойме, видовой состав мохообразных значительно богаче и составляет в среднем 19-20 видов на пробную площадь. Наиболее высок уровень видового разнообразия бриофитов в спелых и перестойных сообществах центральной и притеррасной поймы, где на пробной площади произрастают от 26 до 42 видов. Мощные стволы старых деревьев с ребристой, трещиноватой стабильной корой, частично заполненной органическими веществами и мелкоземом, а также большое количество валежа разной степени разложения создают значительное разнообразие микроместообитаний, где поселяются мохообразные с различными экологическими требованиями. Слабопоемный режим благоприятствует поселению бриофитов на почве и в прикорневой части стволов. В сообществах, выходящих из поемного режима, отмечено максимальное количество видов мхов. В перестойных, распадающихся ценозах видовое богатство бриофитов несколько снижается.

В изученных пойменных лесах практически повсеместно (константность V) встречаются 2 вида - *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*. Широко распространены 9 видов (константность IV): *Brachythecium rotheanum*, *Campylium hispidulum*, *Frullania bolanderi*, *Lophocolea minor*, *Orthotrichum sordidum*, *Plagiomnium acutum*, *Platygyrium repens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Ulota drummondii*. Примерно в половине изученных сообществ (константность III) произрастают 6 видов: *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Leskeella nervosa*, *Lophocolea heterophylla*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Ulota crispa*. Вышеперечисленные 17 видов составляют основу бриофлоры пойменных лесов юго-запада Камчатки (17 % от всей бриофлоры). Еще 21 вид периодически встречается в изученных сообществах (константность II), а 63 вида (63%) являются редкими (константность I). Мохообразные заселяют четыре основных субстрата – почву, гнилую древесину, основания стволов деревьев и кору живых деревьев. Распределение мохообразных по субстратам и их обилие представлено в таблице 4.

Таблица 3. Бриофлористическая характеристика пойменных лесов Юго-Западной Камчатки

Показатели	Номер описания																
	674	467	473	23	33	478	474	655	641	652	48	34	39	642	25	40	24
Количество видов в описании	4	19	14	30	16	15	12	28	27	20	19	26	19	18	26	31	42
Проективное покрытие мхов на почве, %	<1	3	5	1	3	<1	+	+	3	-	<1	20	<1	<1	-	3	+
Обилие мхов на гнилой древесине	-	++	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++	+	+	++	++
Обилие мхов при основании стволов	+	++	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++	++	+	+++	++
Обилие мхов на коре	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+
<i>Brachythecium reflexum</i> (Starke) Schimp.	по	Прк	пГ	пГ	ГО	-	пГ	пГ	ГО	ГО	го	ГО	-	ГО	г	Г	ГО
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	-	-	пг	Го	-	го	пг	ГО	ГО	го	го	г	Го	ГО	г	го	Го
<i>Brachythecium rothianum</i> De Not.	п	Пг	пГ	пГ	-	-	пг	ГО	го	-	ГО	-	пГ	-	г	-	-
<i>Campyllum hispidulum</i> (Brid.) Mitt.	-	Г	-	-	г	го	-	пг	г	о	г	г	г	г	-	-	-
<i>Frullania bolanderi</i> Austin	-	-	-	к	к	к	-	-	-	к	к	к	к	-	к	к	к
<i>Lophocolea minor</i> Nees	-	-	-	о	го	о	-	пог	-	о	ГО	пог	го	-	г	г	го
<i>Orthotrichum sordidum</i> Sull. et Lesq.	-	к	к	к	к	к	к	к	к	к	к	-	к	-	-	-	к
<i>Plagiomnium acutum</i> (Lindb.) T. J. Kop.	-	ПГ	пг	ГО	О	пГ	п	пог	-	о	го	го	-	о	г	-	-
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) B.S.G.	-	к	-	о	-	-	-	к	к	к	к	-	к	к	к	к	к

Продолжение табл.

<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (G.Web.) Vain.	-	го	г	г	-	го	-	-	-	к	-	-	гк	к	го	гok	го
<i>Ulotia drummondii</i> (Hook. et Grev.) Brid.	-	к	к	к	к	к	к	к	-	к	к	-	к	к	ко	к	к
<i>Brachythecium salebrosum</i> (F. Weber et D. Mohr) Schimp.	-	-	пГ	-	пГ	пГ О	пг	-	пг	г	-	П(5) Г	-	-	-	го	-
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr.	-	-	пг	пг	-	-	п	п	-	-	-	п	п	-	-	п	г
<i>Leskeella nervosa</i> (Brid.) Loeske	-	го	-	к	-	г	-	к	к	о	-	-	-	к	-	-	к
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.	-	-	-	го	г	-	-	-	п	-	г	-	-	г	г	п	г
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. J. Kop.	п	-	-	-	-	-	-	пГ О	пго	-	-	г	пГ О	-	-	О	о
<i>Ulotia crispa</i> (Hedw.) Brid.	-	-	-	к	к	-	-	к	-	-	к	-	к	к	к	к	к
Показатели	Номер описания																
	674	467	473	23	33	478	474	655	641	652	48	34	39	642	25	40	24
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) B.S.G.	-	г	-	-	г	-	-	г	г	-	-	-	-	-	-	-	г
<i>Anomodon longifolius</i> (Brid.) C. Hartm.	-	-	-	о	-	-	-	-	-	-	о	-	-	-	-	-	О
<i>Brachythecium rivulare</i> B.S.G.	-	-	-	-	-	-	-	п	пг	-	-	п	-	-	-	-	о
<i>Bryhnia hultenii</i> E. B. Bartram	-	пг	-	г	-	-	-	г	п	-	-	-	-	п	-	-	ГО
<i>Bryhnia novae-angliae</i> (Sull. et Lesq.) Grout	-	-	пг	го	п	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	п	г
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	-	-	-	-	-	-	-	г	г	-	-	-	-	-	-	-	г
<i>Dicranum fragillifolium</i> Lindb.	-	-	-	о	-	-	-	-	-	го	к	-	-	о	к	Гк	-
<i>Hypnum pallescens</i> (Hedw.) P.Beauv.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	о	-	-	-	к	г	г	-

<i>Iwatsukiella leucotricha</i> (Mitt.) W. R. Buck et H. A. Crum	-	-	-	о	-	-	-	к	-	-	к	-	-	-	г	к	-
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	-	-	-	о	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	г	-	го
<i>Mnium lycopodioides</i> Schwaegr.	-	про	-	пО	-	г	-	-	о	-	-	г	п	-	-	-	-
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	-	-	-	-	к	-	-	-	-	к	-	-	-	-	-	-	к
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et Schimp.) T. J. Kop.	-	-	-	п	П (3)	-	-	-	про	-	-	П (10)	п	п	-	П(1)	-
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z. Iwats.	-	г	-	-	-	-	-	п	-	о	-	пг	-	-	-	-	-
<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp.	-	-	-	о	-	го	-	-	-	-	-	-	п	о	г	-	-
<i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) A. Jaeger	-	-	-	п	-	о	-	-	п	о	о	п	-	-	-	-	-
<i>Pohlia prolifera</i> Lindb.	-	-	-	-	-	-	-	п	го	-	-	-	-	-	о	-	г
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	-	-	пг	-	-	-	-	-	о	о	-	-	-	о	-	п	-
<i>Pylaisiella polyantha</i> (Hedw.) Grout	-	к	г	-	-	гок	к	-	-	-	к	-	-	-	-	-	-
<i>Pylaisiella selwynii</i> (Kindb.) H.A. Crum et al.	-	-	-	к	к	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	к
<i>Pylaisiella subcircinata</i> (Cardot) Z. Iwats. et Nog.	к	-	-	-	-	-	-	к	к	к	-	-	к	к	-	-	-
<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. et Taylor	-	о	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmidel ex Schreb.) Loeske	-	-	-	-	-	-	-	-	о	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение табл.

[illegible]

Продолжение табл.

