

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ СООБЩЕСТВ КАМЕННОБЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКИ

ECOLOGICAL-PHYTOCOENOLOGICAL CLASSIFICATION OF THE STONE BIRCH FORESTS IN THE КАМЧАТКА PENINSULA

© В. Ю. НЕШАТАЕВА
V. YU. NESHATAYEVA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. 197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2.
E-mail: val@VN1872.spb.edu

Дана геоботаническая характеристика сообществ камменноберезовых лесов из *Betula ermanii*, изученных в различных районах п-ова Камчатка. Разработана эколого-фитоценологическая классификация камменноберезняков, включающая 8 ассоциаций, 13 субассоциаций и 10 вариантов, объединенных в 5 групп ассоциаций. Проведено сравнение выделенных синтаксонов с классификационными единицами других авторов. Охарактеризованы особенности флористического состава, фитоценологической структуры, экологической приуроченности и географического распространения камменноберезовых лесов.

Ключевые слова: береза каменная, березовые леса, классификация, Камчатка
Key words: stone birch, birch forests, classification, Kamchatka

Номенклатура: Афонина, Чернядьева, 1995; Игнатов, Афонина, 1992; Микулин, 1990; Сосудистые..., 1985—1996; Якубов, Чернягина, 2004; Andreev et al., 1996.

ВВЕДЕНИЕ

Каменная береза *Betula ermanii* Cham. s. l. занимает обширный ареал, который простирается от 39° до 61° с. ш. и от 108° до 164° в. д. и охватывает северо-восточную часть Иркутской обл., юго-восточную Якутию, северную Бурятию, северо-восточный Китай, северную и центральную Японию (на юг до Японских Альп), Приморье, Приамурье, Сахалин, Курильские о-ва, Камчатку, о-в Карагинский и западное побережье Охотского моря. Леса из каменной березы распространены в приморских областях Дальнего Востока (Япония, Сахалин, южные и средние Курилы, Камчатка, Охотское побережье, Сихотэ-Алинь), отличающихся мягким и влажным климатом. В этих районах каменная береза образует самостоятельные насаждения, а также встречается в виде примеси в составе лиственничных, еловых и елово-пихтовых лесов (Воробьев, 1937; Кабанов, 1940, 1972; Васильев, 1941; Турков, Шамшин, 1963а; Агеенко, Клинцов, 1969; Watanabe, 1979; Волотовский, Чевычелов, 1991; Шамшин, 1999; Yamamoto, 2000; Баркалов, 2002; и др.).

Существующие представления о внутривидовой систематике *Betula ermanii* Cham. s. l. неоднозначны. Еще в 1942 г. В. Н. Васильев выступил с пересмотром систематического положения каменной березы, предложив рассматривать ее как группу близкородственных таксонов видового ранга. В результате критической обработки гербарного материала он пришел к выводу о необходимости выделения 5 видов каменных берез (Васильев, 1942): *B. ermanii* Cham. s. str. (Камчатка, о-в Карагинский, Командорские о-ва), *B. paraermanii* V. Vassil. (Сахалин, о-в Хоккайдо, бассейн р. Аян), *B. ulmifolia* Siebold et Zucc. (о-в Хоккайдо, север о-ва Хонсю, южные Курильские о-ва), *B. lanata* (Regel) V. Vassil. (материковая часть Дальнего Востока от Охотского моря до Байкала и от Колымы и Верхоянского хр. до п-ова Корея) и *B. velutina* V. Vassil. (южная часть побережья Охотского моря и Шантарские о-ва). Взгляды В. Н. Васильева разделяли некоторые флористы и лесоводы (Воробьев, 1968; Кабанов, 1972; и др.). В то же время целый ряд специалистов-систематиков не принял новые таксоны,

предложенные В. Н. Васильевым. Уже в 1951 г. в сводке «Деревья и кустарники СССР» из числа видов берез была исключена *B. paraermanii* и было поставлено под сомнение существование *B. velutina* (Замятин, 1951). А. К. Скворцов (Скворцов, 1974; Скворцов и др., 1977) полностью отрицает существование всех описанных В. Н. Васильевым видов камменных берез, а также *B. ulmifolia*. Им было предложено рассматривать камменные березы западной (континентальной) части ареала в качестве *B. ermanii* subsp. *lanata* (V. Vassil) A. Skvorts. Такого же мнения придерживался и В. Н. Ворошилов (1982), который различал на Дальнем Востоке два подвида камменной березы: *B. ermanii* Cham. subsp. *ermanii* (Камчатка, Курилы, Сахалин) и subsp. *lanata* (Приморье, Амур, Охотия). М. А. Шемберг (1986), изучавший экологию, географию и изменчивость камменной березы, также пришел к выводу о необоснованности признания в качестве самостоятельных видов таксонов, выделенных В. Н. Васильевым. В последней сводке по флоре российского Дальнего Востока (Сосудистые..., 1985—1996) приведены 2 вида камменных берез: *B. ermanii* Cham. и *B. lanata* (Regel) V. Vassil. Мы разделяем взгляды А. К. Скворцова (Скворцов, 1974; Скворцов и др., 1977), В. Н. Ворошилова (1982) и М. А. Шемберга (1986) и считаем, что камменная береза является единым видом, а не группой близкородственных видов.

Камменная береза — дерево второй величины, достигающее в благоприятных условиях 20—22 м выс. и 60—80 см в диам. (Елагин, 1963). По данным В. А. Шамшина (1972, 1999), на Камчатке максимальная высота камменной березы — 19.5 м (обычно — 14—16 м), максимальный диаметр — 60 см. Предельный биологический возраст камменной березы — 500 лет (Агеенко, Клинецов, 1969; Кабанов, 1972). На Камчатке ее максимальный возраст не превышает 350 лет (Шамшин, 1999). Старые березы имеют, как правило, густые раскидистые кроны. Высота прикрепления крон — 3—3.5 м.

Камменная береза относится к светолюбивым и ветроустойчивым древесным породам и является сильным эдификатором, обычно образующим одновидовые древостой. Это влаголюбивая и холодостойкая древесная порода, предпочитающая достаточно мощные, хорошо аэрируемые лесные почвы, но иногда она может произрастать и на скелетных почвах. Обычно камменная береза избегает заболоченных местообитаний и почв, подстилаемых вечной мерзлотой (Агеенко, Клинецов, 1969). Несмотря на невысокую сомкнутость древесного яруса камменноберезняков (около 0.5), он обладает сильным средообразующим воздействием. Корневая система камменной березы поверхностная, основная масса корней находится в верхних (до 50 см) горизонтах почвы, протяженность корней первого порядка около 23—25 м (Ефремов, 1969). В разновозрастных камменноберезняках хорошо выражена подземная сомкнутость разветвленных корневых систем (Кабанов, 1972).

Первые упоминания о камменноберезовых лесах Камчатки встречаются у С. П. Крашенинникова (1755), который отмечает, что «березнику хотя и довольно, однако ... по мокрым местам и ближайшим к жилью крив и неугоден» и подчеркивает, что «между европейскими и камчатскими березами сие

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

Характеристика камменноберезняков отдельных районов полуострова приведена в работах ряда авторов (Комаров, 1912, 1940; Павлов, 1936; Тюлина, 1936, 2001; Липшиц, Ливеровский, 1937; Павлов, Чижиков, 1937; Чижиков, 1951; Турков, Шамшин, 1963а; Hultén, 1974; Шамшин, 1976, 1999; Шамшин, Турков, 1989; Балмасова, 1994; Neshataeva, 2001; Нешатаева, 2002; Нешатаева и др., 2002). В. Л. Комаров (1912, 1940) подразделял горные камменноберезняки Камчатки на леса со сплошным кустарниковым подлеском и леса с высокотравным нижним ярусом, среди которого кустарники встречаются одиночно. В березняках, расположенных высоко в горах, он отмечал отсутствие высоких трав. Для восточного побережья Камчатки В. Л. Комаров особо выделял камменноберезовые криволесья (*Betuleta ventosa*) — густые заросли ветровых форм камменной березы, а для камменноберезняков западного побережья отмечал обилие полян и «проредин», вследствие чего они имеют парковый характер. Е. Hultén (1927, 1974) подразделил камменноберезовые леса Южной Камчатки на 3 ассоциации: *Betula ermanii*—*Thalictrum*—*Carex*, *Betula ermanii*—*Filipendula*—*Dryopteris* и *Betula ermanii*—*Filipendula*—*Equisetum hyemale*. Н. В. Павлов, изучавший камменноберезняки в Усть-Большерецком р-не (Западная Камчатка), считал, что здесь существует один общий тип березового леса с травянистым покровом, соответствующий одной крупной ассоциации *Betuleta herbosa*, в пределах которой он выделял группировки разнотравных (*Betula ermanii* + обильное двудольное разнотравье), высокотравных (*Betuleta altoherbosa*) и злаковых (*Betuleta graminosa*) камменноберезняков (Павлов, 1936; Павлов, Чижиков, 1937). Л. Н. Тюлина (1936, 2001) различала на западном побережье Камчатки 3 экологических ряда камменноберезовых лесов: березняки высоких древних террас и пологих холмов, приморские березняки и березняки современных речных долин. В пределах экологических рядов она выделяла 4 группы ассоциаций и 11 ассоциаций камменноберезняков. С. Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) различал в Центральной долине Камчатки 2 основные группы ассоциаций камменноберезовых лесов: горные, субальпийского характера, с кустарниковым подлеском (*Betuleta Betulae ermani fruticosa*) и леса с высоким травянистым ярусом, приуроченные к нижним частям горных склонов (*Betuleta Betulae ermani altoherbosa*). В числе последних он выделял березняки более увлажненные, в которых с высоким обилием встречаются шеломайник и хвощ. В. Г. Турков и В. А. Шамшин (1963а) выделяют на Камчатке 3 группы типов камменноберезовых лесов: камменноберезняки травяные (*Ermani-Betuleta herbosa*), камменноберезняки высокотравные (*Ermani-Betuleta altoherbosa*) и камменноберезняки

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

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

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

П-ов Камчатка представляет собой систему складчатых и вулканических среднегорных хребтов, разделенных продольными депрессиями. Основные орографические структуры полуострова — Срединный и Восточный хребты, Центральная Камчатская депрессия, Западно-Камчатская и Восточно-Камчатская низменности — ориентированы меридионально, что определяет климатическую неоднородность территории (Любимова, 1961; Камчатка..., 1974).

Климат полуострова холодный, избыточно-влажный, с холодной многоснежной зимой. Сумма активных температур более 10 °С не превышает 1200°. Средняя температура самого теплого месяца — менее 15 °С, самого холодного — от -20 до -10 °С (Кондратюк, 1974). Суммарное годовое количество осадков составляет от 350 мм в Центральной долине Камчатки до 900 мм на побережьях, а на полуостровах восточного побережья и в горных районах достигает 1200—1400 мм. Мощность снегового покрова более 50 см, в некоторых районах превышает 100 см. Во всех районах полу-

острова осадки преобладают над испарением, коэффициент увлажнения по Н. Н. Иванову (Иванов, 1959) везде превышает 1.3, только в центральных районах полуострова он понижается до 1.0. Наиболее влажный и мягкий климат на восточном побережье, для которого характерны наименее контрастные температурные условия. Зима здесь мягкая, лето прохладное и дождливое. Коэффициент увлажнения составляет от 1.5 до 2.5. Климат западного побережья более холодный, среднегодовая температура здесь ниже нуля, осадков выпадает меньше, лето короче, однако из-за высокой влажности воздуха и низких температур коэффициент увлажнения здесь выше, чем на восточном побережье. Центральная Камчатская депрессия характеризуется наиболее континентальным климатом. Летом температура воздуха поднимается здесь до +25—30 °С, зимой падает до -40°. Режим увлажнения контрастный: выражены засушливый весенний и дождливый осенний периоды. Коэффициент увлажнения составляет 1.0. Самый холодный климат характерен для северных районов полуострова. Среднегодовая температура воздуха составляет здесь -2.5 °С; вследствие низких температур и уменьшения количества осадков климатические различия между охотоморским и берингоморским побережьями заметно сглажены (Кондратюк, 1974).

Растительный покров Камчатки в целом носит бореальный характер. Отдельные районы полуострова значительно различаются по соотношению преобладающих формаций и типов растительности. Для районов Западной Камчатки характерны обширные массивы травяно-сфагновых и травяно-гипновых болот приморских равнин и водоразделов в сочетании с каменноберезовыми лесами холмистых равнин и предгорий. Горные районы Среднего хребта отличаются преобладанием сообществ кедрового и ольхового стлаников и широким распространением горных кустарниково-лишайниковых тундр. Центральная долина Камчатки характеризуется распространением северотаежных еловых и лиственничных лесов и производных от них белоберезняков и осинников на дренированных склонах и террасах, развитием пойменных тополево-чозениевых лесов и низинных болот в пойме р. Камчатки, а также травяно-сфагновых лиственничных марей. На Восточной Камчатке преобладают каменноберезовые леса, в горах — сообщества ольхового и кедрового стлаников. В окрестностях Кроноцкого оз. встречаются лиственничные редколесья, на тихоокеанском побережье, в устье р. Семьячик, находится единственная на полуострове пихтовая роща. Районы Южной Камчатки характеризуются господством каменноберезовых лесов, в горах — сообществ ольхового и кедрового стлаников и горных тундр. Крайний юг полуострова (южнее Курильского оз.) отличается господством ольхового стланика на приморских склонах и приморских тундр и травяно-сфагновых болот на равнинах. Растительность Восточного вулканического плато и Ключевской группы вулканов значительно нарушена и представлена разновозрастными серийными сообществами вулканических плато, шлаковых и лавовых полей, молодых морен современных ледников.

Каменноберезовые леса — наиболее широко распространенная лесная формация Камчатки.

Они занимают 3657.7 тыс. га, что составляет 52 % лесопокрытой площади полуострова, при этом на спелые и перестойные древостои приходится 3429.8 тыс. га (Кабанов, 1969). Каменноберезняки встречаются на террасах речных долин, холмах, предгорных шлейфах, моренных грядах, а также образуют хорошо выраженный высотный пояс в горах. Сообщества каменноберезовых лесов Камчатки имеют важное противоэрозионное значение, так как они зачастую произрастают на крутых горных склонах, где частые дожди и обильные талые воды могут привести к смыву мелкозема легких вулканических почв. Лесохозяйственное значение каменноберезняков невелико из-за довольно низкого качества древесины, однако они являются важными охотничьими угодьями — местами обитания ценных промысловых животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые исследования проводили в 1976—1978, 1984—1986, 1990, 1991 и 2001—2003 гг. в составе геоботанических отрядов Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, кафедры геоботаники Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ) и Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Материал был собран в различных районах Камчатки: в Центральной долине Камчатки (пос. Ключи, Харчинский хр., вулкан Швелуч), Средним хр. (пос. Эссо), на Восточной Камчатке (Кроноцкий заповедник, окрестности города Елизово), Южной Камчатке (Южно-Камчатский заказник, бухты Вестник и Ходутка, бассейны рек Озерная, Паратунка, Банная, Сарайная), Западной Камчатке (бассейны рек Быстрая, Начилова, Левый Кихчик, Покунка), на северо-западе полуострова (пос. Тигиль) и северо-востоке (пос. Оссо, о-в Карагинский). Всего выполнено около 400 геоботанических описаний каменноберезняков.

При изучении растительности каменноберезовых лесов применяли маршрутные методы исследования. Растительность обширных, ранее не изученных территорий обследовали рекогносцировочно-маршрутными методами. При описании растительности на ключевых участках проводили детально-маршрутные исследования, в которых, наряду с глазомерным описанием фитоценозов, использовали инструментальные методы таксации древостоев (Методы..., 2002). Для описания лесных сообществ закладывали пробные площади 400 м² (20×20 м), которые привязывали по топографической карте или с помощью персонального навигатора GPS. Размещение закладываемых пробных площадей на местности производили методом опорных геоботанических профилей. Профиль разбивали на пикеты с регулярным шагом в 100 или 200 м. В точках пикетов определяли положение в рельефе, высоту над уровнем моря (в метрах), экспозицию и крутизну склона (в градусах). На пробных площадях проводили детальный учет флористического состава фитоценоза по ярусам, пересчет деревьев и кустарников. Для древесного яруса указывали диаметр и сомкнутость крон, средние и максимальные диаметр и высоту стволов деревьев, средний и максимальный возраст, количество стволов и полноту для каждого элемента леса. Количе-

ство подроста и всходов учитывали на всей пробной площади в целом, с последующим пересчетом на гектар. Отмечали общую сомкнутость полога подлеска, видовой состав образующих его пород, проективное покрытие, максимальную и господствующую высоту каждого вида. При описании травяно-кустарничкового яруса оценивали его суммарное проективное покрытие, отмечали особенности сложения, сезонный аспект, вертикальную и горизонтальную структуру, высоту и сложение каждого подъяруса. Выявляли полный флористический состав травяно-кустарничкового яруса, определяли проективное покрытие (в процентах), среднюю высоту, фенофазу и жизненность каждого вида. Определение проективного покрытия производили глазомерно. При характеристике мохово-лишайникового яруса указывали его общее покрытие в процентах, соотношение мхов и лишайников, их видовой состав, проективное покрытие, характер произрастания и распределения для каждого вида. В наиболее типичных местообитаниях на пробных площадях закладывали почвенные разрезы и выполняли морфологические описания почв.

