

**ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА
СЕВЕРНЫХ КАМЕННОБЕРЕЗНЯКОВ
НА ПРИМЕРЕ *BETULETUM LANATAE
PUMILAE-PINOSUM VARIOHERBOSUM*
(МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Т.А. Москалюк

*Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова ДВО РАН
692533, Приморский край, Уссурийский район, пос. Горнотаежное*

Береза каменная (*Betula ermanii**) занимает обширную территорию на Дальнем Востоке и юге Восточной Сибири, ограниченную 37–61° с. ш. и 108–170° в. д. В связи с высокой требовательностью к влажности воздуха почти весь ареал каменноберезовой формации располагается в Притихоокеанском меридиональном поясе по В.Л. Комарову (1927). В Магаданской области каменноберезовые леса растут в пределах 50-километровой полосы вдоль побережья Охотского моря (рис. 1), лишь отдельные деревья и группы березы шерстистой (*Betula lanata*) встречаются в 150 км от моря, доходя до водораздела рек Охотского бассейна (Хохряков, 1971). Площадь каменноберезняков составляет около 40 тыс. га, или менее 1 % лесопокрытой площади региона (Стариков, 1958).

Реликтовое происхождение, таксономическая внутривидовая неоднородность, своеобразие ценозов и другие особенности вызывали и вызывают постоянный интерес к березе каменной и ее сообществам. Тем не менее до настоящего времени слабо изучены фи-

* Дальневосточными ботаниками (Сосудистые растения ..., 1996) *Betula ermanii* Cham. (*Betulaceae*) рассматривается как сборный вид, состоящий из собственно *B. ermanii* Cham. и *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. В материковой части ареала каменноберезняков, в том числе в Магаданской области, растет *Betula lanata* (по: Шемберг, 1986 – *B. ermanii* Cham. subsp. *lanata* (Regel) A. Skvorts.).

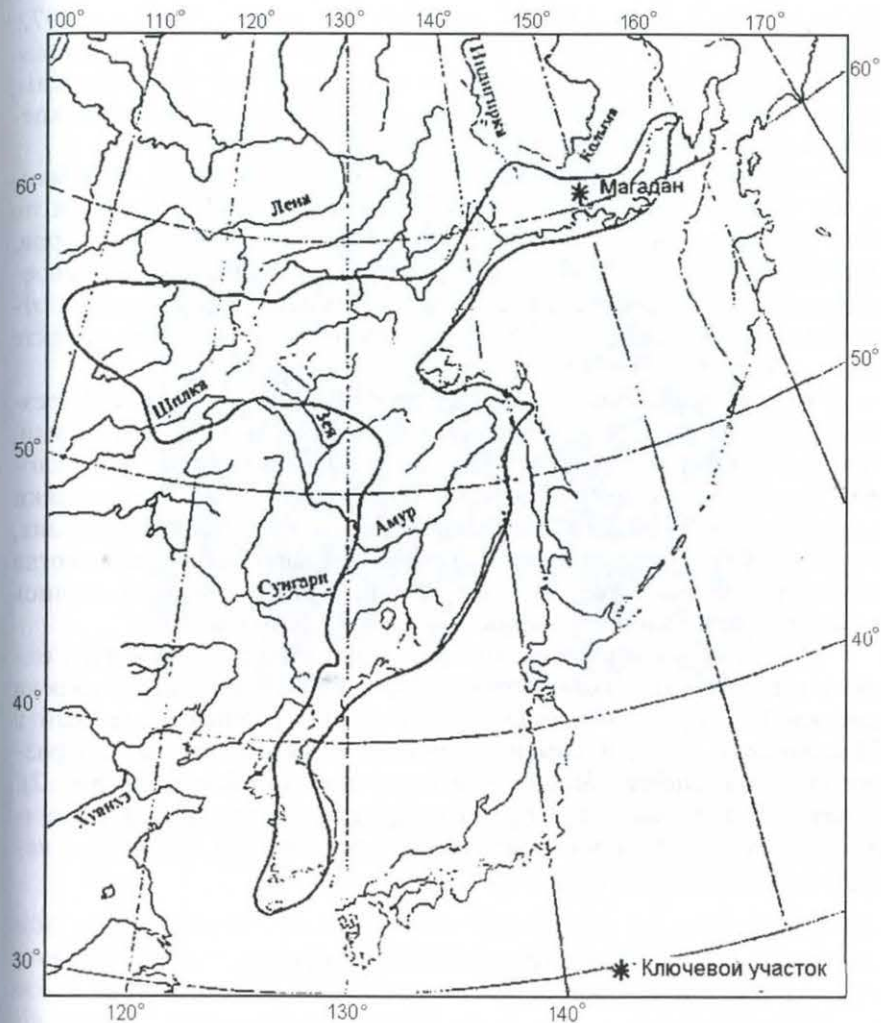


Рис. 1. Ареал *Betula lanata* по В.Н. Васильеву (1942) и ключевой участок в Северном Охотоморье

тоценотические особенности как коренных, так и вторичных каменноберезняков, отсутствуют данные по влиянию на них антропогенного фактора. Лучше других во всех отношениях исследованы классические каменноберезняки Камчатки (Hulten, 1928; Павлов,

1936; Васильев, 1941, 1942; Елагин, 1961; Алексеев, Шамшин, 1972; Кабанов, 1972; Шамшин, 1972, 1979, 1999; и др.), где они представлены на больших площадях по горным склонам и речным террасам, с максимальным разнообразием типологического состава насаждений и флоры своих реликтовых спутников.