<i>Myuroclada maximoviczii</i> (Borszcz.) Steere et W. B. Schofield	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oncophorus crispifolius</i> (Mitt.) Lindb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-
<i>Oncophorus wahlenbergii</i> Brid.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	-	г
<i>Orthodicranum montanum</i> (Hedw.) Loeske	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	г	-	-
<i>Paraleucobryum longifolium</i> (Hedw.) Loeske	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-
<i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr.	-	-	-	-	-	-	-	п	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow) T. J. Kop.	-	-	про	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiomnium curvatum</i> (Lindb.) Schljakov	-	-	-	-	-	-	-	п	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) B.S.G.	-	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-
<i>Plagiothecium latebricola</i> B.S.G.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	г	0	-
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	-	-	-	-	-	-	-	п	-	-	-	-	-	-	0	-	г
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п	п	-	-	-	-
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	г	-	-	-	-	-
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T. J. Kop.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п	-
<i>Rauvella fujisana</i> (Paris) Reimann	-	-	-	-	-	-	-	к	-	-	к	-	-	-	-	-	-

Продолжение табли

Показатели	Номер описания															
	674	467	473	23	33	478	474	655	641	652	48	34	39	642	25	40
<i>Rhizomnium magnifolium</i> (Horik.) T. J. Kop	-	-	п	-	-	-	п	-	-	-	-	-	-	-	-	п
<i>Rhizomnium nudum</i> (E. Britton et R. S. Williams) T. J. Kop	-	г	-	п	-	-	-	-	-	-	-	п	-	-	-	-
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T. J. Kop.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п
<i>Rhizomnium striatum</i> (Mitt.) T. J. Kop.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	-	-	-	го
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п	-	-	-
<i>Rhytidadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	П(1)	-
<i>Scapania glaucocephala</i> (Taylor) Austin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г
<i>Scapania paludosa</i> (Muell. Frib.) Muell. Frib.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п
<i>Scapania subalpina</i> (Nees ex Lindenb.) Dumort.	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scapania undulata</i> (L.) Dumort.	-	-	-	г	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г
<i>Schistostega pennata</i> Hedw.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п	-	-	-	-
<i>Sphagnum gigensohnii</i> Russow	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	п
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г	г
<i>Trachycycis flagellans</i> (Sull. et Lesq.) Lindb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	о	-

Окончание таб.

<i>Trachycycis ussuriensis</i> (Maack et Regel) T. J. Kop.	-	о	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tritomania exsectiformis</i> (Bredl.) Schiffn. ex Loeske	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	г
<i>Zygodon rupestris</i> (Lindb. ex C. Hartm.) Lindb. ex E. Britton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	к

Примечание. Обилие мохообразных: + вид присутствует, ++ вид обилен, +++ вид образует сплошной покров. Субстраты: почва, о – основание стволов деревьев, г – гнилая древесина, к – кора живых деревьев; заглавные буквы (ПОГК) – вид об на данном субстрате; строчные буквы (погк) – вид произрастает на данном субстрате, но не обилен; (цифры в скобках) проективное покрытие вида на почве.

Таблица 4. Распределение числа видов мохообразных по субстратам в пойменных лесах Камчатки

Субстрат	Общее количество видов экотопа	Доля во флоре, %	Количество специфических видов экотопа	Доля специфических видов, %
Почва	49	47	19	39
Гнилая древесина	65	62	21	34
Основания стволов	48	46	9	19

Кора	18	17	8	45
------	----	----	---	----

Мохообразные не играют существенной ценотической роли в пойменных лесах Камчатки. Мощный травяной покров, а также поемный режим препятствуют их развитию. В большинстве случаев проективное покрытие бриофитов не превышает 3%. На почве и опаде обычны *Brachythecium reflexum*, *Brachythecium rotheanum*, *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium acutum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiomnium medium*. Во влажных понижениях встречается *Brachythecium rivulare*. Всего в исследованных сообществах на почве зарегистрировано 49 видов мохообразных, что составляет 47% всей бриофлоры (табл. 4). Специфическими являются 39% всех мхов этого субстрата. Среди облигатных эпигейных видов можно отметить *Calliergon cordifolium*, *Marchantia polymorpha*, *Pohlia wahlenbergii*, *Rhodobryum roseum*, виды рода *Rhizomnium*. На участке обнаженной почвы собран редкий вид *Schistostega pennata*. При выходе местообитаний из поемного режима наблюдается резкое увеличение проективного покрытия напочвенных мохообразных. На изученной территории было сделано 2 подобных описания, где проективное покрытие бриофитов составляло до 20%. В значительном количестве отмечены *Brachythecium oedipodium* (до 25%), *Rhytidiadelphus squarrosus* (до 15%), *Rhizomnium magnifolium* (до 5%), *Pseudobryum cinclidioides* (до 5%), *Plagiomnium medium* (до 10%), *Brachythecium salebrosum* (до 5%). Большинство этих видов, за исключением двух последних, являются редкими в пойме и более характерны для лесов, развивающихся на речных террасах.

В пойменных сообществах мохообразные произрастают преимущественно на гнилой древесине и при основании (в прикорневой части) стволов деревьев, где часто образуют сплошной покров. Наиболее богата эпиксильная бриофлора, насчитывающая 65 видов (62% от всей бриофлоры). Обильны *Brachythecium reflexum*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium rotheanum*, *Plagiomnium acutum*, *Brachythecium salebrosum*, *Lophocolea minor*, типичны, но не обильны *Campylium hispidulum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Bryhnia hultenii*, *Bryhnia novae-angliae*, *Amblystegium serpens*, *Lophocolea heterophylla*. Около трети всех эпиксильных видов отмечены только на валеже, в поемных условиях облигатными эпиксилами являются *Ceratodon purpureus*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Tetraphis pellucida*.

При основании стволов деревьев собрано 48 видов мохообразных. Этот экотоп является переходным, здесь могут поселяться эпигейные, эпиксильные и эпифитные виды. Обильны те же виды, которые обильны и на гнилой древесине. Процент специфических видов прикорневой части стволов деревьев минимальный (19%). В основном это редкие, единично собранные мхи. Только один вид можно считать характерным для этого субстрата - *Anomodon longifolius*, образующий мощные обрастания в нижней части стволов старых, обычно одиночно стоящих деревьев.

Эпифитная бриофлора относительно бедная, на стволах живых деревьев собрано 18 видов, однако процент специфических видов здесь наиболее высок – 45%. Широко распространены *Orthotrichum sordidum*, *Platygium repens*, *Ulota drummondii*, *Pylaisia polyantha*, *Pylaisia subcircinata*, *Ulota crispa*, *Frullania bolanderi*, *Leskeella nervosa*, реже встречаются *Iwatsukiella leucotricha*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Zygodon rupestris*, *Rauvolfia fujisana*. Большинство из перечисленных видов являются облигатными эпифитами. Выделяется группа эпифитно-эпиксильных видов,

характерных как для коры живых деревьев, так и для гнилой древесины разной степени разложения. Часто эти виды встречаются также при основании стволов деревьев. Наиболее характерны *Dicranum fragillifolium*, *Hypnum pallescens*, *Leskeella nervosa*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisia polyantha*.

Систематическая структура изученной бриофлоры следующая. К классу печеночников относятся 19 видов из 9 семейств и 12 родов. Наиболее крупными являются семейства *Geocaliaceae* (5 видов), *Scapaniaceae* (4 вида), *Jungermanniaceae* (4 вида). К классу листостебельных мхов принадлежат 82 вида из 19 семейств и 48 родов. Наиболее богаты видами семейства *Mniaceae* (14 видов), *Brachytheciaceae* (13 видов), *Dicranaceae* (8 видов), *Hypnaceae* (7 видов), и рода *Brachythecium* (9 видов), *Plagiomnium* (5 видов), *Plagiothecium* (5 видов). Ведущее положение семейства *Mniaceae* и большое разнообразие рода *Plagiomnium* подчеркивают гигрофильный характер местообитаний, занимаемых пойменными сообществами. Высокое положение семейств *Brachytheciaceae*, *Dicranaceae* и рода *Plagiothecium* свидетельствует о бореальном характере бриофлоры пойменных лесов. Видовое разнообразие семейства *Hypnaceae* связано с хорошо представленным эпифитным комплексом.

Основу бриофлоры пойменных лесов составляют широко распространенные в Голарктике бореальные и бореально-неморальные виды. Особый интерес представляют мхи с более узким ареалом. Азиатско-северо-американский ареал имеет *Iwatsukiella leucotricha*, восточно-азиатско-северо-американский - *Bryhnia hultenii*, *Rhizomnium nudum*, азиатский - *Trachycystis ussuriensis*. Преимущественно Восточной Азией ограничено распространение *Climacium japonicum*, *Mnium laevinerve*, *Pylaisia subcircinata*, *Rauvolfia fujisana*. Все эти виды находятся на Камчатке на северной границе своего ареала.

Для наиболее полного выявления особенностей изученной бриофлоры коренных пойменных лесов проведено ее сравнение с бриофлорами коренных каменистых берегов юго-западной Камчатки и ельников Центральной Камчатки. Исследование каменистых берегов было проведено в тех же районах Камчатки, что и пойменных, на 18 пробных площадях (Нешатаева и др., 2003, Чернядьева, 2002). Еловые леса были обследованы в бассейне р. Еловка, на 10 пробных площадях (Нешатаева и др., 2004). Результаты сравнения представлены в таблице 5.