Нами разработана единая эколого-фитоценотическая классификация каменноберезовых лесов п-ова Камчатки. В соответствии с рекомендациями III Всесоюзного совещания по классификации растительности (Резолюция..., 1972), мы принимаем концепцию крупных, экологически обособленных ассоциаций. При выделении ассоциаций мы учитывали флористический состав фитоценозов, соотношение эколого-фитоценологических групп видов и доминантов, особенности структуры сообществ в связи с условиями местообитания, а также принимали во внимание фитоценотическую и географическую замещаемость видов. К одной ассоциации мы относим фитоценозы сходного состава и структуры, отражающей сходство взаимоотношений между растениями в сходных условиях местообитания. Основанием для объединения сообществ в одну ассоциацию является общность видового состава доминантов и характерного ядра сопряженных видов, встречающихся в фитоценозах данной ассоциации. В пределах ассоциаций выделяли субассоциации по составу доминирующих видов и особенностям флористического состава сообществ, отражающим экологическое своеобразие фитоценозов.

При камеральной обработке материала применяли метод табличного анализа геоботанических описаний (Нешатаев Ю., 1987). Диагностические признаки ассоциации устанавливали сравнительным изучением нескольких (не менее 5) сходных фитоценозов путем их сопоставления в сводной таблице геоботанических описаний. С помощью табличного анализа определяли общее количество видов в ассоциации, характеризующее ее флористическую насыщенность, степень флористической однородности ассоциации, устанавливали константности видов. Константности вида определяли по количеству фитоценозов, в которых встречен этот вид, и выражали в процентах от общего количества описаний, отнесенных к данной ассоциации. Использовали 5 классов константности (I — 1—20 %, II — 21—40 %, III — 41—60 %, IV — 61—80 %, V — 81—100 %). Анализируя количество и состав доминирующих видов подчиненных яру-

сов, устанавливали особенности сложения и структуры сообществ ассоциации.

Номенклатуру синтаксонов принимали в соответствии с рекомендациями Проекта Всероссийского Кодекса фитоценотической номенклатуры (Нешатаев, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности ценогической структуры каменноберезняков

Для коренных старовозрастных каменноберезовых лесов Камчатки характерен абсолютно разновозрастный древостой. Средний возраст каменной березы достигает 200—250 лет, отмечены отдельные старые деревья возраста 300—350 лет. Сомкнутость крон значительно варьирует — от 0.3 до 0.9 (средняя сомкнутость — 0.5), в образовавшихся после выпадения старых берез «окнах» произрастают деревья возраста около 100—150 лет. Средняя высота берез — 12 м, максимальная — 14 м. Средний диаметр стволов составляет 28 см, максимальный — 67 см. Количество деревьев на пробной площади в среднем 14 экз., что составляет около 350 экз./га. Наши данные подтверждают выводы В. Г. Туркова и В. А. Шамшина (1963а) о том, что ненарушенные каменноберезовые древостои обычно образованы довольно небольшим количеством деревьев: около 250—350 стволов на 1 га, максимальное количество стволов — до 500 экз./га. Из других древесных пород в каменноберезовых сообществах иногда единично встречается ива (*Salix caprea* subsp. *hultenii*), высота которой не превышает 7 м, диаметр — 11—12 см.

Возобновление древостоя в старовозрастных каменноберезняках, как правило, довольно незначительное. Подрост представлен немногочисленными одиночными экземплярами, реже — небольшими группами в «окнах». Обычно подрост и возобновление приурочены к валежу. Препятствием для успешного возобновления березы является густой травостой. Однако для постепенного обновления древостоя в ходе его естественного распада достаточно небольшого количества благонадежного подроста (около 250—500 экз./га). Поэтому большинство старовозрастных каменноберезняков все же обеспечены достаточным возобновлением. По данным В. Г. Туркова и В. А. Шамшина (1963а), исключение составляют сообщества высокотравных каменноберезняков, где доля подроста составляет всего 20—37 % от общего количества взрослых берез, что является недостаточным для постепенного пополнения древостоя. Подрост может существовать под пологом материнского древостоя до возраста 50—60 лет, при этом его рост идет крайне медленно. При распаде верхнего полога древостоя прирост подроста значительно улучшается (Турков, Шамшин, 1963а).

Подлесок со средней сомкнутостью 0.1—0.2 обычно образован рябиной (*Sorbus sambucifolia*), жимолостью (*Lonicera caerulea* subsp. *edulis*, *L. chamissoi*) и шиповником (*Rosa amblyotis*), реже — спиреей (*Spiraea beauverdiana*) и волчьим лыком (*Daphne kamtschatica*). Всего в составе подлеска кустарниково-разнотравных каменноберезняков отмечено 7 видов кустарников. В низкотравных ка-

менноберезняках в подлеске часто встречается кедровый стланик. В сообществах высокотравных каменноберезняков подлесок зачастую отсутствует, либо очень разрежен, его сомкнутость не превышает 0.1. В низкотравно-кедровостланиковых каменноберезняках, наоборот, подлесок довольно густой, его сомкнутость достигает 0.5.

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

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

В результате проведенных исследований в старовозрастных каменноберезовых лесах юго-западной Камчатки на 10 пробных площадях нами отмечено 69 видов и 1 разновидность листостебельных и печеночных мхов. С наибольшим постоянством (константность V) встречаются *Brachythecium reflexum*, *Hypnum pallescens*, *Sanionia uncinata*, обнаруженные практически на всех пробных площадях. Константны (класс IV) *Brachythecium starkei*, *Dicranum fragilifolium*, *D. fuscescens*, *Orthodicranum montanum*. Часто встречаются также (класс III) *Brachythecium salebrosum*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum majus*, *Hypnum plicatulum*, *Orthotrichum sordidum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisiella subcircinata*, *Ulota drummondii* (Нешатаева и др., 2002, 2003). В высокотравных, кустарниковых и кустарниково-разнотравных каменноберезовых лесах сомкнутый травяной ярус препятствует развитию мохообразных. Поэтому моховой ярус крайне разрежен (покрытие до 1 %). На почве и опаде единично отмечены *Brachythecium reflexum*, *B. salebrosum*, *B. starkei*, *Dicranum majus*, *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium medium*. Лишь в сообществах низкотравных и кедровостланиковых каменноберезняков, где проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса не превышает 80 %, моховой ярус становится ценогически значимым и его покрытие достигает 10 %. В таких сообществах на почве наиболее обильны *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Pleu-*

roziium schreberi, *Pleuroziopsis ruthenica*, *Rhytidiadelphus squarrosus*. В основном, мхи в каменноберезняках произрастают на валеже, пнях, при основании стволов и в их прикомлевой части. На приствольных повышениях и в прикомлевой части стволов формируется характерный комплекс мохообразных, наиболее обильны *Brachythecium reflexum*, *Dicranum fragilifolium*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*. Константны, но менее обильны, *Brachythecium starkei*, *Callicladium haldanianum*, *Dicranum majus*, *Hypnum pallescens*, *H. plicatum*, *Orthodicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*. Старовозрастные каменноберезняки характеризуются богатой эпифитной бриофлорой. Отслаивающаяся кора старых берез с обилием трещин и микронис, где скапливаются влага и органический субстрат, способствует поселению и развитию мохообразных. В нижней части стволов берез (на высоте до 1—1.5 м) встречаются, *Brachythecium reflexum*, *Hypnum pallescens*, *Orthodicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, суммарное покрытие которых достигает 50—70 %, выше по стволу покрытие резко уменьшается и на высоте 2—3 м не превышает 5—15 %. На стволах старых берез в расщелинах коры отмечены *Frullania bolanderi*, *Orthotrichum sordidum*, *Platygium repens*, *Pylaisiella subcircinata*, *Ulota drummondii*, *U. crispa*. На валеже наиболее обильны *Brachythecium reflexum*, *B. starkei*, *B. salebrosum*, *Dicranum fragilifolium*, *Sanionia uncinata*. Характерным, но не обильным видом на гнилой древесине является *Ceratodon purpureus* (Нешатаева и др., 2002, 2003).

Всего в старовозрастных каменноберезняках юго-западной Камчатки на 10 пробных площадях обнаружен 151 вид лишайников и калициоидных грибов. На одной пробной площади отмечено от 31 до 78 видов лишайников. Среди них к числу видов, характерных для старовозрастных лесов, относятся *Chaenotheca phaeocephala*, *Chaenothecopsis nana*, *Sclerophora coniothecae* и *Sphinctrina turbinata* (Нешатаева и др., 2002, 2003). На стволах, ветвях и валеже берез, в условиях повышенного затенения и влажности, на основаниях стволов, на чешуях коры и в углублениях ее поверхности отмечены калициоидные лишайники и грибы *Chaenotheca furfuracea*, *C. phaeocephala*, *Chaenothecopsis nana*, *Sclerophora coniothecae*, а также паразитирующий на слоевищах лишайников из рода *Pertusaria* калициоидный гриб *Sphinctrina turbinata*. На коре берез наиболее обычными являются *Bryoria simplicior*, *Cladonia ochrochlora*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora symmicta*, *Parmelia squarrosa*, *P. sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Vulpicida pinastri*, обнаруженные на всех пробных площадях. Также отмечены *Lobaria scrobiculata*, *Mycoblastus alpinus* и др. Молодые стволы и ветви берез являются местообитанием для таких пионерных лишайников грибов, как *Arthopyrenia punctiformis* и *Phaeocalicium betulinum*. На замшелом березовом валеже встречаются виды родов *Cladonia*, *Cladonia*, *Leptogium*, *Nephroma*, *Peltigera* и *Lobaria scrobiculata* (Нешатаева и др., 2002, 2003).

Сообществам старовозрастных каменноберезняков свойственна хорошо выраженная парцеллярная структура, связанная с различным световым режимом под кронами берез и в межкрупных пространствах. Обычно выражены 3 парцеллы, заметно различающиеся по видовому составу и эколо-

го-ценотическим характеристикам: приствольная, подкрупная и межкрупная. В приствольных, наиболее затененных участках травостой разрежен, преобладают теневыносливые виды таежного низкотравья (*Galium kamtschaticum*, *Maianthemum dilatatum*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europaea*), осоки (*Carex pallida*, *C. falcata*), отмечен *Calamagrostis langsdorffii*.

Близ стволов берез и на приствольных повышениях встречается жимолость съедобная (*Lonicera caerulea* subsp. *edulis*). Под кронами берез обычны кустарники (*Lonicera chamissoi*, *Rosa amblyotis*), папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*), злаки (*Calamagrostis langsdorffii*, *Milium effusum*, *Trisetum sibiricum*), теневыносливые травы (*Allium ochotense*, *Dactylorhiza aristata*, *Platanthera ditmariana*, *Trillium camtschaticense*, *Viola selkirkii*, *V. biflora* и др.). На осветленных межкрупных прогалинах преобладают виды высокотравья (*Angelica ursina*, *Aconitum fischeri*, *A. maximum*, *Cimicifuga simplex*, *Cirsium kamtschaticum*, *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*), а также луговые мезофиты (*Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Thalictrum minus* и др.). Из кустарников на освещенных прогалинах в южных районах полуострова иногда встречается волчье лыко *Daphne kamtschatica*.

Эколого-фитоценотическая классификация каменноберезняков

По результатам наших исследований, синтаксономическое разнообразие каменноберезовых лесов в изученных районах Камчатки представлено 5 группами ассоциаций, 8 ассоциациями, 13 субассоциациями и 10 вариантами.

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

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются сомкнутым травяным ярусом (покрытие 90—100 %) 1.5—2 м выс., образованным видами камчатского крупнотравья *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Angelica ursina*, *Heracleum lanatum*.

Синтаксономия. Группа ассоциаций по объему соответствует «группировке» ***Betuleta altoherbosa*** Н. В. Павлова (Павлов, 1936; Павлов, Чижиков, 1937), группе ассоциаций ***Betuleta Betulae Ermani altoherbosa*** С. Ю. Липшица и Ливеровского (1937), «березовым лесам с высоким травяным ярусом» В. Л. Комарова (1940), группе ассоциаций ***Betuleta ermanii althiherbosa*** М. А. Балмасовой (1994). В пределах группы наиболее широко распространенной ассоциацией является каменноберезняк высокотравный. Hultén (1927, 1974) выделяет на Южной Камчатке 2 высокотравные ассоциации каменноберезовых лесов: «***Betula ermanii* — *Filipendula (camtschatica)* — *Dryopteris (linnaeana)* ass.**» с преобладанием в травяном ярусе *Filipendula camtschatica*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Cirsium kamtschaticum*, *Chamerion angustifolium* и «***Betula ermanii* — *Filipendula (camtschatica)* — *Equisetum hyemale* ass.**» с преобладанием *Filipendula camtschatica* и *Equisetum hyemale*; последняя приурочена к более влажным местообитаниям и имеет ограниченное распространение. М. А. Балмасова (1994) для Кроноцкого заповедника в пределах группы выделяет 3 экологически близких ассоциации: ***Be-***

ПРОДРОМУС СИНТАКСОНОВ КАМЕННОБЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ КАМЧАТКИ

Формация *Betuleta ermanii* (Комаров, 1927)

- Группа ассоциаций 1. *Betuleta ermanii altiherbosa* (Липшиц, Ливеровский, 1937)
 Асс. 1. *Betuletum ermanii filipendulosum camtschaticae* (Липшиц, Ливеровский, 1937)
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *maianthemosum* subass. nov.
 Субасс. *calamagrostidosum* subass. nov.
 Субасс. *gymnocarpiosum* subass. nov.
- Группа ассоциаций 2. *Betuleta ermanii varioherbosa* (Павлов, Чижиков, 1937)
 Асс. 2. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* (Павлов, Чижиков, 1937)
 Субасс. *typicum*
 Вар. *typicum*
 Вар. *cyripediosum*
 Вар. *angelicosum ursinae*
 Субасс. *artemisiosum arcticae* subass. nov.
- Асс. 3. *Betuletum ermanii calamagrostidosum* (Павлов, Чижиков, 1937)
 Субасс. *typicum*
 Вар. *typicum*
 Вар. *trisetosum sibirici*
 Вар. *spiraeosum beauverdianae*
 Субасс. *dryopteridosum* subass. nov.
 Субасс. *rhododendrosum* subass. nov.
 Субасс. *saxatilis* subass. nov.
 Субасс. *lysichitosum* subass. nov.
- Группа ассоциаций 3. *Betuleta ermanii nanoherbosa* (Тюлина, 2001)
 Асс. 4. *Betuletum ermanii cornoso-maianthemosum* (Тюлина, 2001)
 Вар. *typicum*
 Вар. *phegopteridosum*
- Группа ассоциаций 4. *Betuleta ermanii fruticosa* (Липшиц, Ливеровский, 1937)
 Асс. 5. *Betuletum ermanii sorbosum sambucifoliae* (Балмасова, 1994)
 Асс. 6. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae* (Елагин, 1963)
 Асс. 7. *Betuletum ermanii pumilae pinosum* (Кабанов, 1940)
- Группа ассоциаций 5. *Betuleta ermanii fruticulosa* (Балмасова, 1994)
 Асс. 8. *Betuletum ermanii empetroso-vaccinosum* (Балмасова, 1994)
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *salicosum arcticae* subass. nov.
 Вар. *typicum*
 Вар. *rhododendrosum*

tuletum ermanii filipendulosum, *Betuletum ermanii senecionosum*, *Betuletum ermanii filipenduloso-senecionosum*, различающиеся лишь по преобладанию в травяном ярусе того или иного вида камчатского крупнотравья.

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

Асс. 1. *Betuletum ermanii filipendulosum camtschaticae* — камменноберезняк шеломайниковый (табл. 1).

Древостой разновозрастный, средняя высота стволов — 12—14 м, диаметр — 30—40 (до 70) см. Сомкнутость крон в высокотравных березняках непостоянная — от 0.5 до 0.7; много прогалин, на которых обычно группируется подрост. Покрытие кустарникового яруса невелико (до 10—20 %),

встречаются *Alnus kamtschatica*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Sorbus sambucifolia*.