Меньше других изучены магаданские каменноберезняки, наиболее близкие по своему облику к камчатским. Информация по ним фрагментарна (Стариков, 1958; Науменко, 1969; Котляров, 1969, Хохряков, 1971, 1985 и др.), хотя именно они придают своеобразие растительности Северного Охотоморья, а роль их, как отмечает А.П. Хохряков (1979, 1989), в биогеоценотическом аспекте выше и сложнее, чем любых других ценозов.

Как и преобладающая часть лиственничников, каменноберезняки сильно расстроены лесными пожарами и лесозаготовками. Антропогенные последствия усугубляются их локализацией на склонах южных экспозиций. Спелые и перестойные каменноберезняки представлены разобщенными участками на небольших площадях, но и среди них вряд ли можно найти насаждения, которые никогда не были пройдены огнем, реже — рубкой. Лучше всего сохранились каменноберезняки в труднодоступных и влажных местах.

В данной работе рассматривается ценотическая структура одного из пройденных выборочной рубкой в 50-е годы прошлого века насаждений, представляющего собой самый распространенный в Магаданской области каменноберезняк кедровостланиковый разнотравный (*Betuletum lanatae pumilae-pinosum varioherbosum*, рис. 2). Объект исследований подобран в результате осмотра многочисленных лесных участков во время полевых экспедиций и работы с лесоустроительными материалами.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В выбранном ценозе была заложена постоянная пробная площадь размером 50 x 50 м². Таксационно-лесоводственное и геоботаническое описание выполнены в соответствии с методическими указаниями В.Н. Сукачева (1972; Сукачев, Зонн, 1961) и А.И. Уткина (1974, 1982; и др.). Детально описаны местоположение и экологические условия ценоза и окружающих ландшафтов, выявлен полный флористический состав и дана характеристика каждой ценопопуляции, зарисованы в масштабе 1:100 все ярусы, сделан сплош-

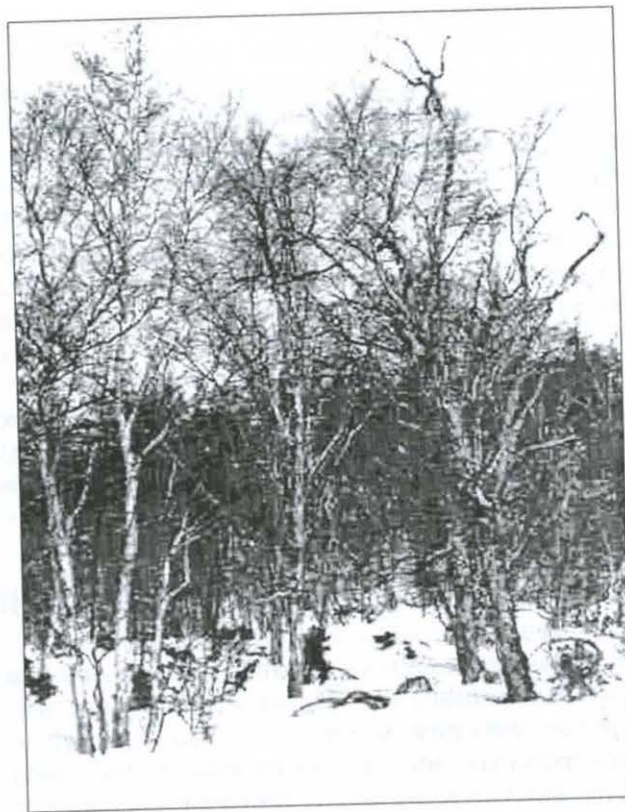


Рис. 2. Каменноберезняк кедровостланиковый разнотравный ранней весной. Из-под снега начинают появляться ветви кедрового стланика

ной переписи древостоя и подраста с указанием жизненного состояния особей. К древостою отнесены деревья толще 5,0 см. Расчеты всех показателей производились по таксационным нормативам для Дальнего Востока (Справочник..., 1955, 1990; Свалов, 1982).

При изучении пространственной структуры фитоценозов нами использовались методические разработки Н.В. Дылиса (1969, 1974) и Б.Н. Норина (1987а,б,в). Основными ценоэлементами были приняты для всего фитоценоза — парцеллы, для почвенного покрова — микрогруппировки. Под парцеллами, согласно определению Н.В. Дылиса (1974), понимаются элементарные части горизонтального расчленения биогеоценоза, обособленные на всю вертикальную

толщю сообщества. Они отличаются друг от друга составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена. В то же время между ними существует глубокая взаимосвязь, главная роль в регулировании которой принадлежит эдификатору ценоза. *Микрогруппировка* в нашем применении полностью совпадает с определением конгрегации Н.А. Миняева (1963) и соответствует более поздней трактовке П.Д. Ярошенко (1968). Она представляет собой группировку растений напочвенного покрова без разделения его на травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Выделение микрогруппировок осуществлялось по принципу однородности видового состава и проективного покрытия; учитывались габитус и фенологическое развитие растений в разных условиях произрастания. Минимальная площадь выделения (минимум-ареал) — 0,5 м². Латинские названия видов указаны по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996).