Наиболее высоким видовым разнообразием отличается бриофлора пойменных лесов, второе место занимает бриофлора каменистых берегов. Бриофлора ельников значительно беднее, несмотря на высокую ценобиотическую значимость мохообразных. Это свидетельствует о наибольшем разнообразии микроместообитаний в пойменных лесах, и наименьшем – в еловых лесах. Доля печеночных мхов (в процентах) - самая высокая во флоре каменистых берегов, более низкая - в пойменных лесах и почти в два раза меньше - в еловых. По-видимому, для поселения печеночников более благоприятны условия, существующие в лиственных лесах Камчатки, чем в хвойных. Степень единообразия и стабильности мохового покрова сообществ отражает доля широко распространенных (константных) видов в бриофлоре. В пойменных и в каменистых берегах доля константных видов примерно

одинакова, а в ельниках - вдвое выше, что свидетельствует о наибольшем единообразии и стабильности мохового покрова в еловых лесах.

Таблица 5. Сравнительная характеристика бриофлор пойменных, еловых и каменноберезовых лесов Камчатки

Показатели	Пойменные леса	Каменно-березняки	Ельники
Количество пробных площадей	18	18	10
Среднее проективное покрытие мохообразных, %	1-3	1-3	40-70
Общее число видов	101	88	55
в том числе:			
листочекных мхов	82	63	47
печеночных мхов	19	25	8
Доля печеночных мхов, %	19	28	14
Доля константных видов, %	17	18	35

Сравнение видового состава по коэффициенту Съеренсена-Чекановского показывает, что сходство бриофлор пойменных лесов и каменноберезняков, а также каменноберезняков и ельников примерно одинаково - 57% и 53% соответственно, а сходство бриофлор пойменных лесов и ельников заметно ниже - 41% (табл. 6).

Таблица 6. Сходство видового состава мохообразных пойменных, еловых и каменноберезовых лесов Камчатки по коэффициенту Съеренсена-Чекановского (%)

Показатели	Пойменные леса – Каменноберезняки	Пойменные леса – ельники	Каменноберезняки – ельники
Общий состав флоры	57	41	53
Константные виды	31	23	57

Однако, наиболее показательное сравнение видового состава константных видов. В пойменных и каменноберезовых лесах 31% константных видов являются общими. В каменноберезняках широко распространены характерные для бореальных лесов эпигейные виды, например, *Dicranum fuscescens*, *D. majus*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus squarrosus*. Первые два вида в пойменных сообществах отсутствуют, а остальные встречаются редко. Среди распространенных видов пойменных лесов выше доля эпифитов; в число константных входят, в частности, *Frullania bolanderi*, *Leskeella nervosa*, которые редки или отсутствуют в каменноберезняках. Сходство видового состава константных видов пойменных и еловых лесов наиболее низкое (23%). В ельниках в число константных видов не входят эпифиты, зато широко представлены бореальные

эпигейные виды, например, *Dicranum fuscescens*, *D. majus*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, отсутствующие или редкие в пойменных сообществах. В напочвенном покрове пойменных лесов, по сравнению с ельниками, значительно чаще встречаются *Climacium dendroides*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiomnium acutum*. Последний вид в ельниках не отмечен. Наиболее близки по составу константных видов каменноберезовые и еловые леса (57%). Во всех трех группах сравниваемых лесных сообществ широко распространен вид *Sanionia uncinata* (константность V). Еще три вида входят в число константных в пойменных лесах, ельниках и каменноберезняках - *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*. Следует отметить, что виды, константные во всех сравниваемых сообществах, широко представлены не менее чем на трех типах субстратов. Так, *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*, *Sanionia uncinata* отмечены на почве, гнилой древесине и при основании стволов деревьев, а *Ptilidium pulcherrimum* – на коре, гнилой древесине и при основании стволов деревьев.

Лишайники и калиционидные грибы

Лишайники пойменных лесов Камчатки ранее были изучены лишь фрагментарно, в рамках лишенофлористических обследований общего характера. Отдельные указания на виды, собранные в пойменных лесах, можно обнаружить в работе G.E. Du Rietz (1929). Для произрастающих в пойме основных древесных пород он указывает 12 видов, собранных участниками Шведской Камчатской экспедиции 1920-22 гг. Это наиболее типичные и широко распространенные в настоящее время эпифитные лишайники пойм: *Collema furfuraceum* (Arnold) Du Rietz, *C. subflaccidum* Degel., *Leptogium cyanescens* (Rabenh.) Körb., *L. saturninum* (Dicks.) Nyl., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *L. scrobiculata* (Scop.) DC., *Melanelia olivacea* (L.) Essl., *Nephroma parile* (Ach.) Ach. и *Peltigera collina* (Ach.) Schrad. Указание на находку *Lecanora allophana* Nyl. (как *Lecanora subfusca* (L.) Ach.) нуждается в проверке, а еще два вида, вероятно, приведены ошибочно – *Nephroma laevigatum* Ach. (описание соответствует *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck.) и *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. (очевидно, *Parmelia cochleata* Zahlbr.).

Некоторые сведения об эпифитах пойм содержатся в работах А.Г. Микулина (1986, 1987, 1988). В общей сложности автор указывает 15 видов эпифитных лишайников, обитающих на листовенных породах в «долинных лесах». Это такие достаточно обычные виды, как *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach., *Leptogium cyanescens*, *Lobaria scrobiculata*, *Melanelia olivacea*, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. (Микулин, 1986), *Lecania cyrtella* (Ach.) Th.Fr., *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. (Микулин, 1987), *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach., *Parmelia sulcata* Taylor и *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattson & M.J. Lai (Микулин, 1988). Сведения о нахождении *Lecidea nylanderii* (Anzi) Th.Fr. (Микулин, 1987) и *Physcia grisea* (Lam.) Poelt (Микулин, 1986) нуждаются в проверке, а указания на находки в качестве эпифитов еще трех лишайников, вероятно относятся к другим видам. Так, упоминание не встречающейся на Камчатке *Caloplaca flavorubescens* (Huds.) J.R. Laundon вероятно относится к обычной на Дальнем Востоке *Caloplaca gordejewi* (Tomin) Oхнер. Приведенная в работе типично напочвенная *Ochrolechia upsaliensis* (L.) A. Massal. на стволах деревьев в поймах не встречается, однако здесь поселяется *Ochrolechia szatalaënsis* Versegghy. Эпилитный вид *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. также не характерен для эпифитных сообществ пойм, где распространена близкая *Parmelia squarrosa* Hale. Таким образом,

непосредственно для пойменных лесов Камчатки до наших исследований было известно не более 24 видов лишайников.

Как и в каменноберезовых и еловых лесах, в пойменных лесах Юго-Западной Камчатки лишайники хотя и не доминируют по биомассе, однако занимают ведущее место в систематическом разнообразии первичных продуцентов. В пределах 14 из 15 обследованных пробных площадей нами выявлено 153 вида и 2 разновидности лишайников и калициоидных грибов (табл. 7), относящихся к 55 родам и 31 семейству. Минимальное количество видов на пробной площади – 28, максимальное – 76 (варьирование более чем 60%).

Приведенные показатели видового разнообразия лишайников не уступают полученным нами для каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки (Нешатаева и др., 2003) и несколько ниже таковых для еловых лесов Центральной Камчатки (Нешатаева и др., 2004) (табл. 8). Таким образом, несмотря на меньшую продолжительность жизни пойменных древесных пород и более высокую скорость проходящих в пойме сукцессионных процессов, лишенофлора пойменных лесов является достаточно богатой. Другим фактором, ограничивающим обогащение лишенофлоры, является более высокая скорость разрушения валежа, и его сильным затенением хорошо развитым травяным ярусом. Все это снижает как разнообразие доступных лишайникам микроместообитаний и субстратов, так и их стабильность во времени, что является препятствием для развития целого ряда видов, особенно из числа калициоидных лишайников и грибов. Характерно, что именно в пойменных лесах доля этой группы в лишенофлоре оказалась наиболее низкой (табл. 8). Вероятно, высокое разнообразие лишенофлоры пойменных лесов определяется как благоприятными условиями повышенной влажности, так и разнообразием древесных пород, на которых поселяются эпифитные лишайники (форофитов).