Травяной покров сомкнутый (покрытие 95—100 %), высокий (1.5—2.0 м). 1-й подъярус образуют *Filipendula camtschatica*, *Angelica ursina* и *Senecio cannabifolius* с примесью видов высокотравья (*Artemisia opulenta*, *Cimicifuga simplex*, *Thalictrum minus* и др.). Из злаков отмечены *Calamagrostis langsdorffii*, *Milium effusum*, *Trisetum sibiricum*. Во 2-м подъярусе (50 см выс.) довольно обычен *Equisetum hyemale*, встречаются *Allium ochotense*, *Trillium camtschaticense* и др. В 3-м подъярусе (менее 20 см) встречаются *Galium kamtschaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea* и др. В составе сообществ отмечено от 20 до 36 видов сосудистых растений. Моховой ярус крайне разрежен, единично отмечены *Brachythecium salebrosum*, *B. reflexum*, *B. starkei*, *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium acutum*, *Rhodobryum roseum*, *Sanionia uncinata* и др.

Сообщества ассоциации широко распространены в восточных и южных районах Камчатки, встречаясь небольшими по площади контурами. Они нередко чередуются с шеломайниковыми полянами и кустарниково-разнотравными камменноберезняками. Сообщества ассоциации обычно приурочены к плоским вершинам коренных берегов рек и террасовидным участкам на склонах, занимают

достаточно увлажненные, но хорошо дренированные местообитания в центральных частях водоразделов, на пологих склонах холмов и речных долин.

В пределах ассоциации мы различаем 4 субассоциации.

Субасс. **typicum** — диагностические признаки совпадают с признаками ассоциации.

Субасс. **maianthemosum** — каменноберезняк майниково-шеломайниковый. Сообщества субассоциации характеризуются развитым подлеском, хорошо выраженным 3-м подъярусом травяного яруса, образованным *Maianthemum dilatatum* с участием *Phegopteris connectilis* и *Trientalis europaea*, а также постоянным присутствием во 2-м подъярусе *Dryopteris expansa*, *Trisetum sibiricum*, видов мезофильного разнотравья (*Allium ochotense*, *Equisetum arvense*, *Pedicularis resupinata*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др.) и осок *Carex pallida*, *C. longirostrata*. По особенностям флористического состава и экологической приуроченности эта субассоциация является переходной к группе ассоциаций разнотравных каменноберезняков.

Субасс. **calamagrostidosum** — каменноберезняк вейниково-шеломайниковый. Для сообществ субассоциации характерно значительное покрытие *Calamagrostis langsdorffii*, высокое постоянство и обилие *Athyrium filix-femina*, *Cacalia kamtschatica*, *Viola biflora*. Сообщества субассоциации по флористическому составу и особенностям распространения являются переходными к сообществам вейниковых каменноберезняков. Встречаются на плоских вершинах водоразделов в северных районах полуострова, на высотах до 250—300 м над ур. м.

Субасс. **gymnocarpiosum** — каменноберезняк голокучниково-шеломайниковый. Отличается высоким обилием в 3-м подъярусе *Gymnocarpium dryopteris* (25—30 %) и высоким постоянством *Angelica ursina*, *A. genuflexa*, *Cimicifuga simplex*. Отмечены также *Urtica platyphylla* и *Equisetum hyemale*. Сообщества субассоциации встречаются в районах Западной и Юго-Западной Камчатки. Приурочены к местообитаниям с обильным проточным увлажнением, встречаются в долинах ручьев.

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

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются хорошо развитым травяным ярусом (покрытие 70—80 %), образованным лесными и луговыми мезофитами, и высоким флористическим разнообразием. В подлеске (сомкнутость 0.1—0.2) встречаются *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*, *Sorbus sambucifolia*. В травяном ярусе выражены 2—3 подъяруса. В 1-м подъярусе (90—100 см выс.) обильны *Aconitum maximum*, *Artemisia opulenta*, *Aruncus dioicus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Cirsium kamtschaticum*, *Geranium erianthum*, *Thalictrum minus*. Встречаются *Chamerion angustifolium*, *Trisetum sibiricum*, *Trollius riederianus*, *Saussurea riederi*, *Solidago spiraeifolia*, *Veratrum oxysepalum* и др. Во 2-м подъярусе (20—25 см) обилие *Maianthemum dilatatum*, встречаются *Fritillaria camschatcensis*, *Galium kamtschaticum*, *Lilium debile*, *Moehringia lateriflora*, *Pedicularis resupinata*, *Trientalis europaea*, *Trillium camschatcense*, *Viola selkirkii* и др. Моховой ярус не выражен.

Синтаксономия. Hulten (1927, 1974) на Южной Камчатке описал ассоциацию под назва-

нием «*Betula ermanii*—*Thalictrum minus*—*Carex ass.*» с доминированием *Thalictrum minus* и *Carex longirostrata* и высоким обилием *Artemisia opulenta*, *Carex pallida*, *Saussurea riederi*. Эта ассоциация также отнесена нами к группе ассоциаций каменноберезняков разнотравных.

Синэкология. Разнотравные каменноберезняки обычно занимают хорошо дренированные среднегорные местообитания. В районах активного современного вулканизма сообщества группы приурочены к модергумусным слоисто-пепловым песчаным почвам на вулканических отложениях (Neshataeva, 2001; Нешатаева, 2002). Располагаясь в оптимальных для произрастания каменной березы местообитаниях, разнотравные каменноберезняки характеризуются довольно высокой производительностью древостоев, которая составляет более 200 м³/га, в то время как их бонитет обычно не превышает IV класса (Ефремов, 1969).

Асс. 2. **Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum** — каменноберезняк кустарниково-разнотравный (табл. 2).

Сомкнутость древостоя 0.6—0.7. Средняя высота березы — 14 м, господствующий диаметр ствола — 24 см, максимальный — 38 см. Подрост березы (до 1 тыс. шт./га) высотой 2—3 м встречается на прогалинах. Подлесок сомкнутостью 0.1—0.2 образован преимущественно *Sorbus sambucifolia* и *Lonicera chamissoi*. Также встречаются *Daphne kamtschatica*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*.

Травяной ярус (85—90 %) подразделяется на 2 подъяруса. С высокой константностью и значительным обилием встречаются виды разнотравья. Из них в 1-м подъярусе (50—70 см выс.) наиболее характерны и обильны *Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Solidago spiraeifolia*, *Thalictrum minus*, встречаются *Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Dactylorhiza aristata*, *Lilium debile*, злаки (*Calamagrostis langsdorffii*, *Milium effusum*, *Trisetum sibiricum*), папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*) и др. Во 2-м подъярусе (20 см выс.) обильны *Carex pallida*, *C. longirostrata*, *Maianthemum dilatatum*; встречаются *Lycopodium annotinum*, *Phegopteris connectilis*, *Trientalis europaea*, *Viola selkirkii* и др. В составе сообществ ассоциации отмечено до 47 видов сосудистых растений на пробную площадь, в среднем 40—43 вида. Из числа редких и охраняемых видов в кустарниково-разнотравных каменноберезняках часто встречаются орхидные: *Cypripedium yatabeanum*, *Dactylorhiza aristata*, *Platanthera ditmariana*, *P. convallariifolia*, *P. camtschatica*.

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

Сообщества ассоциации приурочены к хорошо дренированным местообитаниям — встречаются на склонах гор, на предгорных шлейфах, вершинах моренных гряд. В составе ассоциации мы выделяем 2 субассоциации и 3 варианта.

Субасс. **typicum** — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации; она подразделена на 3 варианта.

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

Таблица 1

Субассоциация	туризм										maianthemum			salicaria-destum			gymnogeranium			C	
	45	45	110	170	145	70	245	675	45	157	125	20	47	25	30	250	295	295	310		375
Высота над ур. м., м	ЮЗ	СВ	Ю	ЮВ	В	СВ	ЮЗ	ЮВ	ЮВ	ЮЗ	ЮВ	ровно	СВ	ЮВ	ЮВ	ЮВ	В	Ю	Ю	ЮЗ	
Экспозиция склона	5	10	10	10	5	5	5	15	15	15	10	0	10	10	10	5	5	10	5	5	
Крутизна склона, град	58	61	68	83	911	941	101	64	73	84	94	71	62	53	54	95	96	646	644	638	
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Древесный ярус:																					
сожгутость	0.3	0.4	0.4	0.3	0.3	0.6	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5	0.3	0.6	0.5	0.3	0.3	0.5	0.5	0.6	
<i>Betula ermani</i>	275	250	500	375	700	1075	275	225	604	575	425	750	450	1150	575	225	225	250	300	350	
Плотность, экз./га	12	40	15	30	25	20	15	30	15	15	15	25	18	20	24	35	30	40	35	30	
Диаметр ствола, см	35	70	70	50	35	25	35	48	55	23	60	80	60	50	36	50	50	70	60	60	
Высота стволы, м	12	8	10	12	12	10	12	12	9	9	8	10	12	10	8	11	12	12	12	12	
средняя	16	16	12	14	15	12	15	14	16	12	15	15	14	11	11	12	14	15	14	14	
максимальная																					
Кустарниковый ярус:																					
сожгутость	+	0.3	0.1	+	0.1	-	0.3	0.1	0.2	+	+	0.1	0.2	0.2	0.2	+	+	-	<0.1	<0.1	
<i>Sorbus sambucifolia</i>	1	3	+	+	1	-	4	3	-	+	+	2	3	3	3	+	+	-	1	-	
<i>Lonicera caerulea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2	-	-	-	-	1	
<i>Rosa amblyotis</i>	+	2	+	-	-	-	-	-	2	-	-	1	+	1	2	-	-	-	-	-	
<i>Lonicera chamaecris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	2	1	-	-	-	-	1	
Травяной ярус:																					
процентное покрытие, %	90	95	85	95	85	85	95	90	90	80	80	80	90	80	90	80	80	100	95	100	
средняя высота, см	130	150	160	200	190	180	170	180	150	160	170	150	130	100	120	120	130	190	150	180	
<i>Filipendula kamtschatica</i>	4	4	3	4	5	5	5	4	3	3	4	3	3	4	4	3	2	6	4	5	
<i>Senecio cannabifolius</i>	3	3	4	2	2	3	2	3	2	3	3	2	2	2	2	2	2	2	3	2	
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	1	2	1	2	+	3	2	2	2	2	2	2	2	2	+	3	3	2	2	2	
<i>Chamerion angustifolium</i>	1	3	1	2	-	-	-	1	2	-	2	3	1	2	2	1	-	1	1	1	
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	1	1	2	2	1	1	2	2	2	80	90	80	90	80	80	100	95	100	
<i>Artemisia opulenta</i>	1	-	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	3	2	2	1	2	1	
<i>Geranium erianthum</i>	1	1	1	2	+	+	-	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	-	3	2	
<i>Veratrum oxysepalum</i>	1	1	-	1	-	1	-	-	1	1	1	2	1	2	2	1	2	-	1	1	
<i>Aruncus dioicus</i>	1	1	+	1	2	2	2	1	2	2	2	-	2	1	2	2	2	-	1	1	
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	1	1	1	+	3	3	1	1	1	1	2	2	1	2	1	2	2	1	1	1	
<i>Allium ochotense</i>	1	2	1	2	1	1	2	1	1	2	2	2	1	3	3	2	2	1	2	1	
<i>Maianthemum dilatatum</i>	2	2	1	2	2	3	2	2	2	2	1	3	3	4	4	2	2	1	3	3	
<i>Trentalis europaea</i>	2	1	1	1	+	1	-	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	-	1	1	
<i>Phegopteris connectilis</i>	1	2	1	2	1	-	1	1	1	1	2	2	2	2	3	2	2	-	-	-	
<i>Saussurea pseudo-filicis</i>	1	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	2	1	2	2	1	1	-	-	-	
<i>Lilium de-bile</i>	1	1	-	1	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	

<i>Athyrium filix-femina</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	IV
<i>Cacalia kamtschatica</i>	1	+	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	III
<i>Viola biflora</i>	1	+	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	III
<i>Trillium camtschaticense</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III
<i>Aconitum fisheri</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II
<i>Galium kamtschaticum</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III
<i>Heracleum lanatum</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III
<i>Equisetum arvense</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	III
<i>Dryopteris expansa</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II
<i>Circaea alpina</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I
<i>Stellaria fenzlii</i>	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	II
<i>Pedicularis resupinata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II
<i>Carex pallida</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II
<i>C. longirostrata</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II
<i>Trisetum sibiricum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	II
<i>Iris setosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I
<i>Milium effusum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	II
<i>Equisetum hyemale</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	II
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I
<i>Angelica ursina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I
<i>Siumfiga simplex</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I
<i>Angelica genuflexa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I
<i>Urtica plarurphylla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I
Мохово-лишайниковый ярус.																										
проектное покрытие, %	<5	+	10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>Brachythecium rufellum</i>	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>Hypnum pallescens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	IV
<i>Brachythecium starki</i>	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>B. salebrosum</i>	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>Hypnum plicatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>Dicranum fragilifolium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III
<i>D. fuscens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II
<i>Fritillidium pulcherrimum</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III

П р и м е ч а н и е. Проективное покрытие видов приведено в баллах по шкале Ю. Н. Нешатаева (1987): 6 — более 75 %, 5 — 50—75 %, 4 — 25—50 %, 3 — 10—25 %, 2 — 5—10 %, 1 — 1—5 %, + — менее 1 %.

Диагностические блоки видов выделены серым цветом.

Единично встречены: *Acetosa lapponica* 20 (+); *Agrostis clavata* 8 (1); *Alnus kamtschatica* 17 (+); *Cardaminopsis lyrata* 3 (1), 16 (1); *Chamaerichlymenum suecicum* 14 (+); *Cyripedium yutaveanum* 1 (+); *Galium triflorum* 19 (+); *Impatiens noli-tangere* 1 (+); *Luzula rufescens* var. *macrocarpa* 1 (1), 8 (2); *Lysichiton camtschaticense* 19 (1); *Poa platyantha* 16 (1); *Platanthera dimartiana* 11 (+), 16 (+); *Rubus arcticus* 1 (+), 14 (1); *Solidago spiraeifolia* 9 (1), 17 (1); *Streptopus amplexifolius* 19 (1); *Trollius riederianus* 20 (+); *Viola eippsiloides* 1 (1).

Ассоциация *Betuletum ermanii varioherbosum*

Субассоциация	уровень														среднеассоциат. уровень					C						
	турсит				урисит				аргелло-слуп. уривит						супраассоциат											
Вид раст.	75	398	250	193	40	80	90	140	43	480	500	480	480	180	150	140	275	460	460	520	530	543	537	93	272	
Высота над ур., м	Ю Ю3	Ю3	Ю3	Ю3	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	Ю Ю	
Экспозиция склона	6	7	46	0	5	20	10	7	0	0	0	0	0	10	0	2	0	2	3	2	2	2	2	5	0	5
Крутизна склона, град	11-40	15-96	931	943	56	63	70	87	55	745	827	822	797	447	653	476	643	1658	1657	2161	2332	2313	2314	1346	1328	
Номер описания авторский табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Древесный ярус:	0.3	0.3	0.2	0.2	0.5	0.5	0.6	0.3	0.6	0.4	0.4	0.4	0.5	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.5	0.3	0.5	0.6	0.6	0.4	0.2	
Сомкнутость	900	675	550	650	900	375	500	450	750	750	875	750	900	750	650	475	350	475	400	675	350	300	475	675	675	
<i>Betula ermanii</i> , экз./га	
<i>Salix caprea</i>	
<i>Stachys chlorosarca</i>	
Кустарниковый ярус:	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.2	0.1	0.1	0.1	0.3	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	
Сомкнутость	1	1	3	3	.	.	.	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Sorbus ambucifolia</i>	1	+	2	2	1	3	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Rosa amblyotis</i>	
<i>Lonicera caerulea</i>	
<i>Lonicera chamaissii</i>	
<i>Juniperus sibirica</i>	
<i>Pinus pumila</i>	
<i>Spiraea beaurardiana</i>	
<i>Daphne kamtschatica</i>	
<i>Ribes fruticosum</i>	
Травяно-кустарничковый ярус:	60	75	60	60	95	90	90	90	80	80	90	80	80	95	90	90	90	85	60	95	80	70	75	70	50	
Покр., %	3	1	2	3	2	.	.	.	2	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	2	2	1	3	1	2	1	2	2	1	1	2	2	3	2	1	1	1	1	3	2	1	2	2	2	
<i>Geranium erianthum</i>	1	2	2	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	
<i>Saussurea pseudo-filix</i>	.	3	1	3	2	1	1	1	2	2	2	3	3	
<i>Chamerion angustifolium</i>	2	1	1	2	3	2	3	3	3	3	2	3	3	1	3	3	3	1	1	1	1	1	2	1	1	
<i>Matricaria inodora</i>	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Triantaria europaea</i>	.	+	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Trisetum sibiricum</i>	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	3	3	3	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	1	
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	+	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<i>Carex longirostrata</i>	1	+	+	1	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<i>C. pallida</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Solidago spiraeifolia</i>	1	+	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Galium boreale</i>	2	1	1	1	+	3	3	2	3	.	.	2	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Phegopteris communifolia</i>	2	3	1	2	1	1	1	1	2	.	.	2	1	.	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Arunca dioica</i>	2	1	+	3	3	3	3	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Allium ochotense</i>	