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЙ

Приведенная ниже характеристика условий произрастания и ярусности исследованного ценоза может показаться излишне детальной. Это связано с тем, что ценотическая структура сообществ является интегральным показателем взаимодействия многочисленных факторов, каждый из которых, даже самый малозначимый, играет определенную роль в жизнедеятельности биогеоценоза. И эта роль обязательно находит отражение в формировании ценотической структуры, входя в число признаков, обеспечивающих объективное вычленение конкретных ценоэлементов-парцелл.

Местоположение и эдафические условия

Изученный камменноберезняк расположен в верховье распадка (400–450 м над ур. моря) в водосборном бассейне р. Дукча, в 30 км к северо-западу от г. Магадан на макросклоне юго-юго-восточной экспозиции южного отрога Хасынской гряды. Уклон поверхности участка небольшой — 20–25°. С запада и севера он резко увеличивается до 45–50°, в связи с чем верховье распадка с двух сторон как бы

ограничено откосами макросклона. Откосы защищают ценоз от холодных северных ветров и экранируют на него потоки дополнительного солнечного тепла.

Из-за транзита талых и дождевых вод одновременно с двух откосов влагообеспеченность данной части распадка гораздо выше, чем любого другого места склона. Вдоль западной стороны камменноберезняка, в 10–20 м от откоса, проходит тальвег распадка. В него врезано узкое русло ручья. Летом ручей пересыхает гораздо реже, чем в лощинах стока на этом же макросклоне. Со стороны северного откоса, в углублении рядом с местом перегиба склоновой поверхности, образовалось маленькое — около 20 м² — озерцо, окруженное замшелыми камнями. В нем даже в очень засушливую погоду стоит вода.

Высокая влажность местообитания служит естественной защитой камменноберезняка от пожаров. Если пожар когда-то и был здесь, то слабой интенсивности, так как в сообществе хорошо сохранился кедровый стланик — самая горимая лесообразующая порода на Крайнем Севере. Камменноберезняк выглядит оазисом на фоне безлесья гарей разных лет и фрагментов послепожарных сообществ. Последние представлены разобщенными зарослями кедровостлаников в верхней части склона, криволесьями ольховника — по седловинам, заболоченными лиственничными редколесьями и ерниками — в нижней части и у подножия. Выше описываемого ценоза по каменистым россыпям растут одиночные кусты и небольшие куртины кедрового стланика и ольховника камчатского с редко стоящими деревьями березы и лиственницы.

На большей части территории распадка поверхность слегка вогнутая, к востоку она постепенно переходит в выпуклую, а камменноберезняк сменяется зарослями *Pinus pumila*. Для микрорельефа, который во многом определяет размещение растений в ценозе, характерны руслообразные впадины, по которым несутся паводковые потоки, и две формы микроповышений. У впадин сильно сглажены края и выровнены днища; для наиболее выработанных характерны узкие промоины. Одна форма микроповышений представлена грядами, ориентированными вдоль склона и плавно чередующимися с вышеуказанными впадинами, вторая образована единичными прерывистыми террасами, расположенными поперек склона. Разница высот элементов микрорельефа варьирует в пределах 1,0 м, а ширина — от 1,0 до 5,0 м.

Характеристика ярусов

Древостой разновозрастный, двухъярусный, представлен *Betula lanata* и небольшой примесью *Larix cajanderi* Mayr (табл. 1). Между ярусами выявлена большая разница по возрасту. В 50-е годы прошлого столетия лес был пройден выборочной рубкой, а потом частично — огнем. Во время лесозаготовки была вырублена лиственница в возрасте от 70 до 194 лет и единично — береза.

Таблица 1

Таксационные показатели современного и вырубленного древостоя*

Состав, порода	Средние		А, лет	N, экз./га	Сомкнутость	Класс бонитета	Полнота**	S, м ² /га	M, м ³ /га
	D, см	H, м							
10Бз+Л	17,1	9,2	-	584	0,75	V	0,55	13,3	87,4
<i>Betula lanata</i> :									
1-й ярус	29,0	11,8	120	160	-	V ³	0,43	10,4	73,7
2-й ярус	8,5	6,7	40	396	-	V	0,10	2,2	7,8
<i>Larix cajanderi</i> ,	18,3	12,5	70	28	-	V	0,02	0,7	5,9
в т.ч. вырубленная	28,6	12,8	141	144	-	V	0,32	18,4	124,8

* Символы таксационных показателей древостоев, принятые в таксации: D — диаметр ствола на высоте 1,3 м от шейки корня, H — высота дерева, S — сумма площадей сечений стволов на 1 га, А — возраст, лет, N — число деревьев на 1 га, M — запас стволовой древесины на 1 га.

** Полнота березы рассчитана через площадь сечения стволов по таблице полнот, составленной В.А. Шамшиным (1972) для каменноберезняков Камчатки.

Первый ярус образуют старые — 100 и более лет — деревья березы и лиственница. Стволы берез суковатые, корявые, часто с морозобоями, дуплами, плодовыми телами дереворазрушающих грибов, в наростах; в нижней части крон нередко стволы расходятся между собой на 2–3 м. Кроны раскидистые, с сильно развитым скелетом, начинаются в 3–4 м от земли — сразу над пологом *Pinus pumila*.

Деревья *Larix cajanderi* немногочисленны (рис. 3, а), не старше 80 лет. У некоторых имеются пороки, приобретенные в раннем возрасте во время лесозаготовки (многовершинность, обдир коры, сильное искривление стволов и пр.). Для неповрежденных лиственниц характерны прямые, хорошо очищенные от сучьев стволы. Они более сбежистые, чем у лиственницы в пойме. У самых больших деревьев кроны конусовидные, правильной формы, у растущих под пологом — однобокие флагообразные или плоские.