Таблица 7. Лихенофлористическая характеристика пойменных лесов Юго-Западной Камчатки

Вид	Номер описания														
	674	23	33	655	641	652	48	34	39	642	25	40	24	49	
<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.	Ч	О,Ч	И,Ч	И	ДИ, И	И,О, ОС	И	И	И	О	О	О	И,Т, Ч	Т	
<i>Nephroma parile</i> (Ach.) Ach.	Ч	И,Ч	Ч	И,Ч	И	И	И	МД Ч	И	О	О	О	И,Т, Ч	Т	
<i>Parmelia squarrosa</i> Hale	Ч	И,О, Ч	И,Ч	И	И	И,О	И		И	О	О	О	И,О, Т,Ч	Т	
<i>Pertusaria alpina</i> Hepp ex H.E. Ahles	Ч	И,Ч	И,Ч	Ч	И	И,О С	И		И	О	О	О	И,О, Т,Ч	Т	
<i>Caloplaca gordejewi</i> (Tomin) Oxner	Ч	И,О, Т,Ч	И,Ч	И,Ч	И	И	И	И,Д Ч	И	О			И,О, Т,Ч	Т	
<i>Lecanora chlorotera</i> Nyl.	Ч	И,О, Ч	И,Ч	И,Ч	И	ОС	И	И		О	О	О	О,И		
<i>Leptogium cyanescens</i> (Rabenh.) Körb.	Ч	И,Ч	Ч	И,Ч	ДИ		И	МД Ч	И	О	О		ДЧ, И,М О,О Т,Ч	Т	
<i>Melanelia septentrionalis</i> (Lyngé) Essl.		О,Ч	И,Ч	И	И	О	И	И	И	О	О	О	И,О		
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	Ч	О,Ч	Ч	И	И	И,О, ОС	И	И	И	О		О	Т,Ч		
<i>Buellia disciformis</i> (Fr.) Mudd.	Ч	О,Ч	И,Ч	И	ДИ, И	И,О, ОС		И	И	О		О	И,О		
<i>Graphis scripta</i> (L.) Ach.	Ч	И,О, Ч	И,Ч	И			И	И	И	О	О	О	И,О, Ч		
<i>Lecanora cateileia</i> (Ach.) A. Massal.			И	И	И	И,О, ОС	И	И	И	О	О	О	О,И		
<i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.	Ч	И,Ч	Ч	И,Ч	И	И	И	И	И				И,О, Т	Т	
<i>Lobaria scrobiculata</i> (Scop.) DC.	Ч	И,Ч		И,Ч	ДИ	И	И		И		О	О	И,О	Т	

Продолжение табли

<i>Nephroma bellum</i> (Spreng.) Tuck.	Ч	Ч	Ч	И,Ч	ДИ, И	И	И		И		О		И,Т, Ч	Т
<i>Peltigera collina</i> (Ach.) Schrad.	Ч	Ч	Ч	И,Ч	ДИ, И		И	И	И		О		И,Т, Ч	Т
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.		Ч		И	И	И,О С		ДЧ	И	О	О	О	О,Ч, Т,Д Ч	
Вид	Номер описания													
	674	23	33	655	641	652	48	34	39	642	25	40	24	49
<i>Melanella olivacea</i> (L.) Essl.			И,Ч	И	И	И,О, ОС	И		И	О	О	О	И,О, Т	
<i>Parmelia cochleata</i> Zahlbr.		И,О, Ч	И,Ч	ДИ, И	И		И		И	О	О	О	И,О, Ч	
<i>Pertusaria multipuncta</i> (Turner) Nyl.		О	И	И	И	О,О С	И			О	О	О	И,О	
<i>Rinodina</i> sp.	Ч	О,Ч	Ч	И,Ч	И		И	И	И				И,О, Ч	Т
<i>Biatora helvola</i> Körb. ex Hellb.		Ч	Ч	И	И	ОС	И	Ч		О			И,О	
<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.	Ч	И,Ч	Ч	И,Ч	ДИ		И		И				И,О, Т,Ч	Т
<i>Physconia grumosa</i> Kashiw. et Poelt		Ч	Ч	И	И	И		И	И	О			И,Т, Ч	
<i>Rinodina degeliana</i> Coppins		Ч	И,Ч		И	И,О	И		И	О		О		Т
<i>Rinodina septentrionalis</i> Malme		Ч	Ч	ДИ, И	И		И	И		О		О	Т	
<i>Biatora vernalis</i> (L.) Fr.	Ч	МИ	МИ, МЧ	И,Ч, МИ, МЧ		И		МД Ч		МО			МИ, О	
<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke				И	И			ДЧ	И	О	О	О	ДЧ	
<i>Collema subfleccidum</i> Degel.	Ч	И,Ч	Ч	И,Ч			И		И				И,Т, Ч	Т

<i>Ochrolechia szatalensis</i> Versegby	Ч	И,О, Ч	И	И			И				О	О	И,О, Ч	
<i>Phaeophyscia kairamoi</i> (Vain.) Moberg	Ч	О,Т, Ч	Ч	И,Ч	И			И					И,Т, Ч	Т
<i>Ramalina roesleri</i> (Hochst. ex Schaer.) Hue		О,Ч	И,Ч	И			И	И			О	О	И,О, Т	
<i>Bacidia subincompta</i> (Nyl.) Arnold		Ч		Ч	И	И	И						Т,Ч	Т
<i>Caloplaca sorocaipa</i> (Vain.) Zahlbr.		Т,Ч	Ч	И,Ч	И			И					Т,Ч	Т
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.		Ч			ДИ, И	И	И		И		О	О		
<i>Collema leptaleum</i> Tuck. v. leptaleum	Ч	И		И	И	И	И						И	
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.		И,Ч	И	И	И						О	О	И,О	
<i>Lecanora subintricata</i> (Nyl.) Th. Fr.		И			ДИ, И				И	О	О	О	О	
<i>Leptogium teretiusculum</i> (Wallr.) Arnold	Ч	Ч	Ч	И,Ч			И						И,М О,О Ч	Т
Вид	Номер описания													
	674	23	33	655	641	652	48	34	39	642	25	40	24	49
<i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szatala				ДИ	ДИ					ДО	ДО	ДО	ДО, И,Т	Т
<i>Pachyphiale carneola</i> (Ach.) Arnold				И	И	И	И			О			Ч	Т
<i>Stenocybe pullatula</i> (Ach.) Stein		О,О ВТ	ИВТ			О				О,О ВТ	О,О ВТ	О,О ВТ	О,О ВТ	
<i>Collema furfuraceum</i> (Arnold) Du Rietz	Ч	Т,Ч	Ч	Ч			И						Т,Ч	

Продолжение табли

<i>Fuscopannaria ahleri</i> (P.M. Jørg.) P. M. Jørg.	Ч	И,Ч	Ч						И		О			Т
<i>Peltigera praetextata</i> (Flörke ex Sommerf.) Zopf				И			МИ		И	МО			ДЧ, О,Т	Т
<i>Phaeophyscia denigrata</i> (Hue) Moberg		О,Ч	Ч	И				И	И				О	
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattson & M.J. Lai					И	И,О С				О	О	О	О	
<i>Arthonia radiata</i> (Pers.) Ach.		О	И							О		О	О	
<i>Biatora flavopunctata</i> (Tønsberg) Hinteregger & Printzen	Ч	Ч		Ч	И	И								
<i>Buellia erubescens</i> Arnold				И	И	И				О	О			
<i>Caloplaca borealis</i> (Vain.) Poelt		О	И	И	И					О				
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.			Т	И	ДИ, И	ОС				О			О,Ч	
<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.					ДИ				И			О	ДЧ	Т
<i>Collema leptaleum</i> Tuck. v. biliosum (Mont.) Degel.			Ч		ДИ, И				И				О	Т
<i>Anaptychia isidiata</i> Tomin		Ч					И					О	О,Т, Ч	Т
<i>Heterodermia speciosa</i> (Wulfen) Trevis.		Ч					И	Ч					И,О, Т,Ч	Т
<i>Lecanora argentata</i> (Ach.) Malme		Т,Ч	Ч	Ч									Т	Т
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.					И	ОС				О	О	О		
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold					И	ОС				О	О	О		
<i>Physcia alpolla</i> (Ehrh. ex Humb.) Fühnr.		О,Ч	Ч	И				И					О,Т	
<i>Biatora ocelliformis</i> (Nyl.) Arnold			И	И	И								И	
<i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold									И	О	О	О		