Таблицей номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	С	
<i>Cypripedium yatabeanum</i>	3	4	4	4	5	3	.	.	.	I	
<i>Diphysastrum complanatum</i>	1	1	1	1	1	+	1	+	.	.	I	
<i>Hedysarum he dysaroides</i>	1	+	1	.	.	I	
<i>Linnaea borealis</i>	2	1	2	3	1	2	II
<i>Artemisia arctica</i>	+	1	1	1	1	1	I
<i>Еi.sorta vivipera</i>	+	.	.	2	4	1	I
<i>Сlаmаерсi-вiтeтuм suscicium</i>	1	+	.	2	3	I	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1	I	
Мохово-лишайниковый ярус	I	
покрытие, %	2	+	3	2	+	+	+	+	+	10	+	+	1	<5	+	1	+	2	10	5	+	5	10	5	30	III	
<i>Pleurozium schreberi</i>	.	+	+	+	+	.	+	+	.	+	1	.	.	.	+	+	2	2	
<i>Dicranum scoparium</i>	.	.	.	1	1	+	+	+	+	+	1	.	1	+	1	3	III	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	.	+	1	.	.	1	.	+	+	1	2	1	+	II	
<i>Dicranum majus</i>	+	.	+	1	1	+	+	+	.	+	+	III	
<i>Brachythecium reflexum</i>	+	.	+	.	+	.	.	.	+	1	+	+	III	
<i>B. starkei</i>	+	1	.	.	.	1	+	+	I	
<i>Sanomia uncinata</i>	+	.	+	+	+	1	.	.	.	1	+	+	II	
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	+	I	
<i>Peltigera ariflora</i>	I
<i>Cladonia</i> sp.	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	I
<i>Brachythecium salebrosum</i>	+	+	I	
<i>Hypnum pallens</i>	+	+	I	
<i>H. pilcatulum</i>	+	+	I	
<i>Orthotrichum sordidum</i>	+	+	I	
<i>Dicranum fuscescens</i>	+	+	I	
<i>D. boyceani</i>	+	+	I	
<i>Orthotrichum montanum</i>	+	+	I	
<i>Uloa drummondii</i>	+	+	I	
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	I	
<i>Cladonium dendroides</i>	+	+	I	
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	+	+	I	
<i>Rhytidadelphus subpinnatus</i>	+	+	I	
<i>Pyloisella</i> sp.	+	+	I	

Примечание. Единично встречены виды: *Atragene ochotensis* 14 (1), *Sacalia kamtschatica* 15 (1), *Samolium hispidulum* 17 (+), *Carex falcata* 16 (1), *C. rupestris* 3 (1), *Circaea alpina* 5 (+), *Cypripedium macranthum* 14 (+), *Dicranum fragilifolium* 15 (+), *Filipendula palmata* 14 (2), *Galium triflorum* 15 (1), *Orthilia secunda* 14 (1), *Plagiothecium denticulatum* 17 (+), *Platanthera convallarifolia* 16 (+), *Pleurosperrnum uralense* 17 (+), *Ptarmica macrocephala* 17 (+), *Ptarmica macrocephala* 17 (+), *Pyrola minor* 17 (1), *Sanguisorba officinalis* 20 (1), *Saxifraga nelsoniana* 1 (+), *Stellaria fenzlii* 5 (+), *Trollius riederianus* 17 (2).

Вар. *cyripediosum* — вариант башмачковый. Сообщества варианта приурочены к ровным, хорошо дренированным местообитаниям водоразделов и высоких террас. Описаны на высотах 250—300 м над ур. м. В травяном покрове (покрытие 90 %) обилён *Cyripedium yatabeanum* (20—50 %), в 1-м подъярусе характерны *Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Iris setosa*, *Solidago spiraeifolia*, *Thalictrum minus*, *Trollius riederianus*; единично встречаются *Aconitum maximum*, *Angelica ursina*, *Aruncus dioicus*, *Cimicifuga simplex*, *Cirsium kamtschaticum*, *Platanthera ditmariana*. Во 2-м подъярусе встречаются *Allium ochotense*, *Carex longirostrata*, *Pedicularis resupinata* и др. 3-й подъярус образуют *Maianthemum dilatatum* (15 %), *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium annotinum*, *Moe-hringia lateriflora*, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*. Мхи встречаются разреженно (1 %) на почве и у основания стволов. Отмечены *Brachythecium starkei*, *B. salebrosum*, *B. reflexum*, *Sanionia uncinata* и др.

М. А. Балмасовой (1994) на территории Кроноцкого заповедника на высотах 500—600 м над ур. м. описана близкая асс. *Betuletum ermanii cyripediosum*, характеризующаяся участием *Cyripedium yatabeanum* (с покрытием 15—70 %) и значительным обилием в подлеске *Juniperus sibirica*.

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

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

Асс. 3. *Betuletum ermanii calamagrostidosum* — каменноберезняк вейниковый (табл. 3).

Средняя сомкнутость древостоя — 0.5—0.7. Высота березы — 12—14 м, средний диаметр ствола 24 см (максимальный 40 см). Древостой разновозрастный. Подрост встречается единично. В подлеске средней сомкнутостью 0.2 довольно обычна *Spiraea beauverdiana*, встречаются *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera chamissoi*, *Lonicera caerulea* subsp. *edulis*. Травяной ярус сомкнутый (60—80 %), в 1-м подъярусе (100—120 см выс.) обилён *Calamagrostis langsdorffii*, встречаются *Chamerion angustifolium*, *Cirsium kamtschaticum*, *Trisetum sibiricum*, *Veratrum*

oxysepalum и др. Во 2-м подъярусе (40—50 см) встречаются *Carex pallida*, *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др. 3-й подъярус образуют *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum dilatatum*, *Phegopteris connectilis*, *Trientalis europaea*, *Viola biflora* и др. Видовое разнообразие значительно ниже, чем в кустарниково-разнотравных каменноберезняках, и в среднем составляет 23 вида на пробную площадь. Покрытие мохового яруса не превышает 5—10 %. Мхи на почве практически отсутствуют, встречаются у оснований стволов и на валеже.

Сообщества ассоциации распространены довольно широко. Встречаются на водоразделах в южных, юго-западных, северных и восточных районах полуострова, а также на верхней границе лесного пояса на высотах 300—700 м над ур. м. Приурочены к плоским вершинам увалов.

В составе ассоциации нами выделено 5 субассоциаций и 3 варианта.

Субасс. *typicum* — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации. В ней выделены 3 варианта.

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

Вар. *trisetosum sibirici* — вариант трищетиновый. Сообщества варианта характеризуются высоким покрытием или содоминированием *Trisetum sibiricum*.

Вар. *spiraeosum beauverdianae* — вариант спиревый. Сообщества варианта характеризуются развитым подлеском из *Spiraea beauverdiana* (покрытие до 20—25 %), разреженным травяным ярусом и обедненным видовым составом.

Субасс. *dryopteridosum* — каменноберезняк папоротниково-вейниковый. Сомкнутость древостоя — 0.7. В подлеске преобладают *Lonicera chamissoi* и *Sorbus sambucifolia* (по 10 %), встречается *Lonicera caerulea* subsp. *edulis*. Травяной покров густой (80—90 %) с выраженными 3 подъярусами: в 1-м подъярусе (120—150 см выс.) обильны *Calamagrostis langsdorffii* и *Cirsium kamtschaticum*, встречаются *Aruncus dioicus*, *Cacalia kamtschatica*, *Chamerion angustifolium*, *Veratrum oxysepalum*. Во 2-м подъярусе (40—50 см) преобладает *Dryopteris expansa* (до 30 %), встречаются *Carex pallida*, *Geranium erianthum* и др. Густой 3-й подъярус образуют *Maianthemum dilatatum* (до 40 %), *Galium kamtschaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Trientalis europaea*, *Viola selkirkii* и др. Мхи на почве встречаются редко, у оснований стволов и на валеже встречаются отдельные небольшие синузии гипновых мхов. Сообщества субассоциации обычно приурочены к верхней границе пояса каменноберезовых лесов (350—700 м над ур. м.), встречаются в переходной полосе между каменноберезняками и сообществами ольхового стланика, с которыми они нередко образуют сочетания. Л. Н. Тюлина (1936, 2001) на северо-западном побережье Камчатки (устье р. Ича) выделила близкую ассоциацию под названием «Березняк злаково-папоротниковый», с преобладанием в 1-м подъярусе *Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, во 2-м подъярусе — *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, в 3-м подъярусе — *Maianthemum dilatatum*, *Lycopodium annotinum*, *Phegopteris connectilis*, *Trientalis europaea*. Кроме того, в экологическом ряду приморских березняков ею описана сходная ассо-

Ассоциация *Betuletum ermanii calamagrostidosum*
 Association *Betuletum ermanii calamagrostidosum*

Субассоциация	<i>typicum</i>												<i>dryopteridosum</i>			<i>rhododendrosum</i>	<i>saxatilis</i>	<i>lysichtosum</i>	С
	<i>trisetosum sibirici</i>				<i>typicum</i>				<i>spiraeosum beauverdianae</i>				—			—	—	—	
Вариант	29	609	160	497	203	660	192	307	500	610	715	660	684	350	615	610	700	260	
Высота над ур. м., м	-	в	-	-	ЮВ	ЮВ	С	ЮВ	-	-	ЮВ	-	Ю	3	ССЗ	-	ЮЮЗ	3	
Экспозиция склона	-	3	-	-	5	35	2	15	0	0	5	0	5	5	40	0	50	5	
Крутизна склона, град.																			
Номер описания авторский табличный	927	2297	1341	1676	902	147	992	1173	111	123	141	10с	1663	650	144	122	213	471	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Древесный ярус:																			
сомкнутость	0.3	0.7	0.6	0.5	0.7	0.4	0.5	0.3	0.7	0.5	0.6	0.4	0.3	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	
<i>Betula ermanii</i> , экз./га	475	350	825	425	475	250	750	725	1125	750	625	325	350	1125	440	825	1425	350	
<i>Alnus hirsuta</i> , экз./га	50	
Кустарниковый ярус:																			
сомкнутость	0.1	0.3	0.1	0.1	-	<0.1	0.3	-	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	<0.1	0.3	<0.1	0.2	
<i>Spiraea beauverdiana</i>	+	+	2	.	3	3	3	3	.	.	.	2	.	2	
<i>Sorbus sambucifolia</i>	1	3	.	1	2	.	.	.	1	2	
<i>Lonicera chamissoi</i>	.	.	1	1	.	1	2	1	.	.	2	
<i>Lonicera caerulea</i>	1	1	3	+	.	1	.	+	
<i>Rosa amblyotis</i>	+	.	1	
<i>Pinus pumila</i>	.	.	1	1	1	1	.	
<i>Alnus kamtschatica</i>	.	.	.	+	2	.	.	.	2	.	.	
<i>Rhododendron aureum</i>	1	3	.	.	
<i>Salix arctica</i>	1	+	.	.	
Травяно-кустарниковый ярус:																			
покрытие, %	60	80	70	70	85	60	70	60	50	40	40	60	70	90	60	50	25	70	
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	3	3	3	3	4	4	5	5	3	4	4	5	5	4	4	3	3	4	
<i>Maianthemum dilatatum</i>	3	1	2	1	1	2	2	3	1	.	.	2	1	4	3	1	.	2	
<i>Trientalis europaea</i>	1	1	1	1	1	2	+	.	1	.	1	2	+	2	2	2	.	1	
<i>Veratrum oxysepalum</i>	1	+	1	.	1	.	2	.	1	2	2	.	.	+	1	+	.	1	
<i>Geranium erianthum</i>	2	2	1	1	2	1	2	2	.	1	1	.	.	1	1	.	.	.	
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	3	2	.	1	.	1	2	3	2	2	2	2	2	.	
<i>Carex koraginensis</i>	+	+	1	.	+	1	+	1	.	1	2	
<i>Chamerion angustifolium</i>	1	2	2	2	.	1	3	1	1	
<i>Thalictrum minus</i>	2	.	1	3	+	1	2	
<i>Galium boreale</i>	1	1	1	+	.	.	+	1	
<i>Trisetum sibiricum</i>	4	3	3	3	.	.	+	1	.	.	1	.	
<i>Iris setosa</i>	1	+	1	1	1	1	.	1	+	
<i>Solidago spiraeifolia</i>	3	1	1	2	1	1	.	.	.	2	2	1	.	
<i>Aruncus dioicus</i>	.	.	1	1	1	1	+	+	+	1	.	1	.	
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	.	.	1	1	2	1	3	2	1	.	1	.	+	3	1	.	.	.	
<i>Dryopteris expansa</i>	2	3	3	.	.	2	
<i>Phegopteris connectilis</i>	.	.	1	.	1	.	.	.	1	.	.	.	2	.	3	.	.	.	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+	2	1	.	.	.	
<i>Cacalia kamtschatica</i>	1	.	.	.	1	.	3	.	.	+	
<i>Artemisia opulenta</i>	2	1	.	.	1	2	2	1	.	
<i>Festuca altaica</i>	1	2	1	2	.	
<i>Carex flavocuspis</i> subsp. <i>kra-</i> <i>scheninnikovii</i>	3	1	.	
<i>Cacalia hastata</i>	+	2	
<i>Rubus arcticus</i>	1	.	2	1	+	.	.	.	1	1	.	.	
<i>Viola biflora</i>	2	.	2	.	+	.	.	.	1	1	1	.	.	
<i>Equisetum arvense</i>	1	.	.	1	.	.	+	2	
<i>E. sylvaticum</i>	1	.	.	2	
<i>Pedicularis resupinata</i>	1	2	.	.	.	
<i>Artemisia arctica</i>	1	2	1	.	
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	1	.	1	2	
<i>Filipendula camtschatica</i>	2	.	+	
<i>Senecio cannabifolius</i>	.	.	1	.	+	.	+	1	

Табличный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	С
<i>Aconitum fischerii</i>	.	+	1	+	+	1	II
<i>Moehringia lateriflora</i>	.	+	1	+	+	I
<i>Poa platyantha</i>	.	+	.	1	.	.	.	1	II
<i>Carex pallida</i>	.	+	.	+	2	.	1	.	1	.	.	II
<i>Allium ochotense</i>	.	.	1	+	.	1	I
<i>Galium kamtschaticum</i>	1	1	.	.	.	+	I
<i>Acetosa lapponica</i>	.	.	1	.	+	.	.	1	I
<i>Heracleum lanatum</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	I
<i>Agrostis scabra</i>	2	1	.	2	.	I
<i>Lycopodium annotinum</i>	1	1	.	.	I
<i>Viola selkirkii</i>	1	+	.	1	.	.	I
<i>Fritillaria camtschaticensis</i>	1	.	.	I
<i>Anemone debilis</i>	+	.	+	I
<i>Phyllodoce caerulea</i>	1	2	.	.	I
<i>Luzula arcuata</i> subsp. <i>unalaschensis</i>	1	.	I
<i>Potentilla fragiformis</i>	1	.	I
<i>Campanula lasiocarpa</i>	2	.	I
<i>Saxifraga merkii</i>	1	.	I
<i>Poa malacantha</i>	2	.	I
<i>Sedum telephium</i> var. <i>purpureum</i>	1	.	I
<i>Lysichiton camtschaticense</i>	3	I
Мохово-лишайниковый ярус:																			
покрытие, %	3	+	10	+	3	5	+	3	10	3	+	10	+	+	20	+	<5	20	
<i>Dicranum majus</i>	1	+	1	.	1	1	+	1	1	.	.	1	+	+	1	+	+	+	IV
<i>D. fragilifolium</i>	+	.	.	+	.	+	+	+	.	.	II
<i>D. fuscescens</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	+	1	.	.	+	II
<i>Polytrichum commune</i>	+	1	+	.	1	.	+	.	II
<i>Brachythecium starkei</i>	1	.	1	+	+	.	.	+	+	+	+	.	.	III
<i>B. reflexum</i>	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	.	.	1	III
<i>B. salebrosum</i>	+	.	1	.	+	1	+	.	1	1	.	1	.	+	.	.	.	1	III
<i>Sanionia uncinata</i>	.	.	1	.	+	+	+	+	1	.	.	.	III
<i>Hypnum pallescens</i>	+	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	.	+	1	+	+	.	.	+	II
<i>P. denticulatum</i>	.	+	+	+	.	.	.	+	II
<i>P. nemorale</i>	+	.	.	.	+	I
<i>Brachythecium rotheanum</i>	+	I
<i>B. oedipodium</i>	1	I
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	+	I
<i>Hylocomium splendens</i>	+	.	.	1	.	.	+	I
<i>Climacium dendroides</i>	+	+	+	2	I
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	1	I
<i>Pleuroziopsis ruthenica</i>	2	I
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	+	.	.	2	I
<i>Polytrichum strictum</i>	1	.	I

Примечание. Единично встречены: *Angelica gmelinii* 14 (+), *A. ursina* 14 (1), *Athyrium filix-femina* 7 (+), *Carex vesicata* 18 (1), *Coptis trifolia* 18 (+), *Cypripedium yatabeanum* 2 (1), *Empetrum nigrum* 9 (1), *Equisetum hyemale* 4 (1), *Erigeron kamtschaticus* 15 (2), *Juncus* sp. 12 (1), *Lerchenfeldia flexuosa* 3 (2), *Lloydia serotina* 16 (+), *Linnaea borealis* 4 (+), *Milium effusum* 14 (1), *Primula cuneifolia* 16 (1), *Ptarmica camtschatica* 17 (1), *Sanguisorba tenuifolia* 18 (+), *Stellaria fenzlii* 18 (+), *Trillium camtschaticense* 14 (+).