Второй ярус, или полог по В.Н. Сукачеву (Сукачев, Зонн, 1961), сформирован молодым поколением *Betula lanata*. Возраст его совпадает со сроком рубки — 40–50 лет. В ненарушенных каменноберезняках возобновление, как правило, неудовлетворительное (Стариков, 1958; Шамшин, 1999; и др.), потому вполне естественно отсутствие в исследованном ценозе деревьев моложе 100 и старше 50 лет.

Для молодых деревьев, в отличие от материнских, характерно куртинное размещение, что объясняется обильным семеношением вида и последующим массовым появлением подроста на участках с покровом, нарушенным при валке и трелевке деревьев, а также в местах скопления валежной древесины.

У большинства деревьев ровные, стройные стволы с гладкой корой. Высокая густота куртин деревьев и подлеска обусловили хорошее очищение стволов от сучьев. В то же время кроны разрежены, с тонкими ветвями. Нередко от одного основания отходят по 2–4 особи разного жизненного состояния. Лучшим развитием отличаются березы возле пней и на разлагающихся порубочных остатках и валеже.

Подрост представлен березой шерстистой в количестве около 880 экз./га, преимущественно крупномерный (табл. 2), размещение по площади неравномерно-групповое. Деревца ниже 1,0 м составляют менее 3,0 % от общего числа. Средняя высота подроста — 4,1 м. Распределение по высоте сравнительно равномерное, на каждую группу высот приходится от 5 до 10 % общего количества подроста. Около 12 % молодого поколения имеют высоту стволика 6,5–7,5 м и диаметр на высоте 1,3 м — 4,5–5,0 см. Многие из них — отставшие в росте особи второго яруса.

Выражена приуроченность подроста к участкам с сильно разреженным напочвенным покровом (куртины молодых деревьев,

Таблица 2

Распределение подроста *Betula lanata* по группам высот в зависимости от жизненного состояния особей (в %)

Состояние подроста	Группы высот, м							Итого	
	0,25–0,50	0,51–1,00	1,01–1,50	1,51–2,00	2,01–2,50	2,51–3,00	> 3 м	экз./га	%
Благонадежный	8	16	80	48	80	84	552	868	99,5
Сомнительной жизненности	0	4	0	0	0	0	0	4	0,5
Итого растущего	8	20	80	48	80	84	556	872	100
Усохший	0	0	0	0	0	8	12	20	

Подрост лиственницы высотой до 1,5 м единичными деревцами растет по опушке леса; он тоже угнетен — прирост побегов составляет всего 5–10 см.

Подлесок образуют *Pinus pumila* — сомкнутость 0,7 и *Sorbus sambucifolia* — сомкнутость 0,3 (рис. 3,б).

Столь высокая сомкнутость кедрового стланика — предельная под пологом леса. Этот вид известен своим светолюбием (Моложников, 1975; Меженный, 1976; Хоментовский, 1995; и др.), и интенсивное формирование второго яруса древостоя привело к сильному угнетению оказавшегося под ним стланика. В наиболее затененных местах наблюдается усыхание как отдельных ветвей, так и целых особей стланика.

П.А. Хоментовский (1995, с. 48), описывая *Pinus pumila* в лесах Камчатки, отмечает, что «... здесь он чаще формирует не подлесок, а самостоятельные куртины — по вершинам холмов, на бровках и уступах склонов...». То же самое характерно и для магаданских каменноберезняков. Из-за их небольшой сомкнутости и приуроченности к горному рельефу стланик расселяется и в них, предпочитая разные выпуклости, но при этом сохраняет свою обособленность. В исследованном ценозе он образует заросли на расположенных вдоль склона грядобразных микроповышениях.

В ценопопуляции *Pinus pumila* выделены две возрастные группы. Возраст старшей — самый высокий, какой только бывает в Северном Охотоморье, — от 200 до 300 лет, младшей — около 120–160 лет.

Многие особи старшей группы были когда-то одним кустом, но в результате полегания и укоренения толстых стволов, последующего отмирания базальных частей полностью утратили связь друг с другом. Ветви 2-го порядка, отходя на разном расстоянии от основания стелющегося ствола (ветви 1-го порядка), растут не под углом к поверхности почвы, как на открытом месте, а почти вертикально. По размерам и структуре побегов они сходны со скелетными ветвями стланика младшей возрастной группы. «Ствол», от которого отрастают эти ветви, погребен в подстилке и делювиальных наносах, а сверху полностью или частично закрыт напочвенным покровом. Начало основания у большинства особей можно определить только раскопкой. В итоге создается обманчивое впечатление однородности строения и распределения подлеска на всей площади ценоза, а микроповышения под зарослями стланика кажутся более высокими, чем на самом деле.

Для стланика младшей возрастной группы характерны кусты чашевидной формы с мощными скелетными ветвями. Они, как правило, приурочены к самым большим и старым пням. Нередко нижняя часть ветви-ствола лежит на земле, оплетая пень по окружности, а верхняя поднимается вверх на ту же высоту, что и остальные ветви.

Содоминант кедрового стланика — рябина бузинолистная — не плодоносит и не образует кустов; хорошо развита на прогалинах, где ее сомкнутость достигает 1,0, а высота — 2,5 м. Средняя высота рябины — 1,5 м. По руслам стока рябина отсутствует даже на открытых местах. Нет ее и в густых куртинах березы и зарослях стланика. С последними рябина лишь соприкасается кронами или заходит с прогалин под высоко поднятые ветви стланика.