продолжение таблицы

<i>Pertusaria cameopallida</i> (Nyl.) Anzi					И	О,О С				О		О		
<i>Pertusaria octomela</i> (Norman) Erichsen	Ч	Ч				И								Т
<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg		Ч			Ивт				И				Т	
Вид	Номер описания													
	674	23	33	655	641	652	48	34	39	642	25	40	24	49
<i>Phaeophyscia primaria</i> (Poelt) Trass		Ч						И					Т	Т
<i>Porina chlorotica</i> (Ach.) Müll. Arg.	Ч	И,О, Ч	И	И,Ч									О,Т, Ч	
<i>Arthonia apatetica</i> (A. Massal.) Th.Fr.		И,Ч						И					И,О	
<i>Arthonia punctiformis</i> Ach.										Овт	Овт		Овт	
<i>Arthonia</i> sp.								И			О		И,О	
<i>Candelariella efflorescens</i> R.C. Harris & W.R. Buck					И	И				О				
<i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.					И	ОС				О				
<i>Chaenothecopsis debilis</i> (Sm.) Tibell					ДИ				ДИ				Т	
<i>Collema occultatum</i> Bagl.		И			ДИ, И	И								
<i>Lecanora albellula</i> (Nyl.) Th.Fr.				И	И								Ч	
<i>Lecanora boligera</i> (Normann ex Th.Fr.) Hedl.					И	ОС				О				
<i>Lecidea albobyalina</i> (Nyl.) Th.Fr.					И	ОС				О				
<i>Lecidea erythrophæa</i> Flörke ex Sommerf.	Ч	Ч											О,Т	
<i>Mycobilimbia pilularis</i> (Körb.) Hafellner & Turk		МТ, Т,Ч											Ч	Т
<i>Ochrolechia frigida</i> (Sw.) Lyngby									И		О	О		

Продолжение таблицы

[illegible]

Продолжение табли

[illegible]

Продолжение табли															
<i>Mycobilimbia carnealbida</i> (Müll. Arg.) Printzen		MT, T													
<i>Mycobilimbia tetramera</i> (De Not.) Claurade, Diederich & Roux														MT	
<i>Myxobilimbia microcarpa</i> (Th.Fr.) Hafellner		T, Ч													
<i>Nephroma resupinatum</i> (L.) Ach.				И											
<i>Ochrolechia inaequatula</i> (Nyl.) Zahlbr.				И											
<i>Ochrolechia pallescens</i> (L.) A. Massal.							И								
<i>Opegrapha culmigena</i> Libert														T	
<i>Pannaria rubiginosa</i> (Ach.) Bory		Ч													
<i>Peltigera neopolydactyla</i> Gyeln.													ДЧ		
<i>Pertusaria leioplaca</i> DC.		О, Ч													
<i>Pertusaria sommerfeltii</i> (Flörke ex Sommerf.) Fr.				И											
<i>Phaeocalicium compressum</i> (Szatala) A.F.W. Schmidt						ОС									
<i>Physcia dubia</i> (Hoffm.) Lettau										О					
<i>Physconia</i> sp.					И										
Вид	Номер описания														
	674	23	33	655	641	652	48	34	39	642	25	40	24	49	
<i>Placynthiella dasaea</i> (Stirt.) Tønsberg					И										
<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James											О				
<i>Pychora leucococca</i> (R. Sant.) R. Sant.						ОС									
<i>Pyrrhospora cinnabarina</i> (Sommerf.) M. Choisy						ОС									
<i>Rinodina exigua</i> (Ach.) Gray		T													

Окончание табли															
<i>Phaeophyscia pyrrhophora</i> (Poelt) D. Awasthi & M. Joshi															
Количество видов (разновидностей)	28	69	44	60	66(2)	48	39	33	38	51	40	46	76	38	

Примечание. С – константность, ДИ – древесина ивы, ДО – древесина ольхи, ДЧ – древесина чозении, И – кора ивы (ствол Ивт – кора ивы (молодые ветви), М – дерновинки мхов, МДЧ – замшелая древесина чозении, МИ – замшелые основания стволов ивы, МО – замшелые основания стволов ольхи, МТ – замшелые основания стволов тополей, МЧ – замшелые основания стволов чозений, О – кора ольхи (ствол), Овт – кора ольхи (молодые ветви), ОС – кора ольхового стланика, П – почва и разлагающийся валеж, Т – кора тополя (стволы), Твт – кора тополя (молодые ветви), Ч – кора чозении, Ls – талло *Lobaria scrobiculata*, * – в районе исследования вид отмечен на коре старого тополя вне пробных площадей.

Таблица 8. Сравнительная характеристика лихенофлористического состава пойменных сообществ, старовозрастных еловых и каменноберезовых лесов Камчатки

Показатели	Ельники	Каменно-березняки	Пойменные леса
Количество пробных площадей	10	10	14
Общее количество видов лишайников и калициоидных грибов	172	151	153
в т.ч.: лишайников	146	136	142

Количество и доля калициоидных лишайников и грибов в лишенофлоре	26(15%)	15(10%)	11(7,2%)
Общее количество и доля константных видов лишайников и калициоидных грибов в лишенофлоре	83(48%)	36(24%)	47(31%)
Количество и доля константных видов калициоидных лишайников и грибов в лишенофлоре	10 (6%)	1(<1%)	2(1%)
Общее количество и доля редких видов лишайников и калициоидных грибов в лишенофлоре	58 (34%)	81 (54%)	68 (44%)

Анализ сходства видового состава лишайников и калициоидных грибов пойменных, еловых и каменноберезовых лесов показал, что именно пойменные леса обладают наибольшей спецификой лишенофлоры. Так, коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского для каменноберезовых и пойменных лесов составил 56,4% (табл. 9), а для еловых и пойменных лесов – 49,2%. Аналогичный показатель для каменноберезовых и еловых лесов составил 59,2%. В пойменных лесах встречено 48 видов лишайников (31,4% лишенофлоры), не отмеченных в ельниках и каменноберезняках. В основном это представители родов *Arthonia*, *Caloplaca*, *Phaeophyscia* и *Physconia*. Еще более явно эти различия прослеживаются при сравнении видового состава наиболее константной части лишенофлор трех групп сообществ. Коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского для видовых списков каменноберезовых и пойменных лесов составил 29,3%, а для еловых и пойменных лесов – лишь 27,9%. Этот показатель для каменноберезовых и еловых лесов заметно выше – 47,9%. В этой связи интересно подчеркнуть, что пойменные леса характеризуются специфическим набором древесных пород, лишь изредка и единично присутствующих в составе каменноберезовых (ива удская) или еловых (тополь) лесов. В то же время, в составе пойменных лесов выявлено значительное число видов (61 или 40,1%), общих для всех трех сравниваемых групп сообществ. Большинство из них относится к числу весьма распространенных на Камчатке и способно заселять широкий спектр древесных субстратов в разнообразных фитоценозах. Также существенно, что в составе всех изученных лишенофлор достаточно высока доля случайных и редких видов с единичной встречаемостью (в пойменных – 68 видов, 44,4%; табл. 8).

Таблица 9. Сходство общего видового состава флоры и списка константных видов лишайников и калициоидных грибов пойменных, еловых и каменноберезовых лесов Камчатки по коэффициенту Сьеренсена-Чекановского (%)

Показатели	Пойменные леса – каменноберезняки	Пойменные леса – ельники	Каменноберезняки– ельники
Общий видовой состав флоры	56,4	49,2	59,2

Константные виды	29,3	27,9	47,9
------------------	------	------	------

В пределах пробных площадей лишайники и калициоидные грибы обнаружены на пяти типах субстратов (табл. 10). Ведущую роль в пойменных лесах играют эпифиты. Эта эколого-субстратная группа включает 140 видов (91,5%). Достаточно разнообразной эпифитной флорой обладают все произрастающие в пойме основные древесные породы, однако наиболее богат лишайниковый покров на иве удской – 96 видов (62,7%). На этой породе в пределах пробной площади отмечено от 21 до 60 видов, но лишь один – *Caloplaca gordejewi* – на всех 9 пробных площадях с ее участием. Из 13 видов, отмеченных только на иве удской, подавляющее большинство имеет единичную встречаемость. Наиболее интересны *Caloplaca caesiorufella*, *Hypogymnia pseudophysodes*, *Nephroma resupinatum*, *Ochrolechia pallescens*, *Pertusaria sommerfeltii* и *Physconia sp.*

Таблица 10. Распределение лишайников по эколого-субстратным группам

Эколого-субстратные группы	Количество видов и доля в лишенофлоре, %	В том числе:				
		на иве удской	на ольхе	на чозении	на тополе	на ольховом стланнике
Эпифиты	140 (91,5%)	96 (62,7%)	86 (56,2%)	67 (43,8%)	58 (37,9%)	25 (16,3%)
Эпиксилы	34 (22,2%)	21 (13,7%)	5 (3,3%)	11 (7,2%)	-	-
Эпибриофилы	11 (7,2%)	-	-	-	-	-
Эпигеиды	3 (2,0%)	-	-	-	-	-
Лишенофилы	1 (0,6%)	-	-	-	-	-

На втором месте по разнообразию эпифитных лишайников находится ольха, на коре которой обнаружен 86 видов (56,2%, от 12 до 52 видов на пробной площади). На всех 6 пробных площадях с ольхой на ее коре встречены 4 вида (*Melanelia septentrionalis*, *Parmelia squarrosa*, *Pertusaria multipuncta* и *Stenocybe pullatula*), а к числу облигатных эпифитов относятся 11 видов. Среди них *Arthonia punctiformis*, *Bryoria simplicior*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *Lecanora allophana*, *Pertusaria pertusa* и *Physcia dubia*. Однако подавляющая часть таких видов встречена единично и может являться не столько характеристическим, сколько случайным элементом эпифитного сообщества древесной породы.