циация под названием «Злаково-папоротниковый приморский березняк», которая отличается от предыдущей присутствием *Chamaepericlymenum suecicum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Linnaea borealis* и развитием моховых ковров из *Dicranum majus*, *Pleurozium shreberi*, *Sanionia uncinata*. По особенностям флористического состава, структуры и экологической приуроченности эта ассоциация является переходной к группе ассоциаций низкотравных каменноберезняков.

Субасс. **rhododendrosom** — каменноберезняк рододендрово-вейниковый. Сообщества субасс-

социации характеризуются развитым подлеском с преобладанием психрофильного вечнозеленого кустарника *Rhododendron aureum* и участием *Alnus kamtschatica*, *Pinus pumila*, *Spiraea beauverdiana*. В травяном ярусе присутствуют виды-психромезофиты, характерные для субальпийских лугов: *Festuca altaica*, *Carex flavocuspis* subsp. *krascheninnikovii*, *Phyllodoce caerulea*, *Rubus arcticus*, *Solidago spiraeifolia*. Сообщества субассоциации встречаются довольно редко, приурочены к верхнему пределу распространения каменноберезовых лесов, являются переходными к сообществам группы ассоциаций

Betuleta ermanii fruticosa. Отмечены на Восточной Камчатке (Кроноцкий заповедник).

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

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

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

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются развитым травяным ярусом из невысоких (10—15 см) трав *Chamaepericlymenum suecicum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Maianthemum dilatatum*, *Phegopteris connectilis*, с участием *Linnaea borealis*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europaea*, иногда *Galium kamtschaticum*, *Oxalis acetosella*, *Rubus arcticus*. Виды группы камчатского крупнотравья отсутствуют. Имеется моховой ярус (до 10—20 %), образованный зелеными мхами-мезофитами.

Синтаксономия. Низкотравные каменноберезняки имеют сходный характер с горными каменноберезняками, впервые отмеченными В. Л. Комаровым (1940), в которых также преобладают *Chamaepericlymenum suecicum* и *Maianthemum dilatatum* и практически отсутствуют высокие травы. Аналогичные березняки Л. Н. Тюлина (1936, 2001) наблюдала у верхнего предела леса на северо-западе Камчатки, на склоне сопки Бабушка.

Синэкология. Группа ассоциаций выделена рядом авторов как характерная для верхнего предела пояса каменноберезовых лесов. Низкотравные каменноберезняки встречаются преимущественно на склонах гор, в верхней части пояса каменноберезовых лесов. Высотные пределы распространения низкотравных каменноберезняков различны в разных частях полуострова и составляют от 500 м над ур. м. на побережьях до 800 м в центральных районах Камчатки. По данным Л. Н. Тюлиной (1936, 2001), на севере Западного побережья Камчатки они встречаются на плакорах и наиболее широко распространены от водораздела рек Сопочная и Саичик до р. Крутогоровой. Южнее р. Крутогоровой их распространение постепенно уменьшается. Уже близ р. Воровской эти сообщества наблюдаются не часто и не в ти-

пично выраженном виде, начиная же с р. Коль и южнее совершенно исчезают на водоразделах, но изредка встречаются на склонах гор, в верхней части лесного пояса. Сообщества низкотравных каменноберезняков характеризуются низкой производительностью древостоев, запас не превышает 100 м³/га (Ефремов, 1969).

Асс. 4. *Betuletum ermanii cornoso-maianthesomum* — каменноберезняк дереново-майниковый (табл. 4).

Сомкнутость древостоя в среднем 0.5—0.6. Высота березы различная в зависимости от высоты над уровнем моря и местоположения. В наиболее благоприятных условиях она достигает 10—12 м. Диаметр также сильно варьирует, в среднем равен 20—32 см. В подлеске встречаются *Lonicera chamissoi*, *Pinus pumila*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*. Подрост единичный, высотой 1.0—1.5 м.

В травяном покрове, в отличие от предыдущих ассоциаций, наибольшее развитие имеет нижний, 3-й подъярус. С высоким покрытием встречаются *Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum* и *Phegopteris connectilis*. Характерными для сообществ этой ассоциации являются также *Gymnocarpium dryopteris*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Trientalis europaea*, встречаются *Galium boreale*, *Pyrola minor*, *Rubus arcticus*. 2-й подъярус образован *Carex microtricha*, *C. pallida*, *Geranium erianthum*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Solidago spiraeifolia*. 1-й подъярус разрежен, образован злаками (*Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*) и *Chamerion angustifolium*. Виды группы камчатского крупнотравья отсутствуют.

Моховой ярус с покрытием 5—7 % (до 10 %) образован лесными видами: *Brachythecium reflexum*, *Dicranum majus*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata* и др.

Сообщества дереново-майниковых березняков обычно приурочены к хорошо дренированным участкам, удаленным от крупных речных долин. Типичные их позиции — пологие или средней крутизны склоны к долинам ручьев и рек, часто — в верхней части каменноберезового пояса гор.

Сообщества дереново-майниковых каменноберезняков описаны нами в бассейне р. Левый Кихчик, в предгорьях Срединного хребта и в окрестностях пос. Оссора. Л. Н. Тюлина (1936, 2001) приводит эту ассоциацию под названием «кизильниково-майниковый березняк» как наиболее распространенную в северо-западных районах Камчатки от водораздела рек Сопочная и Саичик до р. Крутогоровой. Ею также выделена близкая ассоциация под названием «приморский кизильниково-майниковый березняк», описанная на правом берегу Ичинского лимана, которую мы также относим к группе низкотравных каменноберезняков. С. Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) указывает на наличие *Chamaepericlymenum suecicum* в покрове горных каменноберезняков Центральной долины Камчатки лишь у верхнего их предела, где под пологом леса встречается целый ряд арктоальпийских видов. В то же время, ни Е. Hultén (1974), ни Н. В. Павлов (1936) не встречали описанной выше ассоциации в обследованных ими районах Южной и Западной Камчатки. Таким образом, сообщества низкотравных каменноберезняков сле-

Таблица 4

Ассоциация *Betuletum ermanii cornoso-maianthemosum*
Association *Betuletum ermanii cornoso-maianthemosum*

Вариант	<i>phegopteridosum</i>				<i>typicum</i>						С
Высота над ур. м., м	100	280	230	180	100	400	40	100	110		
Экспозиция склона	Ю	ЮВ	Ю	Ю	Ю	ЮВ	3	3	Ю	Ю	
Крутизна склона, град.	7	5	7	5	10	3	10	10	5	3	
Номер описания											
авторский	615	654	642	641	651	622	486	17	623	650	
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Древостой:											
сомкнутость	0.3	0.4	0.3	0.6	0.5	0.4	0.6	0.7	0.4	0.5	
<i>Betula ermanii</i> , экз./га	35	25	18	19	24	32	18	16	50	25	V
Подлесок:											
сомкнутость	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	
<i>Sorbus sambucifolia</i>	2	1	2	2	1	1	1	2	1	1	V
<i>Spiraea beauverdiana</i>	1	+	1	1	1	2	2	.	2	2	V
<i>Lonicera chamissoi</i>	.	.	+	+	+	1	.	+	2	+	IV
<i>L. caerulea</i>	+	.	+	.	+	1	1	+	1	.	IV
<i>Pinus pumila</i>	1	.	1	.	2	1	1	.	1	2	IV
<i>Juniperus sibirica</i>	1	.	.	1	.	+	II
<i>Rhododendron aureum</i>	1	+	I
<i>Rosa amblyotis</i>	1	.	.	.	+	I
Травяно-кустарничковый ярус:											
покрытие, %	70	60	75	60	60	50	90	85	70	50	
<i>Phegopteris connectilis</i>	4	4	4	3	3	3	4	3	.	.	IV
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	3	3	4	3	4	2	3	4	3	3	V
<i>Maianthemum dilatatum</i>	1	1	1	1	1	2	4	4	3	.	V
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	.	1	1	2	2	.	.	3	3	IV
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	2	1	1	1	1	2	1	2	1	1	V
<i>Trientalis europaea</i>	1	+	1	1	2	1	1	2	+	+	V
<i>Linnaea borealis</i>	1	.	1	+	1	1	.	3	1	2	IV
<i>Lycopodium annotinum</i>	1	.	1	+	1	1	.	2	+	1	IV
<i>Calamagrostis langsдорфii</i>	.	2	1	1	1	1	1	2	.	1	IV
<i>Geranium erianthum</i>	1	1	1	1	1	2	2	2	1	.	V
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	+	+	1	1	1	1	.	+	+	V
<i>Solidago spiraeifolia</i>	+	1	1	1	+	+	1	1	+	+	V
<i>Trisetum sibiricum</i>	+	.	1	1	1	1	2	2	1	.	IV
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	+	2	1	1	1	2	.	1	1	.	IV
<i>Pedicularis resupinata</i>	+	+	+	1	+	+	.	1	.	.	IV
<i>Pyrola minor</i>	+	+	.	+	+	.	.	.	+	.	III
<i>Rubus arcticus</i>	1	.	1	1	+	1	1	.	.	.	III
<i>Cacalia kamtschatica</i>	+	.	1	1	II
<i>Moehringia lateriflora</i>	1	+	+	+	II
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	.	.	1	.	+	.	3	+	.	II
<i>Carex pallida</i>	.	.	.	+	.	2	.	1	2	1	III
<i>C. longirostrata</i>	.	.	.	+	.	1	.	1	1	+	III
<i>Saussurea oxyodonta</i>	+	+	.	.	+	.	II
<i>Carex falcata</i>	1	.	+	.	1	II
<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i>	+	.	.	+	+	II
<i>Angelica gmelinii</i>	+	+	1	.	.	.	II
<i>Luzula rufescens</i> var. <i>macrocarpa</i>	+	.	.	+	I
<i>Dryopteris expansa</i>	.	1	2	.	.	.	I
<i>Artemisia arctica</i>	1	.	1	I
<i>Galium boreale</i>	+	+	.	+	.	.	II
<i>Acetosa lapponica</i>	+	+	I
<i>Equisetum arvense</i>	.	1	1	.	I
<i>Atragene ochotensis</i>	1	.	.	.	+	.	I
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1	2	I
<i>Empetrum nigrum</i>	+	2	I
<i>Iris setosa</i>	1	.	+	.	I
<i>Allium ochotense</i>	1	+	.	.	I
<i>Coptis trifolia</i>	1	.	+	I
Мохово-лишайниковый ярус:											
проективное покрытие, %	5	1	1	7	10	10	5	30	20	10	
<i>Polytrichum commune</i>	2	1	1	2	2	3	1	3	2	1	V
<i>Dicranum majus</i>	1	+	+	1	2	.	1	2	3	2	V
<i>Brachythecium reflexum</i>	1	+	+	1	+	1	+	1	+	.	V

Табличный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	С
<i>Pleurozium schreberii</i>	1	1	3	1	1	III
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	+	.	+	.	.	I
<i>R. subpinnatus</i>	+	+	.	.	I
<i>R. calvescens</i>	1	.	.	I
<i>Hylocomium splendens</i>	1	1	.	.	I
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	.	1	.	.	I
<i>Sanionia uncinata</i>	+	.	1	.	I
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	1	.	.	I
<i>Pleuroziopsis ruthenica</i>	2	.	.	I
<i>Cladonia gracilis</i>	.	+	+	+	II
<i>Cladonia</i> sp.	.	+	+	+	II

Примечание. Единично встречаются: *Alnus kamtschatica* 1 (1), *Angelica genuflexa* 5 (+), *Carex globularis* 1 (1), *C. microtricha* 7 (2), *C. schmidtii* 10 (1), *Climacium dendroides* 7 (+), *Equisetum palustre* 4 (+), *E. sylvaticum* 2 (2), *Festuca rubra* 8 (2), *Filipendula camtschatica* 2 (1), *Galium kamtschaticum* 7 (+), *Hepaticae* 9 (+), *Juncus beringensis* 6 (+), *Lycopodium clavatum* 5 (1), *Oxalis acetosella* 7 (+), *Peltigera aphthosa* 9 (+), *Plagiomnium acutum* 7 (+), *Sanguisorba tenuifolia* 7 (1), *Stellaria fenzlii* 1 (1), *Streptopus amplexifolius* 2 (1), *Tilingia ajanensis* 3 (+), *Thalictrum minus* 6 (+), *Thuidium philibertii* 7 (+), *Veratrum oxypetalum* 6 (+), *Viola langsdorfii* 4 (1).

дует считать характерными для верхней границы лесного пояса, а также для северных районов Камчатки.

Л. Н. Тюлиной (1936, 2001) на Западной Камчатке описаны также сообщества кизильниково-майничковых березняков с подлеском из можжевельника и участии *Empetrum nigrum* и вересковых кустарничков.

Мы выделяем в пределах ассоциации 2 варианта.

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

Вар. **phegopteridosum** — вариант буковничковый. Характеризуется доминированием *Phegopteris connectilis* в травяно-кустарничковом ярусе и разреженным мохово-лишайниковым ярусом.

Группа ассоциаций 4. **Betuleta ermanii fruticosa** — каменноберезняки кустарниковые

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

Синтаксономия. Группу ассоциаций под названием «Каменноберезняки с подлеском из субальпийских кустарников (*Betuleta fruticosa*)» выделяют многие авторы, считая ее характерной для верхней части пояса каменноберезовых лесов. Н. В. Павлов (Павлов, 1936; Павлов, Чижиков, 1937) рассматривает эту группу ассоциаций как комплекс березового леса и субальпийских кустарников и стлаников. Л. Н. Тюлина (1936, 2001), наблюдая различные ассоциации, принадлежащие к этой группе, на северо-западе Камчатки в долине р. Сопочной на склоне сопки Бабушка, а также близко к верхнему пределу лесного пояса, отмечает, что березняки с подлеском из *Alnus fruticosa* s. l. располагаются преимущественно по кру-

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

Акц. 5. **Betuletum ermanii sorbosum sambucifoliae** — каменноберезняк рябиновый (табл. 5, оп. 1—8).

Сообщества ассоциации характеризуются хорошо развитым подлеском из мезофильных кустарников (покрытие 50—70 %) с преобладанием *Sorbus sambucifolia*, кедровый стланик отсутствует. Средняя сомкнутость древесного яруса — 0.6—0.7. В подлеске единично встречаются *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*, *Spiraea beauverdiana*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (покрытие 60—70 %), с высоким обилием встречаются *Calamagrostis langsdorfii*, *Cirsium kamtschaticum*, *Maianthemum dilatatum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, константны *Artemisia opulenta*, *Allium ochotense*, *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris expansa*, *Geranium erianthum*, *Phegopteris connectilis*, *Viola biflora* и др. Моховой ярус крайне разрежен. Сообщества ассоциации описаны в Кроноцком заповеднике (Балмасова, 1994) на высотах до 200 м над ур. м., в долинах горных рек и ручьев, и на Южной Камчатке в бассейне р. Озерная и окрестностях Курильского оз. (Нешатаева, 2002).

Акц. 6. **Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae** — каменноберезняк ольховниковый (табл. 5, оп. 9—16).

Сообщества ассоциации распространены на горных склонах и террасах в зоне контакта каменноберезовых лесов с поясом ольхового стланика. Сомкнутость древесного яруса 0.5, отмечен малочисленный подрост каменной березы. Подлесок сомкнутый (покрытие 40—80 %), преобладает ольховник (40—60 %), встречаются *Sorbus sambucifolia*, иногда *Spiraea beauverdiana*. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 35—60 %) образован видами,

характерными для субальпийских сообществ ольхового стланика. Встречаются *Calamagrostis langsdorffii*, *Cirsium kamtschaticum*, *Maianthemum dilatatum*, *Solidago spiraeifolia*, *Trientalis europaea*, *Viola selkirkii* и др. Флористическое разнообразие фитоценозов невелико и не превышает 15—16 видов сосудистых растений. Отсутствуют виды камчатского крупнотравья, луговые мезофиты представлены единично. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, у оснований стволов отмечены *Brachythecium reflexum*, *Dicranum scoparium*.