Другие виды подлеска — *Spiraea beauverdiana* и *Lonicera edulis* — сильно угнетены, растут одиночными побегами и чахлыми кустиками высотой не более 0,5 м. По всему распадку в самых влажных нанопонижениях, но при условии незначительного затенения единичны деревца *Salix bebbiana* высотой до 6 м.

Напочвенный покров отличается очень высокой мозаичностью (рис. 3,в) и разнообразием состава растений. Для него обычны микрогруппировки, типичные и для каменноберезняков, и для кедровостланиковых сообществ, и для лиственничников. Общим условием, определяющим формирование напочвенного покрова, являются хорошая влагообеспеченность, высокая трофность почв и как следствие доминирование в нем евтрофов и мезофитов, а кое-где и гигрофитов. Высокое варьирование освещенности в свою очередь обусловило крайне неравномерное проективное покрытие растений — от 5 (заросли стланика) до 100 % (прогалины).

Как и в классических каменноберезняках Камчатки, в каменноберезняке распадка широко представлено крупнотравье: *Aconitum ajanense* и *A. delphinifolium*, *Aruncus dioicus*, *Atragene ochotensis*, *Angelica saxatilis*, *Dryopteris expansa*, *Veratrum oxysepalum* и др.; узкими полосками вдоль временных ручьев сплошным ковром растут *Claytonia acutifolia*, *Saxifraga nelsoniana* и *Epilobium hornemannii*, местами — *Polemonium boreale*. Около 45 % площади ценоза занято микрогруппировками, в которых доминируют указанные виды.

При высокой влажности почв под кедровым стлаником и на тех участках, где росла или растет лиственница, располагаются микрогруппировки с доминированием *Lycopodium annotinum* и бореального мелкотравья с проективным покрытием от 10 до 90 %.

Обилие плауна часто достигает cop^{2-3} . Из мелкотравья обычны *Chamaepericlymenum suecicum*, *Coptis trifolia*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus chamaemorus*, *Trientalis europaea*. По-всеместно растут *Carex pallida* и *Phegopteris connectilis*.

Общее проективное покрытие мхов не превышает 1% — ими густо покрыты лишь камни на сырых днищах временных водотоков и основания стволов старых берез. Лишайники отсутствуют вовсе.

ПАРЦЕЛЛЯРНАЯ СТРУКТУРА

Фитоценозу вышеописанного каменноберезняка свойственна хорошо выработанная парцеллярная структура (см. рис. 3), обусловленная совместным произрастанием двух сильных эдификаторов — *Betula lanata* и *Pinus pumila*. В процессе эволюции у каждого из них сложилась собственная свита видов-спутников. Оба вида — представители флористического тихоокеанского комплекса. Сформировавшись при высокой гумидности климата, они характеризуются большим экологическим сходством: свето- и теплолюбивы, не выносят застойного переувлажнения. При этом стланик экологически более пластичен, чем береза: он менее требователен к влажности и плодородию почв. Но при общем дефиците самого важного на Крайнем Севере экологического фактора — тепла ни тот, ни другой не в состоянии полностью подавить эдификаторные начала друг друга и при малейшем ухудшении по отношению к себе эдифических условий уступают свои позиции. Произрастая совместно в условиях достаточной влагообеспеченности (распадки, ложины и ложбины стока), они образуют высокопродуктивные ценозы, сохраняя свою самобытность в соответствующих ценоэлементах-парцеллах.

По видовому составу и эколого-ценотическим характеристикам парцеллы исследованного ценоза достаточно четко распределяются на типичные для каменноберезовой и кедровостланиковой формаций (табл. 3).

Характеристика парцелл

Каменноберезовые парцеллы: каменноберезовая крупнотравная (19,4% от площади ценоза), каменноберезовая с рябиной разно-

Таблица 3

Основные характеристики парцелл в каменноберезнике кедровостланиковом разнотравном

Парцеллы	Площадь, %	Древостой			Подлесок виды*	Полесок сомкнутость	Напочвенный покров		
		Вид, N (экз./га)	D, см	H, м			сомкну- тость крон	фонообразующие и характер- ные микрогруппировки**	Проек- тивное покры- тие, %
Каменноберезовые парцеллы									
Коренные:									
Каменноберезовая крупнотравная	19,4	Бз, до 50	29,0	11,8	0,5	Рб, Ив	0,1	крт, рт-ос, вн с имр, гтрф	90
Каменноберезовая с рябиной разно- травно-осоковая	15,6	Бз, 100-200	29,0	11,8	0,7	Рб, Сп, Жм	0,5	рт-ос, ос со штн	100
Рябиновая с березой разнотравная	10,5	Бз, ед.	29,0	11,8	0,6	Рб	0,8	крт рж, млктр-плн с бкн рж	40
Каменноберезовая с кедровым стлаником и рябиной осоково- папоротниковая	5,9	Бз, до 50	17,1	9,2	0,6	Кс, Рб, Сп, Жм	0,5	ос-ппр с вн, рт-ос, млктр-плн с бкн рж	70
Производная Каменноберезовая с кедровым стлаником мелкотрав- ная редкопокровная	21,0	Бз, >500	8,5	6,7	1,0	Кс (моложе 160 лет)	0,6	млктр рп	10
Коренная Кедровостланиковая с березой мелкотравно-плауновая	24,7	Бз, до 50	29,0	11,8	0,6	Кедровостланиковые парцеллы		млктр-плн рж с бкн, млктр рп, млктр-мн, дрн с мрт рж	50
Производная Кедровостланико- вая с листовенницей и березой мелкотравно-моршковая ред- копокровная	2,9	Бз, ед. Лц, >500	8,5 8,3	6,7 12,5	0,6	Кс (моложе 160 лет)	0,9	мршк рп	30
В целом для ценоза	100	10Бз+Лц	17,1	9,2	0,75	Кс, Рб	0,7	млктр-плн с бкн рж, крт	70