Заметно менее разнообразна лишенофлора чозении, на коре которой выявлено 67 видов (43,8%), от 12 до 57 видов на пробной площади. Примечательно, что ни один из них не отмечен на всех 6 пробных площадях, где чозения входит в состав древостоя. К числу облигатных эпифитов можно отнести 6 видов, из которых наиболее любопытны *Anisomeridium polypori* и *Pannaria rubiginosa*. Разнообразие

лишайников на коре тополя оказалось еще ниже – для него выявлено 58 видов (37,9%), от 10 до 42 видов на пробной площади. На всех 3 пробных площадях на этом субстрате встречены только *Caloplaca gordejovi*, *Caloplaca sorocarpa*, *Lecanora argentata* и *Phaeophyscia kairamoi*, облигатными являются 9 видов (*Caloplaca xanthostigmoidea*, *Bacidia circumspecta*, *B. rubella*, *Leptogium burnetiae*, *Opegrapha culmigena*, *Phaeophyscia pyrrhophora*, *Rinodina exigua* и др.). Только на одной пробной площади произрастал ольховый стланик. На нем обнаружено 25 видов лишайников и калициоидных грибов (16,3%). Только 4 из них (*Arthonia mediella*, *Phaeocalicium compressulum*, *Pychnora leucococca* и *Pyrrhospora cinnabarina*) не обнаружены на других субстратах в пределах обследованных пойменных лесов. Количество эпифитных лишайников, обнаруженных на ольховом стланике, оказалось наименьшим по сравнению с другими древесными породами.

Эпиксилы представлены относительно небольшим числом видов – 33 (21,6%), от 3 до 17 на пробной площади. Это связано с быстрым разрушением валежа и затенением густым травостоем. На свежем валеже некоторое время сохраняется набор типично эпифитных видов. Наибольшее число видов – 21 (13,7%) – обнаружено на лишенных коры стволах ив. На древесине ольхи и чозении отмечены лишь немногие виды. Только на обнаженной древесине на исследованной территории встречены *Arthonia helvola*, *Calicium glaucellum*, *C. salicinum*, *Chaenotheca furfuracea*, *Cladonia rangiferina*, *Microcalicium disseminatum* и *Peltigera neopolydactyla*, найденные, однако, лишь по 1-2 раза.

На замшелых основаниях стволов деревьев и валеже на дерновинках мхов найдено 11 видов (7,2%) лишайников-эпибриофилов. Это виды из родов *Biatora*, *Dimerella*, *Leptogium*, *Mycobilimbia*, *Nephroma*, *Peltigera* и *Rinodina*, в большинстве своем встречающиеся и на коре или древесине деревьев.

К эпигейным лишайникам отнесено только 3 вида (2,0%), встреченных единожды в чозеннике с ивой удской на берегу реки. Все они принадлежат к роду *Peltigera*: *P. canina*, *P. didactyla* и *P. polydactylon*. Очевидно, что развитию напочвенных видов препятствует характерное для пойм высокотравье. На старом таллومه лишайника *Lobaria scrobiculata* найдена *Rinodina turfacea*.

Необходимо отметить высокое видовое разнообразие эпифитов всех древесных пород поймы (табл. 8) и их значительную роль в сложении лишенофлоры. В отличие от каменистых лесов, где почти 96% всей лишенофлоры связано с формируемыми березой субстратами (Нешатаева и др., 2003), в пойме нет какой-либо одной доминирующей субстратной группы эпифитов.

Анализ встречаемости видов на обследованных пробных площадях (табл. 7) показал, что число видов, встречающихся на всех или практически на всех пробных площадях, невелико – 9 (5,9%, класс константности V). Видов, обнаруженных на 9-11 пробных площадях (класс константности IV), также немного – 17 (11,1%). На 6-8 пробных площадях (класс константности III) встречен 21 вид (13,7%). Низкая общая доля представителей этих классов константности (47 видов, 30,7%) свидетельствует об относительно невысокой стабильности видового состава лишенофлоры пойменных лесов. Для сравнения (табл. 8), доля представителей V-III классов константности в каменистых лесах составила всего 23,8% (Нешатаева и др.,

2003) при практически одновидовом составе форофитов, тогда как в еловых лесах оказалась самой высокой – 48% (Нешатаева и др., 2004), не смотря на наибольшее разнообразие форофитов. На 3-4 пробных площадях (класс константности II) встречено 39 видов (25,5%). К числу наиболее редких (класс константности I) относится 68 видов (44,4%), что заметно выше доли всей группы наиболее константных видов. Это свидетельствует о высокой роли фактора случайности в формировании лишайниковых сообществ пойменных лесов и их гетерогенности. В лишайнофлоре каменноберезовых лесов доля редких видов оказалась самой высокой (53,6%), а в еловых лесах – наиболее низкой (33,7%).

Значительное общее разнообразие лишайнофлоры пойменных сообществ определяется не только разнообразием субстратов и стабильно высокой влажностью. Важную роль в обогащении лишайнофлоры играет набор доступных микроместообитаний, что связано с возрастными и биотопическими особенностями фитоценоза. На более грубой, ребристой и трещиноватой коре старых ив, тополей и чозений развиваются листоватые лишайники из родов *Collema*, *Heterodermia*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Parmelia*, *Phaeophyscia*, *Physconia*, а также ряд характерных для такого субстрата накипных видов – *Caloplaca gordejjevi*, *C. sorocarpa*, *Pachyphiale carneola*, *Rinodina* sp. и другие. На тонкой и гладкой молодой коре стволов и ветвей ивы удской и ольхи обычно можно встретить такие виды как *Arthonia radiata*, *A. ruana*, *Buellia disciformis*, *B. erubescens*, *Lecanora cateilea*, *Melanelia septentrionalis* и *Stenocybe pullatula*. На живых и мертвых тонких веточках тополя довольно распространен калициоидный гриб *Phaeocalicium flabelliforme*, а на стволах и ветвях ольхового стланика – *P. compressulum*.

В пойменных сообществах все древесные породы относятся к числу короткоживущих. Во многом по этой причине четкой связи между видовым составом и общим разнообразием лишайников и калициоидных грибов с максимальным возрастом древесных пород для ивовых и ольховых лесов выявить не удалось. В молодом (4-6 лет) чозеннике беднотравном (асс. ***Chosenietum oligoherbosum***) лишайники не обнаружены, однако в чозенниках возрастом около 50 лет (пп 33 и 674) эпифитная лишайнофлора уже вполне сформирована (28 и 44 вида). В старовозрастных же чозенниках (пп 655 и 23) более высокое разнообразие лишайников (60 и 69 видов) достигается в основном благодаря присутствию в древостое других пород (ольха, ива удская, тополь).

В то же время, интересно отметить, что многие из выявленных эпифитов относятся к числу хорошо известных и характерных обитателей коры старых лиственных деревьев, в том числе и обитателей пойм. Среди них обнаружен ряд видов-индикаторов старовозрастных лиственных древостоев. К их числу в условиях Камчатки в первую очередь следует отнести *Bacidia rubella*, *Collema furfuraceum*, *C. leptaleum*, *C. nigrescens*, *C. occultatum*, *C. subflaccidum*, *Fuscopannaria ahlneri*, *Leptogium burnetiae*, *L. teretiusculum*, *Lobaria pulmonaria*, *L. scrobiculata*, *Nephroma resupinatum*, *Pachyphiale carneola* и *Pannaria rubiginosa*. Практически все они хорошо известны как виды-индикаторы подобных местообитаний в субокеанических районах Северной Европы (Signalarter., 2000).