Сообщества ассоциации обычно приурочены к модергумусным слоисто-охристым почвам. Встречаются на северо-западе Камчатки (Тюлина, 1936, 2001), а также в Кроноцком заповеднике на высотах 500—700 м над ур. м., на верхней границе пояса каменноберезняков (Балмасова, 1994). Сообщества ассоциации отмечены также в Южно-Камчатском заказнике, где они встречаются на склонах дола вулкана Ильинский, в окрестностях Курильского оз., в верхнем течении р. Озерная (Нешатаева, 2002).

Асс. 7. *Betuletum ermanii pumilae pinosum* — каменноберезняк кедровостланиковый (табл. 5, оп. 17—24).

По флористическому составу и структуре кедровостланиковые каменноберезняки сходны с горными каменноберезовыми лесами Центральной Камчатки, в которых также выражен подрост из кедрового стланика и отсутствуют высокие травы (Комаров, 1940). Сообщества ассоциации описаны на Сахалине (Кабанов, 1940).

Сомкнутость древостоя в среднем 0.4. Высота березы не превышает 8—10 м. Диаметр стволов варьирует от 20 до 40 см. В подлеске (средняя сомкнутость 0.6) преобладает *Pinus pumila* (до 30%), отмечены *Lonicera chamissoi*, *L. caerulea*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*. Подрост березы отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 40—80%) хорошо развит 2-й подъярус из *Lerchenfeldia flexuosa*, *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, иногда с участием *Rubus arcticus*. 1-й подъярус разрежен, образован *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Cirsium kamtschaticum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Solidago spiraeifolia*. Общее флористическое разнообразие сосудистых растений составляет не более 20 видов на пробную площадь. Моховой ярус (покрытие до 5—10%) образован лесными мезофитами: *Brachythecium reflexum*, *Dicranum scoparium*, *D. majus*, *D. fuscescens*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*.

Каменноберезняки с подростом из кедрового стланика отмечены в долине р. Начиловой на высотах около 150 м над ур. м. и в окрестностях пос. Оссора. На западном побережье Камчатки, южнее р. Мухина, березняки с подростом из кедрового стланика встречаются небольшими участками. Они тянутся узкими прерывистыми полосами по бровкам высоких коренных берегов рек, иногда спускаясь на надпойменные террасы. Приводораздельные березовые колки в районе между р. Мухина и пос. Большерецк обычно окружены густой каймой кедрового стланика, который частично заходит под полог леса (Тюлина, 1936, 2001). Каменноберезняки с подростом из кедрового стланика представляют значительный ботанико-географический

интерес. Особенности их современного распространения лишь в северной и в южной части западного побережья Камчатки объясняются, по-видимому, не столько современными условиями, сколько историческими причинами (Тюлина, 1936, 2001).

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

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

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

Асс. 8. *Betuletum ermanii empetroso-vaccinio-sum* — каменноберезняк шикшево-голубичный (табл. 6).

Сомкнутость древостоя 0.1—0.3. Средняя высота березы 7 м, диаметр ствола — 10—20 см. В подлеске отмечены *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Salix arctica*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*. Травяно-кустарничковый ярус (60—80%) характеризуется неравномерным сложением: под кронами берез преобладают луговые мезофиты (*Chamerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Poa platyantha*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Solidago spiraeifolia* и др.), а в межкрупных осветленных прогалинах — тундровые кустарнички и травы: *Empetrum sibiricum*, *Ledum decumbens*, *Rhodococcum minor*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Bistorta vivipara*, *Festuca altaica* и др.

В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие до 30—50%) преобладают мезофильные зеленые мхи (*Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*), встречаются кустистые лишайники *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata* и др.

Сообщества ассоциации встречаются на побережьях и на верхнем пределе распространения каменноберезняков, в зоне контакта с сообществами приморских или горных тундр. Приурочены к хорошо дренированным, выровненным участкам. По особенностям фитоценологической структуры они представляют собой аналог притундровых березовых редколесий Восточной Сибири. Л. Н. Тюлина отмечала сообщества кустарничковых редкостойных каменноберезняков на Западной Камчатке, по краю приморских шикшевников — кустарничковых тундровидов (Тюлина, 1936, 2001). По особенностям флористического состава и структуры сообществ в пределах ассоциации мы выделяем 2 субассоциации и 2 варианта.

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

Субасс. *salicosum arcticae* — каменноберезняк ивково-шикшево-голубичный. Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в кус-

Сообщества кустарниковых каменноберезняков п-ова Камчатка — *Betuleta ermanii fruticosae*
Communities of the shrub stone birch forests (*Betuleta ermanii fruticosae*) of the Kamchatka Peninsula

Ассоциация	<i>Betuleta ermanii s. stricta sambucifoliae</i> (П)										<i>Betuleta ermanii albosum kamtschaticae</i> (Э)										C1	C2	C3	
	206	75	170	245	260	200	525	495	700	676	700	330	350	660	250	250	350	322	350	700				150
Высота над ур. м., м	375	225	925	275	250	350	150	325	750	175	550	475	900	350	325	350	1375	250	225	425	175	650	525	900
Экспозиция склона	Ю	В	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ
Крутизна склона, град	0	3	5	5	10	0	30	10	20	25	40	15	5	15	5	10	0	0	25	0	25	0	15	0
Номер описания	947	1106	1133	101	472	479	148	1590	222	1776	144	2162	140	241	808	807	12с	105	744	581	23-40	749	218	65-4
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	24
Древесный ярус:	0.2	0.8	0.8	0.4	0.7	0.6	0.3	0.3	0.5	0.3	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.7	0.7	0.7	0.1	0.2	0.1	0.2	0.4	0.6
Сомкнутость	375	225	925	275	250	350	150	325	750	175	550	475	900	350	325	350	1375	250	225	425	175	650	525	900
<i>Betula ermanii</i> , экз./га	0.5	0.5	0.5	0.4	0.5	0.5	0.4	0.6	0.6	0.4	0.6	0.4	0.5	0.8	0.8	0.8	0.6	0.5	0.6	0.8	0.6	0.8	0.6	0.5
Кустарниковый ярус:	5	4	5	4	3	4	5	3	2	2	2	1	1	3	3	1	3	1	3	1	3	1	2	2
Сомкнутость	1	2	1	1	2	3	3	1	1	1	1	2	3	1	1	3	1	3	1	2	1	3	1	1
<i>Sorbus sambucifolia</i>	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Spiraea betulicarpa</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Lonicera caerulea</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>L. chamissoi</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Alnus kamtschatica</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Pinus rupestris</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Rosa amurensis</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Lupinus sibiricus</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Rhododendron aureum</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
<i>Salix arctica</i>	2	1	1	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
Травяно-кустарничковый ярус	75	75	40	75	60	70	70	40	40	50	60	50	50	30	60	40	40	70	70	80	45	45	20	80
Проективное покрытие, %	3	3	2	2	2	3	2	3	4	3	1	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	3	2	2
<i>Calla magrostis langsdorffii</i>	2	2	1	3	3	2	2	2	2	1	3	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	3	1	4
<i>Maianthemum dilatatum</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1
<i>Triantia europaea</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Geranium erianthum</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Saussurea pseudo-filix</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Phegopteris communifolia</i>	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Dryopteris expansa</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cyrtium kamtschaticum</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Artemisia opulenta</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Viola biflora</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Allium ochotense</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Moehringia lateriflora</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Chamerion angustifolium</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Solidago spiraefolia</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Rubus arcticus</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lycopodium annotinum</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Trisetum sibiricum</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Thalictrum minus</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

<i>Aruncus dioicis</i>																			III	II	I
<i>Pedicularis resupinata</i>	+	1						+											III	I	II
<i>Athyrium filix-femina</i>		1	1	+				1						+					III	II	I
<i>Senecio cannabifolius</i>	1						1												III		II
<i>Galium boreale</i>		1				+													III		I
<i>Carex kovaginensis</i>			2																II		II
<i>Equisetum hyemale</i>																			II		
<i>Veratrum oxypetalum</i>	1																		I	II	II
<i>Iris setosa</i>			1																I	I	II
<i>Poa platyantha</i>			1	+															II		II
<i>Carex pallida</i>			1							2									I		II
<i>Lycopodium clavatum</i>							2												I		II
<i>Epistorta vivipara</i>																					II
<i>Chamaepericlymenum sueticum</i>		1																	II		II
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>																			I	II	II
<i>Luzula rufescens</i> var. <i>macrocarpa</i>									1										I	I	II
<i>Luzula rufescens</i> var. <i>macrocarpa</i>																			I	I	II
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		1																	II		I
<i>Aconitum maximum</i>							1												II		I
<i>Cacalia kamtschatica</i>																			I	I	I
<i>Galium kamtschaticum</i>																			I	I	I
<i>Viola selkirkii</i>																			II		II
<i>Pteridium aquilinum</i>																			II		I
<i>Melica nutans</i>																					I
<i>Vaccinium uliginosum</i>																					I
<i>Empetrum sibiricum</i>																					II
<i>Ledum decumbens</i>																					II
<i>Antennaria dioica</i>																					I
<i>Carex flavocuspis</i> subsp. <i>krascheninikovii</i>																					I
<i>Festuca altaica</i>																					II
<i>Furcula minor</i>		1																			I
<i>Stellaria fenzlii</i>																					I
<i>Streptopus amplexifolius</i>																					I
<i>Vaccinium praestans</i>																					I
Мохово-лишайниковый ярус:																					
покрытие, %																					
<i>Pleurozium schreberi</i>	+	+																	IV	III	IV
<i>Dicranum scoparium</i>	+																		I	IV	III
<i>D. majus</i>	+																		I	IV	III
<i>Saxonia uncinata</i>	+																		V	IV	III
<i>Brachythecium reflexum</i>	+																		II	II	IV
<i>Dicranum fuscescens</i>																					I
<i>D. fragilifolium</i>																					I
<i>Polytrichum commune</i>																					I
<i>P. juniperinum</i>																					I
<i>Brachythecium salebrosum</i>																					I

Таблицный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	С1	С2	С3
<i>Hylocomium splendens</i>
<i>Cladonia dendroidea</i>	+	II	.	.
<i>Rhytidelphus squarrosus</i>	+	I	.
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	I	.
<i>P. laetum</i>	I	.
<i>Onophorus striatifolius</i>	+	I	.

Примечание. Единично встречены: *Angelica ursina* 5 (+), *Atragene ochotensis* 22 (+), *Carex vesicata* 24(1), *Cimicifuga simplex* 5 (1), *Cortis trifolia* 24 (+), *Cyripedium yatabeanum* 3 (1), *Dicranodontium demidatum* 24 (+), *Dicranum bonjeanii* 5 (+), *Equisetum pratense* 20 (1), *Filipendula camtschatica* 5 (1), *Hymnum patens* 24 (+), *Lilium debile* 18 (+), 6 (+); *Listera cordata* 16 (+), *Linnaea borealis* 12 (+), *Oreopteris quekertensis* 5 (+), *Plagiomnium ellipticum* 5 (+), *Pleuroziopsis ruthenica* 24 (+), *Pohlia nutans* 5 (+), *Polytrichastrum alpinum* 5 (+), *Potentilla fruticosa* 20 (+), *Rhododendron roseum* 5 (+), *Rhododendron camtschaticum* 23 (1), *Rigidadelphus robustus* 5 (+), *Rhizomnium nudum* 5 (+), *Rubus sachalinensis* 10 (+), *Trillium camtschaticense* 18 (+), 6 (+), *Vaccinium minus* 19 (+).

тарниковом ярусе невысокого (не более 1 м), часто распростертого кустарника *Salix arctica*, более бедным видовым составом сосудистых (15—16 видов), выпадением из группы тундровых видов *Arctous alpina*, *Bistorta vivipara*, *Ledum decumbens*, *Rhodococcum minor*. Сообщества ивковых каменноберезняков встречаются на Восточной Камчатке на высотах 400—650 м над ур. м. на границе с горными тундрами или на высотах около 20 м — на границе с приморскими тундрами. М. А. Балмасова (1994) относит ивковые каменноберезняки к особой асс. *Betuletum ermanii salicosum* (с участием *Salix arctica*, *S. glauca*, *S. pulchra*) и включает их в группу ассоциаций *Betuleta ermanii fruticosa*.

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

Вар. *rhododendrosium* — вариант рододендроновый. Сообщества отличаются сомкнутым подлеском (0.5—0.6) с преобладанием *Rhododendron aureum* и участием *Pinus pumila* и *Salix arctica*. Лишайники встречаются единично.

Особенности географического распространения и высотной приуроченности каменноберезовых лесов

По нашим наблюдениям, южная граница распространения каменноберезовых лесов на Камчатке проходит по долине р. Три Сестры, где каменноберезняки встречаются в виде отдельных небольших рощиц, что подтверждает сведения, приведенные в работах В. Л. Комарова (1927—1930; цит по: Комаров, 1951 : 419) и М. А. Сергеева (1940 : 236). Крупные массивы каменноберезняков занимают обширные площади южной Камчатки. На широте 53° с. ш. (по линии с. Апача — с. Начики) единый массив каменноберезняков разделяется, продолжаясь по Срединному хребту до пос. Хайрюзово и по Восточному хребту до пос. Оссора (58° с. ш.). Севернее Оссоры каменноберезняки встречаются лишь в виде отдельных рощиц по долинам рек. Северная граница распространения каменной березы проходит по юго-восточным отрогам Корякского нагорья на широте 61°40' с. ш. (Старииков, Дьяконов, 1952; Шамшин, 1970, 1999).

На восточном побережье Камчатки каменноберезовые леса встречаются на высотах от 0 до 200—300 м над ур. м. В умеренно-континентальных районах Восточной Камчатки (в окрестностях Кроноцкого оз. и на восточных склонах Валагинского хребта) они распространены на высотах до 400—500 м, соседствуя с поясом листовенных и белоберезовых редколесий. На Западно-Камчатской равнине, в предгорьях Срединного хребта и на горных склонах, обращенных к Охотскому морю, каменноберезняки распространены на высотах до 500 м над ур. м. В центральной части полуострова, на склонах Центральной камчатской депрессии, верхняя граница распространения сомкнутых каменноберезовых лесов проходит на высотах 700—800 м над ур. м. В Центральной долине Камчатки пояс каменноберезняков всегда расположен выше пояса хвойных лесов и приурочен к высотам от 300—400 до 700—800 м. В Южно-Камчатском заказнике высотная приуроченность каменноберезовых лесов — от 5—10 м над ур. м. в устьях рек Ильинская, Три Сестры до 300—350 м в окрестностях Курильского оз. (Нешатаева, 2002). Севернее широты 56° с. ш. верхняя граница пояса каменноберезовых лесов снижается в среднем на 100—150 м на каждый градус широты (Шамшин, Турков, 1989).