* Види: Бз — береза шерстистая, Лц — листовница, Кс — кедровый стланик, Рб — рябина, Сп — спирея, Жм — жимолость.
** Микрогруппировки: млктр-плн с бкн рж — мелкотравно-плауновая с буквином разреженная, крт — крупнотравная, крт рж — крупнотравная разреженная, рт-ос — разнотравно-осоковая, вн с чмр — вейниковая с чемерицей, ос-ппр с вн — осоково-папоротниковая с вейником, ос со штн — осоковая со шитовником, млктр рп — мелкотравная редкопокровная, млктр-мн — мелкотравно-майничная, мршк рп — моршковая редкопокровная, дрн с млктр рж — дёрновая с мелкотравьем разреженная, гтрф — гитрофильная. Жирным шрифтом в ячейках выделены фонообразующие микрогруппировки.

травно-осоковая (15,6 %), рябиновая с березой разнотравная (10,5 %) и каменноберезовая с кедровым стлаником и рябиной осоково-папоротниковая (5,9 %) — коренные, характерные для климаксовых насаждений. Именно ими во многом определяется облик высоко-травных каменноберезняков в разных частях ареала, но соотношение их площадей в ценозах может быть иным. По классификации Н.В. Дылиса (1969) к основным, то есть преобладающим по площади, относятся первые две парцеллы из числа коренных. Каменноберезовая с кедровым стлаником мелкотравная редкопокровная парцелла — производная, сформировалась на месте одной из кедровостланиковых, нарушенных при вырубке. Занимая 21 % площади ценоза, она тоже входит в число основных.

Каменноберезовые крупнотравная и с рябиной разнотравно-осоковая парцеллы — почти самостоятельные фрагменты фитоценозов с хорошо выраженными чертами группы разнотравных каменноберезняков (*Lanatae-Betula herbosa*) по Н.Е. Кабанову (1972). Для обеих парцелл характерны кривоствольный разреженный древостой, преимущественно спелого и перестойного возраста, и сильно развитый травяной ярус.

Каменноберезовая крупнотравная парцелла формируется в самых влажных местах — ложбинках стока, выложенных понижениях. Большими — до 100 м² — участками вытянутой формы она ориентирована вдоль склона. В древостое только береза. Древостой перестойный, сильно разрежен; стволы деревьев нередко наклонены, вынося края крон за пределы парцеллы. Под них заходят кроны кедрового стланика из смежной кедровостланиковой с березой мелкотравно-плауновой парцеллы.

В подлеске единичны *Sorbus sambucifolia* и *Salix bebbiana*.

Травостой достигает 1,5 м высоты, напоминая камчатское высокотравье. Проективное покрытие — 90—95 %. В начале вегетационного сезона в парцелле высоко обилие *Trollius membranostylis*. Летом доминируют *волжанка* (обилие cop^{2-3} по шкале Друде), *Aconitum ajanense* (cop^1) и чемерица ($sp-cop^1$), кое-где встречаются *Chamerion angustifolium*, клейтония и *Calamagrostis langsdorffii*. В менее влажных местах обилие вейника увеличивается.

Фонообразующая микрогруппировка парцеллы и одна из самых характерных микрогруппировок каменноберезовых лесов — *крупнотравная*. Она приурочена к наиболее освещенным вогнутым центральным частям ложбинок. Рядом с ней, как правило, распо-

ложена *разнотравно-осоковая* микрогруппировка, а на более влажных и менее освещенных местах — столь же характерная для каменноберезняков — *вейниковая с чемерицей*. Лишь в этой парцелле выделена *гигрофильная* микрогруппировка. Она занимает самые глубокие понижения, где летом долго стоит или течет вода.

Плаун годичный и мелкотравье: майник, коптис, фиалка (*Viola epipsiloides*), линнея и др. — встречаются по границе с кедровостланиковыми парцеллами. Обилие их в целом не превышает *sol*.

Каменноберезовая с рябиной разнотравно-осоковая парцелла формируется в наиболее светлых и сухих местах. Поверхность ее более ровная, а уклон даже несколько меньше, чем в предыдущей парцелле. Древостой разреженный, спелого и перестойного возраста; единичен тонкомер. В подлеске доминирует рябина (сомкнутость 0,5), единичны угнетенные особи спиреи Стевена и жимолости съедобной. Главная особенность парцеллы — очень густой и разнообразный по видовому составу травяной ярус, в котором преобладают осоки. В отличие от травостоя каменноберезовой крупнотравной парцеллы он менее высокий. Лишь здесь кое-где по подросту вьется *Atragene ochotensis*. Фонообразующая микрогруппировка — *разнотравно-осоковая*; она единственная, в которой хорошо обособлены три подъяруса. Высота верхнего, состоящего из сильно угнетенного, редкого крупнотравья (*Aruncus dioicus*, *Angelica saxatilis*, *Veratrum oxysepalum* и *Calamagrostis langsdorffii*), — 0,7—0,8 м, проективное покрытие — 3—5 %. В среднем, самом густом подъярусе высотой 0,3—0,4 м доминируют *Carex pallida* (обилие cop^2) и *Geranium erianthum* (cop^1). Из других видов обычны *Aconitum delphinifolium* (*sp*) и *Phegopteris connectilis* (*sol-sp*), угнетенные особи крупнотравья. Высокая степень задернения осок сдерживает разрастание нижнего подъяруса, образованного сильно разреженным мелкотравьем: седмичником, майником, линнеей, *Stellaria fenzlii*, коптисом и плауном.