Систематическая структура лишайнофлоры пойменных сообществ весьма характерна. Ведущую роль в ней играют семейства *Physciaceae* Zahlbr. (22 видов,

14,4%), *Lecanoraceae* Körb. (14 видов, 9,2%), *Parmeliaceae* Zenker (14 видов, 9,2%), *Pertusariaceae* Körb. ex Körb. (13 видов, 8,5%), *Bacidiaceae* Walt. Watson (11 видов, 7,2%) и *Collemtaceae* Zenker (10 видов, 6,5%). Несколько уступают им семейства *Cladoniaceae* Zenker (8 видов, 5,2%), *Arthoniaceae* Rchb. и *Teloschistaceae* Zahlbr. (по 7 видов, 4,6%). Такой состав ведущих семейств в целом характеризует лишенофлору пойменных лесов Юго-Западной Камчатки как неморальную с некоторыми бореальными суббореальными чертами, что существенно отличает ее от типично бореальных лишенофлор камчатских камменноберезовых и еловых лесов (Нешатаева и др., 2003, 2004). Следует особо отметить сравнительно низкую долю калициоидных грибов и лишайников, в особенности – константных видов, в лишенофлоре пойм (11 видов, 7,2%; табл. 8). Состав ведущих родов также носит бореально-неморальные черты. Доминируют представители родов *Lecanora* Ach. (12 видов, 7,8%), *Cladonia* Hill ex P. Browne, *Pertusaria* DC. (по 8 видов, 5,2%), *Arthonia* Ach., *Caloplaca* Th.Fr. (по 7 видов, 4,6%), *Collema* C.A. Browne, *Peltigera* Willd., *Phaeophyscia* Moberg и *Rinodina* (Ach.) Gray (по 6 видов, 3,9%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных детальных геоботанических и флористических исследований проведен анализ видового состава и ценоотической структуры сообществ пойменных лесов юго-западной Камчатки. На 18 пробных площадях выявлено 76 видов сосудистых растений (5 видов деревьев, 7 – кустарников, 64 – многолетних трав), 102 вида мохообразных, 153 вида лишайников и калициоидных грибов. В системе эколого-фитоценоотической классификации изученные сообщества пойменных лесов отнесены к 4 формациям (чозенники, ивняки, тополевики, ольшаники) и 9 ассоциациям. Проанализированы особенности структуры и экологической приуроченности сообществ пойменных лесов.

Динамические процессы в пойменных лесах идут различными путями и темпами, в зависимости от особенностей пойменного и аллювиального режимов. В изученных районах юго-западной Камчатки, где распространены чозения и тополь, на свежем галечниковом аллювии развиваются молодые чозенники с участием тополя. Обе эти породы существуют на занимаемых ими участках поймы на протяжении одного поколения. Чозения первой выпадает из состава пойменных древостоев, и происходит смена чозении тополем. Под пологом молодых чозениевых и тополево-чозениевых древостоев развивается травяной ярус из крапивы (***Chosenietum urticosum***). По мере изреживания древесного яруса, они сменяются чозенниками шеломайниковыми (***Chosenietum filipendulosum***). После выпадения чозении из состава древостоя образуются старовозрастные тополевики шеломайниковые (***Populetum filipendulosum***). Перестойные тополевики, во втором пологе древесного яруса которых присутствовала ольха, по мере выпадения тополя сменяются редкостойными ольшаниками шеломайниковыми (***Alnetum hirsutae filipendulosum***). Возобновляясь вегетативно, ольха образует порослевые разреженные леса и редколесья. При отсутствии ольхи распадающиеся тополевые древостои сменяются монодоминантными шеломайниковыми сообществами. По мере выхода из пойменного режима, ольшаники сменяются мезофильными разнотравными лугами и камменноберезняками (на дренированных местообитаниях), либо гигрофильными осоково-вейниковыми лугами (в условиях обильного грунтового увлажнения).

В районах, где не встречаются чозения и тополь, в поймах развиваются ивняки из ивы удской с участием ольхи пушистой. В ивовых молодняках, формирующихся в прирусловой пойме на молодом аллювии, в связи с высокой сомкнутостью древесного яруса и регулярным затоплением полыми водами, преобладают беднотравные сообщества. По мере развития поймы и изреживания древостоев, беднотравные ивняки сменяются вейниковыми (*Salicetum calamagrostidosum*) и крапивными (*Salicetum urticosum*), а затем старовозрастными шеломайниковыми ивняками (*Salicetum udensis filipendulosum*) и ольшаниками (*Alnetum hirsutae filipendulosum*). Ива Шверина, активно заселяющая свежий аллювий и участвующая в формировании молодых и средневозрастных ивняков, в дальнейшем выпадает из их состава.

Пойменные леса Юго-Западной Камчатки отличаются значительным разнообразием микроместообитаний, что приводит к относительно высокому уровню видового богатства бриофлоры. На обследованных пробных площадях зарегистрировано 19 видов печеночников и 83 вида листостебельных мхов. Видовой состав лесообразующих пород пойменных лесов, по нашим наблюдениям, практически не влияет на состав и количество видов бриофитов, которые зависят в основном от возраста сообществ и особенностей поемного и аллювиального режимов. Видовой состав мохообразных наиболее разнообразен в спелых древостоях, расположенных на высоких уровнях поймы. Существенной ценотической роли в пойменных лесах Камчатки мохообразные не играют, их проективное покрытие обычно не превышает 3%. Большинство мохообразных пойменных лесов являются широко распространенными бореальными и бореально-неморальными видами. В составе бриофлоры пойменных лесов отмечено 10 видов, имеющих азиатские и азиатско-американские ареалы. Два вида, *Iwatsukiella leucotricha* и *Rauiella fujisana* являются очень редкими и рекомендованы к внесению в «Красную книгу Камчатки» (Чернядзева, 2003).



Рис. 7. Лишайник *Lobaria pulmonaria*

Для пойменных лесов Юго-Западной Камчатки характерно высокое разнообразие лишайников, незначительное разнообразие калициоидных грибов и лишайников и специфический характер лишенофлоры в целом. Лишайники и калициоидные грибы насчитывают 153 вида и по систематическому разнообразию занимают лидирующее положение среди первичных продуцентов пойменных лесов. В составе лишенофлоры абсолютно преобладают эпифитные лишайники (91,5% видов). Характерной чертой пойм является высокое систематическое разнообразие эпифитного лишайникового покрова всех представленных здесь древесных пород. В то же время лишенофлора пойменных лесов характеризуется относительно невысокой стабильностью видового состава и существенной ролью случайных факторов в его формировании. В целом, общее высокое разнообразие лишенофлоры формируется благодаря видовому разнообразию древостоев, наличию старовозрастных лесов, свойственным поймам этого района.

В ненарушенных поймах Юго-Западной Камчатки сложился комплекс условий, благоприятствующий формированию старовозрастных лиственных лесов. Об этом свидетельствует нахождение здесь, по крайней мере, 14 видов лишайников-индикаторов старовозрастных лесов. Особую ценность пойменным лесам придают редкие и нуждающиеся в охране виды лишайников, рекомендованные к включению в Красную книгу Камчатки. (Гимельбрант, Кузнецова, 2004): *Chaenotheca hispidula*, *Collema leptaleum*, *C. nigrescens*, *C. Occultatum*, *Fuscopannaria ahlneri*, *Leptogium burnetiae* и *Lobaria pulmonaria* (рис. 7), *Nephroma resupinatum*, *Pannaria rubiginosa*.

Пойменные леса являются также основным форпостом неморального элемента в лишенофлоре Камчатки и несут некоторые субокеанические черты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в определении гербарных сборов сосудистых растений к.б.н. В.В. Якубову (БПИ ДВО РАН), отдельных образцов печеночных мхов – д.б.н. А.Д. Потемкину (БИН РАН), лишайников – д.б.н. А.Н. Титову (БИН РАН), д.б.н. А.Е. Ходосовцеву (Херсонский ГУ, Украина), к.г.н. Г.П. Урбанавичусу (ПАБСИ РАН), к.б.н. С.И. Чабаненко (Сахалинский ботанический сад РАН), R. Moberg и A. Nordin (Museum of Evolution, Uppsala University, Sweden); за картографические работы – В.Е. Кириченко (Камчатская лига независимых экспертов).

Фотографии в тексте – Д.Е. Гимельбранта и В.Е. Кириченко.

Исследования проведены в рамках программы Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН и Камчатской лиги независимых экспертов по мониторингу в зоне строительства магистрального газопровода «Кшукское месторождение – г. Петропавловск-Камчатский», при поддержке Фонда Братьев Рокфеллеров, Тихоокеанского центра окружающей среды и природных ресурсов (PERC), США, (грант фонда Moore). Работа поддержана Российским Фондом Фундаментальных исследований (проект № 03-04-49593).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболин Р.И. 1929. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Виллюйской равнины // Тр. Комиссии по изучению Якутской АССР. Т. X. 372 с.

Ахтямов М.Х. 2000. Синтаксономия растительности поймы реки Амур. Автореф. дис... докт. биол. наук. Владивосток. 42 с.

Ахтямов М.Х. 2001. Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. Владивосток, Дальнаука. 138 с.

Балмасова М.А., Нешатаева В.Ю. 1994. Пойменные леса // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) / Тр. Ботанического ин-та РАН. Вып. 16. С. 77-81.

Баркалов В.Ю. 2002. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток, Дальнаука. С. 35-66.

Быков Б.А. 1965. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 3. Алма-Ата. 462 с.