По данным ряда авторов (Пузаченко, Скулкин, 1981; Шамшин, Турков, 1989; Шамшин, 1999), северный предел распространения каменноберезняков на Камчатке связан с изотермой 600° (по сумме активных температур выше 10 °С). Эти же авторы считают, что количественные показатели гидротермических факторов, характерные для равнинных каменноберезовых лесов, соответствуют экологическим требованиям хвойных пород, распространенных на Камчатке. По сведениям В. А. Шамшина и В. Г. Туркова (1989), существующие культуры лиственницы (*Larix cajanderi*) и ели (*Picea ajanensis*) в Петропавловском и Елизовском лесхозах (юго-восточная Камчатка), заложенные в каменноберезняках на месте выборочных рубок, растут довольно успешно, что подтверждает возможность произрастания хвойных пород в этих районах (Шамшин, Турков, 1989; Шамшин, 1999). К сходным выводам приходит и С. Ю. Гришин (Grishin, 1995; Гришин, 2000). Проанализировав термические индексы Кира — Kira's Warmth Index (Kira, 1977) для Камчатки и Северных Курил, он показал, что распространение каменноберезовых лесов здесь ограничено изотерма-

Ассоциация *Betuletum ermanii empetroso-vaccinosum*
 Association *Betuletum ermanii empetroso-vaccinosum*

Субассоциация	<i>typicum</i>							<i>salicosum arcticae</i>						
	—							<i>typicum</i>				<i>rhododendrosium</i>		
Вариант														C
Высота над ур. м., м	530	400	15	50	15	660	50	640	542	20	20	530	610	
Экспозиция склона	B	-	-	-	-	-	-	ЮВ	-	-	В	СВ	-	
Крутизна склона, град.	3	0	0	0	0	0	0	10	0	0	3	2	0	
Номер описания авторский табличный	2336	462	20	743	1559	14-к	35	124	2312	572	573	2325	122	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Древесный ярус:														
сомкнутость	0.1	0.2	0.3	0.2	0.1	0.3	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.6	0.5	
<i>Betula ermanii</i> , экз./га	225	250	225	575	250	860	250	230	200	870	970	300	250	
Кустарниковый ярус:														
сомкнутость	0.2	0.2	0.3	0.1	0.1	0.3	0.1	0.5	0.4	0.6	0.6	0.4	0.5	
<i>Salix arctica</i>	2	3	2	4	4	5	6	2	+	
<i>Rhododendron aureum</i>	+	.	1	.	4	3	
<i>Pinus pumila</i>	.	.	2	+	1	3	.	.	1	.	.	+	1	
<i>Sorbus sambucifolia</i>	.	.	2	.	.	2	1	+	.	.	.	+	.	
<i>Spiraea beauverdiana</i>	.	.	2	2	.	1	.	1	.	2	1	.	2	
<i>Rosa amblyotis</i>	.	.	1	1	.	.	1	.	+	.	.	+	.	
<i>Lonicera caerulea</i>	.	1	1	3	1	.	.	.	1	.	.	+	.	
<i>Juniperus sibirica</i>	2	2	.	1	3	
<i>Betula exilis</i>	.	3	1	.	1	
<i>Alnus kamtschatica</i>	.	.	1	2	+	.	2	
<i>Salix glauca</i>	1	.	1	1	.	.	1	.	
<i>Myrica tomentosa</i>	.	.	1	
<i>Potentilla fruticosa</i>	.	.	.	1	
<i>Lonicera chamissoi</i>	+	.	
Травяно-кустарниковый ярус:														
проективное покрытие, %	80	90	80	75	70	60	60	50	40	40	40	60	50	
<i>Geranium erianthum</i>	2	1	2	1	+	+	2	2	1	2	2	1	.	
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	2	.	3	3	1	2	2	2	1	2	2	1	2	
<i>Solidago spiraeifolia</i>	1	.	.	1	.	.	1	1	1	1	2	1	2	
<i>Poa platyantha</i>	1	.	.	+	+	+	1	+	.	
<i>Chamerion angustifolium</i>	3	.	2	.	.	.	2	.	1	+	.	+	.	
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	.	2	2	1	.	3	3	.	+	3	.	+	.	
<i>Maianthemum dilatatum</i>	.	2	3	3	.	4	3	.	+	.	.	1	1	
<i>Trientalis europaea</i>	.	.	1	1	.	3	2	.	.	.	1	+	1	
<i>Rubus arcticus</i>	.	1	2	.	+	2	1	1	
<i>Artemisia arctica</i>	2	.	.	1	.	2	1	2	1	2	2	1	2	
<i>Carex koraginensis</i>	1	.	.	1	+	+	+	+	+	+	+	1	+	
<i>Diphysastrum complanatum</i>	.	.	1	.	.	1	1	+	+	+	2	1	+	
<i>Festuca altaica</i>	1	1	.	1	1	2	1	.	+	+	.	+	.	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	4	4	4	4	4	4	3	.	.	+	1	.	.	
<i>Empetrum nigrum</i>	4	4	3	1	4	+	3	.	.	+	3	.	.	
<i>Pyrola minor</i>	+	.	.	1	+	+	1	1	1	
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	1	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	
<i>Bistorta vivipara</i>	1	1	1	1	2	
<i>Vaccinium minus</i>	.	1	1	1	1	
<i>Arctous alpina</i>	.	1	2	.	3	
<i>Ledum decumbens</i>	.	3	1	.	2	
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	.	1	2	.	.	2	1	
<i>Equisetum hyemale</i>	1	+	.	1	.	1	.	.	+	.	.	+	.	
<i>Lycopodium clavatum</i>	1	1	1	.	+	.	1	1	
<i>Veratrum oxysepalum</i>	.	.	1	.	.	.	1	1	.	.	.	+	+	
<i>Iris setosa</i>	.	.	1	1	.	.	.	+	.	.	.	+	.	
<i>Carex pallida</i>	2	.	.	.	1	.	.	3	1	
<i>C. longirostrata</i>	+	.	.	2	.	+	
<i>Moehringia lateriflora</i>	+	.	+	+	.	
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	+	1	.	+	.	.	1	.	.	+	+	.	.	
<i>Equisetum pratense</i>	.	.	1	1	+	
<i>Athyrium filix-femina</i>	+	+	

Табличный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	С
<i>Trisetum sibiricum</i>	.	+	.	3	+	.	I
<i>Galium boreale</i>	.	1	.	1	+	I
<i>Linnaea borealis</i>	+	1	.	.	1	.	I
<i>Anemone narcissiflora</i> subsp. <i>sibirica</i>	1	+	.	I
<i>Rhododendron camtschaticum</i>	3	I
<i>Anaphalis margaritacea</i>	+	+	I
<i>Pedicularis resupinata</i>	.	.	1	+	.	.	.	I
<i>Thalictrum minus</i>	.	.	2	2	I
<i>Lathyrus pilosus</i>	.	.	.	1	+	I
<i>Fritillaria camtschatcensis</i>	1	1	I
<i>Viola biflora</i>	+	1	I
<i>V. selkirkii</i>	+	1	I
<i>Carex flavocuspis</i> subsp. <i>kra-</i> <i>scheninnikovii</i>	3	I
Мохово-лишайниковый ярус	15	30	<5	50	30	10	5	<5	10	15	20	5	<5	
покрытие: %														
<i>Pleurozium schreberii</i>	+	3	1	3	2	1	1	+	1	1	3	+	.	V
<i>Dicranum scoparium</i>	1	1	.	4	1	1	.	+	1	1	2	2	.	V
<i>Polytrichum commune</i>	1	.	1	2	1	1	1	+	2	2	2	1	1	V
<i>P. juniperinum</i>	.	.	+	.	.	+	1	I
<i>Sanionia uncinata</i>	+	.	+	.	.	+	+	+	II
<i>Peltigera aphthosa</i>	1	.	.	.	+	.	.	+	.	I
<i>Cladina arbuscula</i>	3	1	1	4	1	1	1	.	.	IV
<i>C. rangiferina</i>	1	1	1	3	3	1	2	.	.	IV
<i>Cetraria laevigata</i>	1	.	+	+	1	+	.	.	II
<i>Cladonia</i> sp.	+	1	.	.	1	+	.	.	.	+	1	+	+	IV

Примечание. Единично встречены: *Antennaria dioica* 1 (+), *Artemisia opulenta* 7 (2), *Brachythecium reflexum* 9 (1), *Cirsium kamtschaticum* 8 (1), *Clematis fusca* 4 (+), *Hepaticae* 5 (1), *Hieracium umbellatum* 4 (+), *Leymus villosissimus* 2 (+), *Lycopodium annotinum* 6 (2), *Oxytropis revoluta* 5 (1), *Phyllodoce caerulea* 13 (2), *Sanguisorba officinalis* 5 (+), *Stereocaulon paschale* 11 (2).

ми (по индексу Кира) 15° и 35°, а лесов из ели аянской — изотерма 15° и 45° (Grishin, 1995 : 14). На Камчатке изотерма (по Кира) 15° отделяет подзону северной тайги от подзоны лесотундры, а изотерма 25° отграничивает современный «хвойный остров» центральной долины Камчатки (Grishin, 1995). Кроме того, необходимо принять во внимание, что на восточном побережье Камчатки (в устье р. Семьячик) находится уникальная пихтовая роща (из *Abies sachalinensis*), окруженная массивами каменноберезовых лесов (Турков, Шамшин, 1963б; Карпачевский, 1968; Нешатаева, Фет, 1994; и др.). По данным Л. О. Карпачевского и Е. П. Метельцевой (1966), пихтовая роща произрастает на этом месте уже более 1000 лет. В течение последних десятилетий был отмечен ряд новых местонахождений ели и лиственницы на Восточной Камчатке (Остроумов, 1966; Науменко, 1977; Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев, Нешатаева, 1994; и др.). Все эти факты свидетельствуют о принципиальной возможности произрастания хвойных пород (ели, пихты и лиственницы) на Восточной Камчатке. По мнению ряда авторов (Биркенгоф, 1938; Кабанов, 1963; Шамшин, 1967, 1999; Брайцева и др., 1968; Брайцева, Мелекесцев, 1974; Науменко, 1977; Манько, Ворошилов, 1978; Егорова, 1982; Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев В., 1987; Шамшин, Турков, 1989; Нешатаева и др., 2004), в настоящее время идет процесс постепенного расселения ели и лиственницы из Центральной долины Камчатки на побережья. Этому препятствуют ограниченные возможности распространения семян хвойных пород через горные хребты, а также сомкнутый тра-

вяно-кустарниковый покров каменноберезовых лесов побережий, подавляющий возобновление. Если придерживаться этой гипотезы, то можно предположить, что границы современного распространения каменноберезовых лесов на Камчатке обусловлены не только современными климатическими условиями, но и историческими причинами, связанными как с динамикой растительного покрова Камчатки во время последнего, верхнеплейстоценового оледенения, так и с рядом голоценовых вулканогенных катастроф. Поэтому в тех районах Камчатки, где климатические условия соответствуют возможностям произрастания хвойных пород, каменноберезовые леса теоретически можно рассматривать как диаспорический субклимакс.

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

На распространении ассоциаций каменноберезовых лесов с юга на север хорошо прослеживается широтная дифференциация растительного покрова. В южных и восточных районах Камчатки наиболее широко распространены являются сообщества высокотравных и кустарниково-разнотравных каменноберезняков. На крайнем юге Камчатки сообщества этих ассоциаций распространены в бассейне р. Озерная и в окрестностях Курильского оз. На юге восточного побережья

Камчатки они встречаются на приморских террасах в бухте Вестник и в нижнем течении рек Ильинская, Гавриловская, Три Сестры, Варварина. На юге охотского побережья Камчатки каменноберезняки не встречаются, что связано, по-видимому, с охлаждающим воздействием воздушных масс Охотского моря. В северо-восточных районах полуострова (пос. Оссора, пос. Карага и о-в Карагинский) распространены вейниковые и низкотравные (папоротниково-дереновые) каменноберезняки, а также каменноберезняки с подлеском из кедрового стланика. Низкотравные и вейниково-папоротниковые каменноберезняки также преобладают в северо-западных районах полуострова, кроме того, они встречаются на верхнем пределе распространения каменноберезовых лесов в горах. На южной и восточной Камчатке низкотравные каменноберезняки нами не отмечены. На юго-западной Камчатке сообщества низкотравных (дереново-майниковых) каменноберезняков встречаются очень редко, они отмечены лишь в горах, единично — по окрайкам осоково-сфагновых болот. На верхней границе пояса каменноберезовых лесов, наряду с сообществами низкотравных каменноберезняков, часто встречаются и каменноберезняки с подлеском из ольхового или кедрового стлаников, имеющие в ряде случаев комплексную структуру.

На Сахалине сообщества каменноберезовых лесов распространены в субальпийском поясе до высот 850—950 м над ур. м. (Исаченко, Лукичева, 1956) и представлены 4 группами ассоциаций — кустарниковыми, травяными, кедровостланиковыми и бамбуковыми каменноберезняками (Кабанов, 1940, 1972). На южном и среднем Сахалине встречаются каменноберезняки с курильским бамбуком (*Sasa kurilensis*), занимающие значительные площади на высотах 500—800 м над ур. м. Здесь также распространены низкорослые каменноберезовые леса с кедровым стлаником на высотах 600—700 м. На тех же высотах встречаются кустарниковые каменноберезняки с подлеском из рябины (*Sorbus sambucifolia*), жимолости (*Lonicera sachalinensis*), бересклета (*Euonymus sachalinensis*), клена желтого (*Acer ukurunduense*) и ольхи Максимовича (*Alnus maximowiczii*). На западе Сахалина в горах отмечены сообщества разнотравных каменноберезняков с единичным участием в древостое пихты сахалинской и ели аянской (Кабанов, 1940, 1972; Агеенко, Клинов, 1969; и др.).

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

На средних и южных Курильских о-вах каменноберезовые леса встречаются от береговых морских террас до высоты 800—900 м над ур. м., причем с юга на север происходит снижение высотных пределов их распространения (Васильев, 1944, 1946; Воробьев, 1947, 1963; Баркалов, 2002; и др.). Здесь

отмечены каменноберезняки с участием курильского бамбука и неморальных кустарников (*Acer mayrii*, *A. ukurunduense*, *A. tschonokii*, *Ligustrum yezoense*, *Sorbus commixta*, *Spiraea betulifolia*, *Vaccinium smallii*, *Viburnum sargentii*, *Weigela middendorffiana* и др.) На северных Курилах каменноберезняки отсутствуют (Гришин, 2000). С о-ва Парамушир (северные Курильские о-ва) под названием *Betula paramushirensis* Barkalov описан гибрид *Betula ermanii* и *B. exilis* (Баркалов, 1984). Учитывая промежуточный (между *B. ermanii* и *B. exilis*) характер признаков *B. × paramushirensis* и наличие гибридов между ним и *B. exilis*, В. А. Недолужко и А. К. Скворцов (1996 : 17) рассматривают *B. × paramushirensis* как гибридогенный таксон, не заслуживающий видовой ранга.

Вопрос о наличии *Betula ermanii* на Командорских о-вах долгое время оставался открытым. Г. В. Стеллер (Steller, 1793) приводил каменную березу в списке видов растений, встреченных им на о-ве Беринга. Вероятно, она действительно ранее здесь встречалась. Однако, указания В. Н. Васильева (1941, 1942, 1957) на произрастание на о-ве Беринга небольших рощиц из *B. ermanii*, основанные на гербарных материалах и литературных данных, в дальнейшем не нашли подтверждения у других исследователей (Hultén, 1960, 1968; Трасс, Лелеп, 1963; Степанова, Белая, 1969; Пономарева, Яницкая, 1991; и др.). К. Д. Степанова и Г. А. Белая (1969 : 143) сообщают: «в 1965 г на о. Беринга, в 20 км северо-восточнее пос. Никольского, нами отмечено одно деревце березы каменной, высотой 1.5 м, напоминающее кустарник. Оно ютилось на южном склоне большого оврага, хорошо защищенного от холодных ветров». Е. О. Пономарева и Т. О. Яницкая (1991) относят кустарниковую березу, встречающуюся на о-ве Беринга, к *Betula divaricata*. По данным О. А. Мочаловой (2001) кустарниковые экземпляры березы, которые ранее принимали за *B. ermanii*, относятся к *B. × paramushirensis*. Кустарниковые березняки из *B. × paramushirensis* (высотой до 1.5 м) встречаются на севере о-ва Беринга. Они отмечены в окрестностях оз. Саранного и Шангинских озер. Южная граница их распространения на о-ве Беринга проходит по бассейнам рек Старогаванская и Кислая. На о-ве Медный кустарниковые березняки отсутствуют (О. А. Мочалова, устное сообщение).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сообщества каменноберезовых лесов наиболее широко распространены в северных притихоокеанских районах Дальнего Востока, характеризующихся влажным и прохладным умеренно-океаническим климатом. Обширную территорию массивы каменноберезняков занимают на Камчатке, где они придают значительное своеобразие растительному покрову полуострова. На Камчатке каменноберезняки широко распространены на приморских равнинах и водоразделах охотского и тихоокеанского побережий, а также образуют характерный высотный пояс в горах. Границы высотного пояса каменноберезовых лесов заметно различаются в разных районах Камчатки. Общей закономерностью является снижение верхней границы пояса каменноберезняков от центральных районов Камчат-

ки (55—56° с. ш.) к югу и к северу, что связано с широтным изменением климатических характеристик. Кроме того, распространение сообществ каменной березы связано с особенностями снежного покрова. Каменноберезняки обычно приурочены к местообитаниям, где накапливается мощный снежный покров, и практически не встречаются на заболоченных местообитаниях и на почвах, подстилаемых вечной мерзлотой.

Всего в сообществах каменноберезняков Камчатки отмечено 142 вида сосудистых растений (в том числе 7 видов деревьев, 17 — кустарников, 112 — трав и 6 — кустарничков), 69 видов мохообразных и 151 — лишайников. Средний возраст древостоев достигает 200—250 лет, отдельных деревьев — до 350 лет. Благодаря разновозрастности древостоев и наличию разлагающегося валежа формируется сложная пространственная структура сообществ и создается значительное разнообразие микростообитаний. Это является важнейшим фактором поддержания высокого видового разнообразия.