Участки с кочковатым нанорельефом под кронами старых берез занимает одна из характерных микрогруппировок — *осоковая со щитовником*. Вайи щитовника образуют большие вазы высотой до 0,6 м. Они — первое, что бросается в глаза при описании микрогруппировки и парцеллы в целом. Под сомкнутыми вайями отсутствуют иные растения.

Рябиновая с березой разнотравная парцелла занимает наименее влажные прогалины. Под редко стоящими березами *Sorbus sambucifolia* образует густой подлесок сомкнутостью

от 0,5 до 1,0 и высотой 2,0—2,5 м. Парцелла чаще всего располагается в экотоне между «каменноберезовыми» и «кедровостланиковыми» парцеллами, т. е. является буферной. Поэтому ее фонообразующие микрогруппировки — *крупнотравная разреженная*, *мелкотравная редкопокровная* и *мелкотравно-плауновая с букovníком разреженная* — характерны как для каменноберезняков, так и для кедровостланиковых зарослей.

Каменноберезовая с кедровым стлаником и рябиной осоково-папоротниковая парцелла небольшая по площади, но занимает достаточно крупные участки (см. рис. 3, в) со слегка вогнутой поверхностью, поэтому отличается более высоким увлажнением, чем предыдущая парцелла, и как следствие обилием папоротников, в первую очередь *Dryopteris expansa*. Древостой разрежен, спелого возраста. В подлеске средней густоты *Pinus pumila* и *Sorbus sambucifolia*, единичны *Spiraea beauverdiana* и *Lonicera edulis*. Фонообразующая микрогруппировка — *осоково-папоротниковая с вейником*. Под кедровым стлаником она сменяется *разнотравно-осоковой с плауном* или *мелкотравно-плауновой с букovníком разреженной* и *мелкотравной редкопокровной* группировками.

Производная каменноберезовая с кедровым стлаником мелкотравная редкопокровная парцелла приурочена к разного рода микроповышениям. Молодые деревья вместе с единичными старыми образовали высокосомкнутый полог и сдерживают развитие нижних ярусов.

В подлеске, состоящем из кедрового стланика, как и в древостое, преобладает младшее поколение. Он густой, но в связи с сильным затенением жизненность его понижена — кроны кустов разрежены, на побегах ключьями висит сухая хвоя прошлых лет; максимальный возраст хвоинок 5 лет. Следует отметить, что при оптимальной освещенности он достигает 7—8 лет.

Напочвенный покров редкий (проективное покрытие 5—10 %). Крупнотравье отсутствует. Фон создает типичная для кедровостланиковых ценозов *мелкотравная редкопокровная* микрогруппировка.

По типу восстановления данная парцелла относится к демулационным. Несмотря на то что эдификатором здесь является *Betula lanata* и с повышением возраста молодого поколения березы, позиции стланика еще больше ослабнут, в будущем, учитывая приуроченность парцеллы к повышенным элементам микрорельефа и более долговечный цикл жизни *Pinus pumila*, к последнему опять вер-

нутся эдификаторные функции. Парцелла вновь станет *кедровостланиковой с березой мелкотравно-плауновой*.

Кедровостланиковые парцеллы. К ним относятся всего две парцеллы: кедровостланиковая с березой мелкотравно-плауновая и кедровостланиковая с лиственницей (коренная) и березой мелкотравно-морошковая редкопокровная (производная). Совместно они занимают 27,6 % площади ценоза и приурочены к разного рода повышениям. Сомкнутость стланика в них 0,8—1,0.

Кедровостланиковая с березой мелкотравно-плауновая парцелла — самая большая в ценозе — занимает 24,7 % площади. Как и коренным каменноберезовым парцеллам, ей присуща высокая степень обособленности. Главный эдификатор — *Pinus pumila*, представлен зарослями старшей возрастной группы. *Betula lanata* образует сильно разреженный древостой перестойного возраста.

В напочвенном покрове фон создает *мелкотравно-плауновая с букovníком разреженная* микрогруппировка (проективное покрытие около 50 %). В наиболее затененных местах она переходит в аналогичную по видовому составу *мелкотравную редкопокровную*. Только в этой парцелле встречаются небольшие — по 1—2 м², типично бо-реальные микрогруппировки: *мелкотравно-майниковая* и *дереновая с мелкотравьем*.

Кедровостланиковая с лиственницей и березой мелкотравно-морошковая редкопокровная парцелла — самая маленькая, занимает — 2,9 % площади. В ней вместе растут *Pinus pumila*, *Larix cajanderi* и *Betula lanata*. Стланик и береза представлены младшими поколениями. Только здесь выделены и создают фон микрогруппировки, в которых растет морошка с проективным покрытием 20—30 %. Как и производная «каменноберезовая» парцелла, относится к демулационным. Со временем место эдификатора в ней займет лиственница, и парцелла превратится в обычную для влажных березово-лиственничных ценозов *лиственничную с березой и кедровым стлаником мелкотравную*.