Васильев В.Н. 1956. Растительность Анадырского края. М.; Л. 218 с.

Васильев В.Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. Вып. 3. С. 361-457.

Васильев Н.Г. 1963. Краткий очерк лесной растительности бассейна р. Имана // Комаровские чтения. Вып. 12. Владивосток. С. 3-25.

Васильев Н.Г. 1965. Долинные леса Приморского края и перспективы их использования // Вопросы лесной биогеоценологии / Матер. научн. конф. по изучен. лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск. С. 72-78.

Воробьев Д.П. 1937. Растительность южной части побережья Охотского моря // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. Ботан. Т. 2. С. 19-102.

Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2004. История изучения лишайников Камчатки и проблемы включения видов в Красную книгу Камчатской области // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. V научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 22-24 ноября 2004 г.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». С. 29-33.

Епова Н.А. 1962. К характеристике тополевых лесов (*Populus suaveolens* Fisch.) юго-восточного побережья озера Байкал // Изв. Вост.-Сиб. отд. Географ. об-ва СССР. Том. 60. С. 39-55.

Зархина Е.С. 1969. Топольевые леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность. С. 188-196.

Зархина Е.С. 1986. Фациальная структура дальневосточных тополельников // Проблемы рационального лесопользования на Дальнем Востоке. Хабаровск: ДальНИИЛХ. С. 31-40.

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

Кабанов Н.Е. 1937. Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. бот. Т. II. С. 273-332.

Кабанов Н.Е. 1940. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток, 1940. 211 с.

Карев Г.И. 1931. Геоботанический очерк района с. Козыревск-Ключи и участков Кирганик-Мильково и Верхнекамчатск-Шаромы // Матер. Лесообследовательской экспедиции АКО. Рукопись / Фонды Гос. архива Камчатской обл.

Кожевников Ю.П. 1974а. Флора и экологические условия района Телекайской чозениевой рощи (Центральная Чукотка) // Ботан. журн. Т. 59. № 4. С. 326-334.

Кожевников Ю.П. 1974б. Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей (Центральная Чукотка) // Ботан. журн. Т. 59. № 7. С. 782-792.

Колесников Б.П. 1937. Чозения и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. ДФ АН СССР. Сер. Ботаническая. Т. 2. С. 703-800.

Комаров В.Л. Флора полуострова Камчатка. Т. 1. Л.: Изд-во АН ССР, 1927. 339 с.; Т. 2. Л.: Изд-во АН ССР, 1929. 369 с. Т. 3. Л.: Изд-во АН ССР, 1930. С. 210.

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

Крылов А.Г. 1984. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука. 181 с.

Куминова А.В. 1936. Очерк растительности Алданского района Якутской АССР // Тр. Томского гос. ун-та. Т. 10.

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. 220 с.

Мажитова Г. Г., Синельникова Н.В. 1992. Динамика почв и растительности поймы реки Амгуэма (Восточная Чукотка) в районе предполагаемого гидростроительства // География и природные ресурсы. № 3. С. 124-132.

Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. 1989. Онтогенез *Chosenia arbutifolia* (Salicaceae) в Магаданской области // Ботан. журн. Т. 74. № 5. С. 601-613.

Мазуренко М.Т., Москалюк Т.А. 1991. Особенности экологии чозении толокнянколистной *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. (Salicaceae) // Экология. №2. С. 13-21.

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. Владивосток. С. 137-150.

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

Микулин А.Г. 1988. Высокогорные лишайники Кроноцкого государственного заповедника (Камчатка) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток. С. 149-158.

Моторина Л.В. 1956. О растительности Тымьской низменности Сахалина // Географический сборник. Вып. 8. Растительный покров Сахалина. М.; Л. С. 49-63.

Нешатаев В.Ю. 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. Т.1. № 1. С. 62-70.

Нешатаев В.Ю. – ред. 2002. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. / Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А., Добрыш А.А., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д. СПб: Государственный природный заповедник «Верхне-Тазовский». 154 с.

Нешатаева В.Ю. 2002. Растительность Южно-Камчатского заказника // Флора и растительность Южно-Камчатского заказника / Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. 3. Петропавловск-Камчатский. С. 137-232.

Нешатаева В.Ю., Кукуричкин Г.М. 2003. Редкие сообщества ольхи пушистой *Alnus hirsuta* (Betulaceae) в бассейне реки Кихчик (Западная Камчатка) // Ботан. журн. Т. 88. № 10. С. 90-99.

Нешатаева В.Ю., Фет Г.Ю. 1994. Луговая растительность // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) / Тр. Ботанического ин-та РАН. Вып. 16. С. 151-166.

Нешатаев Ю.Н., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., 1994. Принципы и методы классификации растительности Кроноцкого заповедника // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) / Тр. Ботанического ин-та РАН. Вып. 16. С. 7-12.

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: Изд-во КамчатНИРО. С. 100-123.

Нешатаева В.Ю., Чернягина О.А., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Кириченко В.Е. 2004. Коренные старовозрастные еловые леса бассейна р. Еловка, Центральная Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. IV научн. конф. Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс». С. 100-124.

Норин Б. Н. 1958. К характеристике чозениевых сообществ (*Chosenia macrolepis* ass.) на крайнем северо-западе их ареала // Ботан. журн. № 6. С. 847-850.

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

Павлов Н.В., Чижиков П.Н. 1937. Природные условия и проблемы земледелия на юге Большерецкого района Камчатки // Тр. Камчатской комплексной экспедиции 1935 г. М.-Л., СОПС АН СССР. 212 с.

Розенберг В.А., Васильев Н.Г. 1969. Леса Приморского края // Леса СССР. Т. 4. М.: Наука. С. 621-667.

Синельникова Н.В. 1995. Эколого-флористическая классификация пойменных лесов Магаданской обл. // Сибирск. эколог. журн. Вып. 4. С. 383-389.

Сочава В.Б. 1929. О пределе лесов на крайнем северо-востоке Азии // Природа. № 12. С. 1070-1072.

Сочава В.Б. 1934. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Дальневосточная. Вып. 2. С. 109-241.

Стариков Г.Ф. 1958. Леса Магаданской области. Магадан. 126 с.

Стариков Г.Ф. 1961. Леса северной части Хабаровского края. Хабаровск. 208 с.

Стариков Г.Ф., Дьяконов П.Н. 1954. Леса полуострова Камчатки. 2-е изд. Хабаровск. 152 с.

Тюлина Л.Н. 1936а. Растительность Западного побережья Камчатки. Ч. I. Леса / Камчатская экспедиция СОПС АН СССР. Рукопись // Архив Ботанического ин-та РАН. Р. I, оп. 1. № 770. 280 с.

Тюлина Л.Н. 1936б. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой // Тр. Всесоюзн. Арктического ин-та. Вып. 43. С. 4-88.

Тюлина Л.Н. 2001. Растительность Западного побережья Камчатки // Тр. Камчатского ин-та экологии и природопользования ДВО РАН. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский. 298 с.

Цымек А.А. 1950. Ольха пушистая // Сб. работ ДальНИИЛХ. Вып. 2. С. 75-80.

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

Чернядьева И.В. 2003. Редкие мхи Камчатки и вопросы их включения в «Красную Книгу Камчатки» // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. IV научн. конф. (Петропавловск-Камчатский, 18-19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 118-121.

Шага В.С. 1967. Флора и лесная растительность поймы реки Бурея. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Новосибирск. 23 с.

Шага В.С. 1968. Пойменные леса среднего течения реки Буреи // Ландшафтные, геоморфологические и биогеохимические исследования в Приамурье. М. С. 135-139.

Шамшин В.А., Казаков Н.В. 2004. Пойменные леса Камчатки // Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. 5. Петропавловск-Камчатский. С. 381-393.

Шелудякова В.А. 1943. Чозения в Якутской АССР // Ботан. журн. Т 28, № 1. С. 30-34.

Юрцев Б.А., Секретарева Н.А. 1983. Тнэквеемская чозениевая роца на севере Нижнеанадырской низменности // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука. С. 232-248.

Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 165 с.

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

Hultén E. 1927. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handligar. Ser. 3. Bd. 5. №. 1. P. 1-346.

Hultén 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.

Purvis O.W., Coppins B.J., Hawksworth D.L., James P.W., Moore D.M. 1994. The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. London: Natural History Museum Publications and the British Lichen Society. 710 p.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala. 359 p.

Signalarter. Indikatorer på skyddsvärd skog flora over kryptogamer. Skogsstyrelsen, 2000. 384 p.

Tatewaki M. 1928. On the plant communities in the middle part of the island of Urup in the Kuriles // Bot. Mag. Tokyo. Vol. 42. P. 426-436.