Коренные старовозрастные каменноберезняки характеризуются выработанной ценотической структурой. Для них обычно характерен сомкнутый травяной ярус, покрытие которого достигает 90—100 %. Значительное участие в формировании травяного покрова принимают неморальные виды. Наибольшее флористическое разнообразие наблюдается в кустарниково-разнотравных каменноберезняках, где на пробной площади отмечено до 47 видов сосудистых растений. Хорошо выражены парцеллы — приствольная, подкрановая и межкрановая, связанные с особенностями светового режима сообществ.

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

В коренных каменноберезовых лесах высоким видовым разнообразием характеризуются лишайники и калициоидные грибы. Большинство этих видов связано с субстратами, формируемыми в процессе развития и последующего разрушения стволов берез. На пробной площади встречается до 78 видов лишайников и калициоидных грибов.

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

Автор выражает сердечную благодарность участникам экспедиций разных лет, в особенности В. В. Якубову (Биолого-почвенный ин-т ДВО

РАН), И. В. Чернядьевой (БИН РАН), Д. Е. Гимельбранту и Е. С. Кузнецовой (СПбГУ), оказавшим неоценимую помощь в полевых исследованиях и определении гербария сосудистых растений, мхов и лишайников.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49593).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонина О. М., Чернядьева И. В. 1995. Мхи Российской Арктики: список видов и библиография // *Арктоа*. Т. 5. С. 99—142.
- Агеенко А. С., Клинов А. П. 1969. Леса о. Сахалина и Курил (Сахалинская обл.) // *Леса Дальнего Востока*. М. С. 228—263.
- Балмасова М. А. 1994. Каменноберезовые леса // *Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка)*. СПб. С. 41—68. (Тр. БИН РАН; Вып. 16.).
- Баркалов В. Ю. 1984. Новые и редкие виды сосудистых растений Курильских островов // *Бот. журн.* Т. 69. № 12. С. 1685—1690.
- Баркалов В. Ю. 2002. Очерк растительности // *Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта)*. Владивосток. С. 35—66.
- Биркенгоф А. Л. 1938. Леса центральной части полуострова Камчатка. М. 220 с. (Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. Вып. 6).
- Брайцева О. А., Мелекесцев И. В. 1974. Четвертичные оледенения // *Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока* / Под ред. И. В. Луцицкого. М. С. 402—425.
- Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Евтеева И. С., Луцкина Е. Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М. 227 с.
- Васильев В. Н. 1941. Каменная береза (*Betula ermanii* Cham. s. l.). Экология и ценология // *Бот. журн.* Т. 26. № 2—3. С. 172—206.
- Васильев В. Н. 1942. К систематике и географии дальневосточных берез // *Бот. журн.* Т. 27. № 1—2. С. 3—19.
- Васильев В. Н. 1944. Растительность северной части вулканического кольца Тихого океана // *Изв. Всесоюз. геогр. о-ва*. Т. 76. Вып. 5. С. 223—240.
- Васильев В. Н. 1946. Краткий очерк растительности Курильских островов // *Природа*. № 6. С. 40—53.
- Васильев В. Н. 1957. Флора и палеогеография Командорских островов. М.; Л. 260 с.
- Волоатовский К. А., Чевычелов А. П. 1991. Каменноберезовые леса Якутии // *Бот. журн.* Т. 76. № 6. С. 831—839.
- Воробьев Д. П. 1937. Растительность южной части побережья Охотского моря // *Тр. ДВФ АН СССР. Сер. Ботан.* Т. 3. С. 19—102.
- Воробьев Д. П. 1947. Растительность Курильских островов // *Изв. Всесоюз. геогр. о-ва*. Т. 79. Вып. 4. С. 473—474.
- Воробьев Д. П. 1963. Растительность Курильских островов. М.; Л. 92 с.
- Воробьев Д. П. 1968. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. М.; Л. 277 с.
- Ворошилов В. Н. 1982. Определитель растений Советского Дальнего Востока. М. 672 с.
- Гришин С. Ю. 2000. Заметки о фитогеографии Северных Курил // *Изв. Русск. геогр. о-ва*. Т. 132. Вып. 4. С. 65—76.
- Егорова И. Н. 1982. История развития растительности Камчатки в голоцене // *Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене*. М. С. 220—224.
- Елагин И. Н. 1963. Эколого-фенологическая характеристика каменноберезовых лесов Центральной Камчатской депрессии // *Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение*. М. С. 229—258.

- Ефремов Д. Ф. 1969. Леса Камчатки // Леса Дальнего Востока. М. С. 212—227.
- Замятнин Б. Н. 1951. *Betulaceae* С. А. Agardn. // Деревья и кустарники СССР. Т. 2. М.; Л. С. 264—289.
- Иванов Н. Н. 1959. Пояса континентальности Земного шара // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т. 91. Вып. 5. С. 410—423.
- Игнатов М. С., Афонина О. М. 1992. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.
- Исаченко Т. И., Лукичева А. Н. 1956. Березовые и осиновые леса // Растительный покров СССР. Т. 1. С. 319—345.
- Кабанов Н. Е. 1940. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток. 211 с.
- Кабанов Н. Е. 1963. Типы лиственных лесов Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М. С. 12—125.
- Кабанов Н. Е. 1969. Леса Камчатской области // Леса СССР. Т. 4. М. С. 714—740.
- Кабанов Н. Е. 1972. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М. 137 с.
- Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока / Под ред. И. В. Луцицкого. 1974. М. 440 с.
- Карпачевский Л. О. 1968. Загадка природы или тайна истории (о *Abies gracilis* Kom.) // Природа. № 3. С. 78—81.
- Карпачевский Л. О., Метельцева Е. П. 1966. К истории хвойных лесов на Камчатке // Бот. журн. Т. 51. № 1. С. 119—124.
- Комаров В. Л. 1912. Путешествие по Камчатке в 1908—1909 гг. // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. Ботан. отд. Вып. 1. СПб. С. 1—456.
- Комаров В. Л. 1927—1930. Флора полуострова Камчатки. Л. Т. 1. 1927. 339 с.; Т. 2. 1929. 369 с.; Т. 3. 1930. 210 с.
- Комаров В. Л. 1940. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. Т. 1. М.; Л. С. 5—52.
- Комаров В. Л. 1951. Флора полуострова Камчатки. Ч. I // Избр. соч. Т. 7. М.; Л. С. 5—506.
- Кондратьев В. И. 1974. Климат Камчатки. М. 204 с.
- Крашенинников С. П. 1755. Описание земли Камчатки. Т. 1. СПб. 438 с.
- Литвиц С. Ю., Ливеровский Ю. А. 1937. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. Л. 250 с. (Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. Вып. 4).
- Любимова Е. Л. 1961. Камчатка. Физико-географический очерк. М. 190 с.
- Манько Ю. И., Ворошилов В. П. 1978. Еловые леса Камчатки. М. 256 с.
- Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.
- Микулин А. Г. 1990. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток. 128 с.
- Мочалова О. А. 2001. Флора и растительность в колониях морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М. С. 72—80.
- Науменко А. Т. 1977. О новом местонахождении ели аянской на Камчатке // Бот. журн. Т. 62. № 4. С. 555—569.
- Недолужко В. А., Скворцов А. К. 1996. Семейство Березовые — *Betulaceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. СПб. Т. 8. С. 9—28.
- Нечаев А. П. 1953. Растительный покров Шантарских островов: Автореф. дис...канд. геогр. наук. Л. 19 с.
- Нештаев В. Ю. 1987. Травяно-кустарниковые лиственные и лиственные редколесья Восточной Камчатки // Бот. журн. Т. 72. № 5. С. 669—678.
- Нештаев В. Ю. 2001. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. № 1. С. 62—70.
- Нештаев В. Ю., Нештаева В. Ю. 1994. Лиственные и лиственные редколесья // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С. 19—39. (Тр. БИН РАН; Вып. 16).
- Нештаев Ю. Н. 1987. Методы анализа геоботанических материалов. Л. 192 с.
- Нештаева 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.
- Нештаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Чернядьева И. В. 2002. Коренные старовозрастные каменноберезовые леса Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы III науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 27—28 ноября 2002. Петропавловск-Камчатский. С. 69—73.
- Нештаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е., Кузнецова Е. С., Чернядьева И. В. 2003. Ценоцические, бриофлористические и лишенобиотические особенности коренных старовозрастных каменноберезовых лесов Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Доклады III науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 100—124.
- Нештаева В. Ю., Кукуричкин Г. М. 2003. Редкие сообщества *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) в бассейне реки Кихчик (Западная Камчатка) // Бот. журн. Т. 88. № 10. С. 90—99.
- Нештаева В. Ю., Фет Г. Ю. 1994. Формация пихты грациозной *Abieteta gracilis* // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С. 7—18. (Тр. БИН РАН; Вып. 16).
- Нештаева 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. Доклады IV науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 100—123.
- Остроумов А. Г. 1966. Лиственница в долине реки Сторож // Вопросы географии Камчатки. Вып. 4. С. 139—140.
- Павлов Н. В. 1936. Березовые леса западного побережья Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 45. Вып. 2. С. 129—138.
- Павлов Н. В., Чижиков П. Н. 1937. Природные условия и проблемы земледелия на юге Большерецкого района Камчатки. М. 212 с. (Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. Вып. 3).
- Пономарева Е. О., Яницкая Т. О. 1991. Растительный покров Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М. С. 59—81.
- Пузаченко Ю. Г., Скулкин В. С. 1981. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М. 275 с.
- Рассохина Л. И., Науменко А. Т. 1986. Лиственные леса в бассейне Кроноцкого озера // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках СССР. М. С. 22—34.
- Резолюция III Всесоюзного совещания по классификации растительности (Ленинград, 19—22 октября, 1971 г.). 1972. Л. 8 с.
- Сергеев М. А. 1940. Камчатский заповедник «Лопатка — Асача» // Камчатский сборник. М.; Л. С. 226—276.
- Скворцов А. К. 1974. Семейство *Betulaceae* — Березовые // Определитель высших растений Якутии. Новосибирск. С. 187—193.
- Скворцов А. К., Огурева Г. Н., Связева О. А., Соколов С. Я. 1977. Род *Betula* L. — Береза // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Ч. 1. Л. С. 89—100.
- Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. 1985—1996. Л.; СПб. Т. 1—8.
- Сочава В. Б. 1930. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Тр. Ботан. музея АН СССР. Т. 22. С. 1—42.
- Стариков Г. Ф., Дьяконов П. Н. 1952. Леса полуострова Камчатка. М. 152 с.
- Стеллер Г. В. 1999. Описание земли Камчатки. Петропавловск-Камчатский. 287 с.

- Степанова К. Д., Белая Г. А. 1969. К флоре и растительности Командорских островов // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 141—165.
- Трасс Х. Х., Лелеп Э. Х. 1963. Флористические наблюдения на Камчатке и острове Медном // Исследования природы Дальнего Востока. Таллин. С. 160—169.
- Турков В. Г., Шамшин В. А. 1963а. Лесоводственно-таксационная характеристика каменноберезовых древостоев Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М. С. 259—296.
- Турков В. Г., Шамшин В. А. 1963б. Пихта на Камчатке // Там же. С. 297—312.
- Тюлина Л. Н. 1936. Растительность западного побережья Камчатки. Отчет Почвенно-Ботанического отряда Камчатской экспедиции СОПС АН СССР. Рукопись. (Архив БИН им. В. Л. Комарова РАН. Р. I. Оп. 1. № 770).
- Тюлина Л. Н. 2001. Растительность западного побережья Камчатки. Петропавловск-Камчатский. 304 с. (Тр. Камчатского ин-та экологии и природопользования ДВО РАН; Вып. 2).
- Хамет-Ахти Л. 1976. Биотические подразделения бореальной зоны // Геоботаническое картографирование 1976. Л. С. 51—58.
- Чижиков П. Н. 1951. О березовых лесах юга Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. Вып. 4. С. 73 — 79.
- Шамшин В. А. 1967. Еловые леса Камчатки // Вопросы географии Камчатки. Вып. 5. С. 103—109.
- Шамшин В. А. 1970. Широтное и высотное распространение каменноберезовых лесов на Камчатке // Вопросы географии Камчатки. Вып. 6. С. 78—82.
- Шамшин В. А. 1972. Строение естественных каменноберезовых древостоев по густоте, сомкнутости крон и полноте // Лесоводственные исследования на Севере Дальнего Востока / Тр. ДальНИИЛХ. Вып. 14. С. 16—21.
- Шамшин В. А. 1976. Типология каменноберезовых лесов // Камчатская ЛОС — производству. Петропавловск-Камчатский. С. 7—10.
- Шамшин В. А. 1999. Каменноберезовые леса Камчатки. М. 170 с.
- Шамшин В. А., Турков В. Г. 1989. Положение каменноберезняков в схеме геоботанического районирования Камчатки // Вопросы географии Камчатки. Вып. 10. С. 194—195.
- Шемберг М. А. 1986. Береза каменная. Новосибирск. 175 с.
- Якубов В. В., Чернягина О. А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский. 165 с.
- Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. Vol. 99. N 2. P. 137—169.
- Grishin S. Yu. 1995. The boreal forests of north-eastern Eurasia // Vegetatio. Vol. 121. P. 11—21.
- Hämet-Ahti L., Ahti T. 1969. The homologies of the Fenoscandian mountain and coastal birch forests in Eurasia and North America // Vegetatio. Vol. 19. P. 208—219.
- Hultén E. 1927. Flora of Kamchatka and the adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Ser. 3. Bd. 5. N 1. P. 1—346.
- Hultén E. 1960. Flora of the Aleutian islands. Stockholm. 696 p.
- Hultén E. 1968. Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford, California. 1008 p.
- 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.
- Kira T. 1977. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones // Vegetation science and environmental protection / Ed. by Miyawaki A., Tuxen R. Tokyo. P. 21—30.
- Neshatayeva V. Yu. 2000. Classification of the stone-birch forests of Southern Kamchatka // Proc. Intern. Conf. «Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia». Vol. 4. Pt. 1. Forest and soil ecosystems of North Eurasia. Novosibirsk, August 21—26, 2000. Novosibirsk. P. 24—26.
- Neshatayeva V. Yu. 2001. Classification of the stone-birch (*Betula ermanii* Cham.) forests of Southern Kamchatka // Skógræktarrítid. Skógrætarfélag Islands. P. 141—143.
- Okitsu S. 1987. *Betula ermanii* zone // Vegetation of Hokkaido / Ed. by Ito K. Sapporo, Hokudai Toshō Kan-koukai. P. 169—199.
- Okitsu S. 1999. Distribution of the forests of the boreal zone of northeastern Asia and conditions for the establishment of the forest boundaries // J. Veg. Sci. Vol. 16. P. 83—97.
- Okitsu S. 2003. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles // Forest vegetation of northeast Asia / Ed. by Kolbek J., Srutek M., Box E. Kluwer, Dordrecht. P. 231—261.
- Steller G. W. 1774. Beschreibung von dem Lande Kamtschatka. Frankfurt; Leipzig. 296 S.
- Steller G. W. 1793. Tagebuch seiner Seereise aus dem Petropauls Hafen in Kamtschatka bis an die westlichen Küsten von Amerika und seiner Begebenheiten auf der Rückreise // Neue Nordische Beyträge. Bd. 5. S. 129—236; Bd. 6. S. 1—26.
- Uemura S. 1993. Forests and plants of Hokkaido: floral dynamic and ecology of mixed conifer-hardwood forest zone // Biodiversity and ecology in the northernmost Japan / Ed. by Higashi S., Osawa A., Kanagawa K. Sapporo. P. 21—49.
- Watanabe S. 1979. The subarctic summer green forest zone in the Northeastern Asia // Vegetation und Landschaft Japans. Yokohama. P. 101—111.
- Yamamoto S. 2000. Canopy tree characteristics and the seedling — sapling occurrence of *Betula ermanii* and *B. corylifolia* in a subalpine forest, Central Japan // Nagoya University of Forest Science. Vol. 19. P. 11—20.

Получено 30 апреля 2004 г.

SUMMARY

The stone-birch (*Betula ermanii* Cham.) forests flora and vegetation were studied at the different parts of the Kamchatka peninsula by the means of 400 sample plots (20×20 m). The plant community classification based on the principles of the Russian ecological-phytocoenological approach has been elaborated. The nomenclature of syntaxa was used in accordance with «All-Russian Code of phytocoenological nomenclature». The stone-birch communities were included into *Betuleta ermanii* formation. 8 associations, 13 subassociations and 10 variants included into 5 association groups were distinguished: tall-herb stone-birch forests (*Betuleta ermanii altiherbosa*), grass-herb stone-birch forests (*B. varioherbosa*), low-herb stone-birch forests (*B. nanoherbosa*), shrub stone-birch forests (*B. fruticosa*) and dwarf-shrub stone-birch forests (*B. fruticulosa*).

The syntaxa distinguished were compared with the classificational units of the other authors. The diagnostic features of the syntaxa were given. The stone-birch forests species diversity, community structure, ecological peculiarities and geographical distribution were discussed.