Заключение

В Северном Охотоморье каменноберезовая формация представлена кустарниковой группой типов леса — *Betuleta lanatae fruticosa*, а самым распространенным каменноберезняком является *Betuletum*

lanatae pumilae-pinosum varioherbosum. Слабонарушенные ценозы указанного типа леса обладают хорошо выработанной парцеллярной структурой: из 7 выделенных парцелл только 2 — производные. В структуре ценозов четко отражены средообразующие функции лесообразующих пород, особенности экотопа и направленность сукцессионного процесса.

По видовому составу и эколого-ценотическим характеристикам парцеллы достаточно четко распределяются на характерные для каменноберезовой и кедровостланиковой формаций и обладают высокой самостоятельностью. Соотношение состава и обилия подчиненных видов в парцелле отражает степень проявления видами-эдификаторами средообразующих свойств.

В каменноберезовых парцеллах, особенно приуроченных к экотопам с вогнутой поверхностью, господствует крупнотравье и высоко сходство с сообществами *Betuleta altoherbosa*. В кедровостланиковых парцеллах фонообразующими являются мелкотравные и плауновые микрогруппировки.

По типу восстановления производные парцеллы относятся к демулационным. В них интенсивно протекают лесообразующие процессы и налицо усиление роли одних эдификаторов и ослабление других.

Литература

- Алексеев В.А., Шамшин В.А. Об экологии и структуре каменноберезовых лесов Камчатки // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 9. С. 1055-1068.
- Васильев В.Н. Каменная береза (*Betula Ermani* Cham. s. l.) (Экология и ценология) // Бот. журн. 1941. Т. 26, № 2-3. С. 172-208.
- Васильев В.Н. К систематике и географии дальневосточных берез // Ботан. журн. 1942. Т. 27, № 1-2. С. 3-19.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с.
- Дылис Н.В. Структурно-функциональная организация биогеоценотических систем и ее изучение // Программа и методика биогеоценотических исследований. М.: Наука, 1974. С. 14-23.
- Елагин И.Н. В каменноберезниках Камчатки // Природа. 1961. № 1. С. 106-1078.
- Кабанов Н.Е. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М.: Наука, 1972. 137 с.
- Комаров В.Л. Флора полуострова Камчатки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1927. Т. 1. 339 с.; 1929. Т. 2. 344 с.

- Котляров И.И. Северная материковая часть (Магаданская область) // Леса Дальнего Востока. М.: Лесн. пром-сть, 1969. С. 199-211.
- Меженный А.А. Некоторые особенности морфогенеза и экологии хвойных и распространение их на Северо-Востоке Азии // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 64-79.
- Миняев Н.А. Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 262 с.
- Моложников В.Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М.: Наука, 1975. 203 с.
- Науменко З.М. Леса Магаданской области // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 701-714.
- Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Ботан. журн. 1987а. Т. 72, № 9. С. 1161-1173.
- Норин Б.Н. Ценоячейка, синусия, ценом, растительное сообщество, проблемные вопросы теории фитоценологии // Ботан. журн. 1987б. Т. 72, № 10. С. 1297-1309.
- Норин Б.Н. Эдификаторы, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитоценоз, растительность и растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Ботан. журн. 1987в. Т. 72, № 11. С. 1427-1435.
- Павлов Н.В. Березовые леса западного побережья Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1936. Т. 45, вып. 2. С. 130-138.
- Свалов Н.И. Строение листовенничных древостоев Магаданской области и таблицы объемов стволов // Лесная таксация и лесоустройство: межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: СТИ, 1982. С. 42-47.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / под ред. С.С. Харкевича. В 8 т. СПб.: Наука, 1985-1996.
- Справочник таксатора / сост. Н.В. Ефимов. Хабаровск, 1955. 133 с.
- Справочник для таксации лесов Дальнего Востока / отв. сост. В.Н. Корякин. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1990. 526 с.
- Стариков Г.Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 223 с.
- Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избр. тр. Л.: Наука, 1972. Т. 3. 543 с.
- Сукачев В.Н., Зонин С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Уткин А.И. Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценотических исследований. М.: Наука, 1974. С. 281-317.
- Уткин А.И. Методика исследований первичной продуктивности лесов // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. М.: Наука, 1982. С. 59-71.
- Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). Владивосток: Дальнаука, 1995. 227 с.
- Хохряков А.П. О некоторых флористических границах в Магаданской области // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока: мат. симпоз. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. Т. 1-2. С. 159-164.
- Хохряков А.П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 84-96.

Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 398 с.

Хохряков А.П. Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 927 с.

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

Шамшин В.А. Вертикальные градиенты некоторых климатических элементов на Камчатке // Влагодобор и микроклимат лесных биогеоценозов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 55-57.

Шамшин В.А. Каменноберезовые леса Камчатки: биология, экология, строение древостоев. М.: ГЕОС, 1999. 170 с.

Шемберг М.А. Береза каменная (систематика, география, изменчивость). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1986. 176 с.

Ярошенко П.Д. Характер мозаичности растительных сообществ как показатель их смен // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во Владимир. пед. ин-та., 1968. С. 17-20.

Hulten E. Flora of Kamchatka and adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Stockholm, 1928. Ser. 3. Bd. 5, N 2. S. 1-218.