

КЛАССИФИКАЦИЯ СООБЩЕСТВ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА НА СЕВЕРЕ КОРЯКСКОГО ОКРУГА (КАМЧАТСКИЙ КРАЙ)

© 2023 г. В. Ю. Нешатаева^{1,*}, В. Ю. Нешатаев², К. И. Скворцов¹,
Е. Ю. Кузьмина¹, А. П. Кораблёв^{1,**}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова
Институтский пер., 5, Санкт-Петербург, 194021, Россия

*e-mail: vneshatayeva@binran.ru

**e-mail: akorablev@binran.ru

Поступила в редакцию 11.07.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Впервые приведена геоботаническая характеристика сообществ кедрового стланика, распространенных в Олюторском и Пенжинском районах Корякского административного округа Камчатского края. На основании анализа 83 геоботанических описаний разработана эколого-фитоценотическая классификация формации: выделено 10 ассоциаций, 10 субассоциаций и 9 вариантов, отнесенных к 5 группам ассоциаций. Охарактеризованы особенности флористического состава, ценотической структуры, экологической приуроченности и географического распространения сообществ кедрового стланика на юге Корякского нагорья. Почвы под изученными сообществами представлены 5 типами и 7 подтипами.

Ключевые слова: кедровый стланик, стланиковые сообщества, классификация, Корякское нагорье, Камчатский край

DOI: 10.31857/S0006813623110066, **EDN:** APKVFR

Pinus pumila (Pall.) Regel — кедровый стланик, имеет своеобразную жизненную форму, которая значительно отличается как от деревьев, так и от кустарников. Стволы у стланика распростерты, с разветвленной системой ветвей. В долинах Корякского нагорья и на морских побережьях высота особей *P. pumila* достигает 2.5–3.0 м, а в горах, на верхнем пределе распространения стланика, не превышает 40–50 см, при этом диаметр стволов составляет около 12–15 см. Стволы и ветви стланика устойчивы к низким температурам и мощному снежному покрову: они способны полегать под снег и могут образовывать придаточные корни. Его ареал занимает обширные территории от реки Лена на восток до побережья Тихого океана и простирается на север от Корейского полуострова, острова Хонсю, горных массивов Хинган, Сихотэ-Алинь и Тукурингра до южной Чукотки (Tikhomirov, 1949; Kabanov, 1977; Kharkovich, 1984, 1989, и др.). В Камчатском крае, включающем полуостров Камчатка и северную часть Корякского административного округа (АО), общая площадь, занятая сообществами *P. pumila*, составляет около 8.6 млн га (Grushin, 1961). В Японии высотный пояс растительности,

в котором преобладает *P. pumila*, отмечен в высокогорьях двух северных островов, наиболее он выражен на острове Хоккайдо (Tatewaki, 1963; Kobayashi, 1967, 1971; Okitsu, Ito, 1984, 1989; Okitsu, 2003; Yasuda, Okitsu, 2012).

В Камчатском крае, в отличие от северной Японии и Восточной Сибири, *P. pumila* занимает более широкий высотный диапазон: в некоторых районах он распространен от морского побережья до горных тундр (Khomentovskiy, 1995; Neshatayeva, 2011). Кедровый стланик часто занимает сухие и бедные местообитания: каменистые склоны, приморские террасы и песчаные отложения “сухих речек” на полуострове Камчатка. Последние представляют собой временные селевые потоки, стекающие со склонов вулканов во время сильных дождей и снеготаяния. На севере Камчатского края сообщества *P. pumila* преобладают на дренированных равнинах и шлейфах гор (Neshatayeva et al., 2020).

Экология кедрового стланика на Камчатке подробно охарактеризована в работе П.А. Хоментовского (Khomentovskiy, 1995). *P. pumila* имеет широкий экологический ареал и может встречаться как на приморских террасах, так и в гор-

ных лишайниковых тундрах, на каменистых и щебнистых склонах и на перемытых и переветренных отложениях сухих речек. Вид требователен к освещению. В лесах кедровый стланик встречается при сомкнутости древостоя не более 0.5–0.6. При сомкнутости древесного яруса более 0.3 он прекращает семеношение, а при сомкнутости выше 0.7–0.8 постепенно отмирает. К почвенному богатству кедровый стланик не требователен. Семена кедрового стланика созревают в начале сентября; их распространяют кедровка (*Nucifraga caucocatactes kamtschatkensis* Barret-Hamilton), белка (*Sciurus vulgaris jacutensis* Ognev), бурундук и другие животные (Mezhennyu, 1978; Saito, 1983). Урожайными обычно являются каждые 3–4 года.

Цель нашего исследования – выявить ценотическое разнообразие сообществ кедрового стланика на севере Корякского АО (материковая часть Камчатского края). В задачи входили: разработка эколого-фитоценотической классификации сообществ кедрового стланика на севере Корякского АО, анализ их экологической приуроченности, закономерностей высотного распределения и географического распространения, а также сравнение выделенных синтаксонов с данными других авторов, приведенными в литературе. Номенклатура сосудистых растений дана по: Kharkevich (1985–1996); Yakubov, Chernyagina (2004); мхов – по Czernyadjeva (2012), с учетом современных таксономических работ; лишайников – по: Santesson et al. (2004); названия почв даны по: Shishov et al. (2004).

Природные условия района исследований

Территория исследований представляет собой горную страну, образованную Корякским нагорьем с прилегающими депрессиями Парапольского дола и долины р. Пенжины (рис. 1). Абсолютные высоты от 500–700 до 1200–1700 м над уровнем моря; высшая точка – гора Ледяная (2453 м). Климатические условия районов Корякского нагорья и северо-восточного побережья Берингова моря значительно отличаются. Климат приморских районов связан с циклонической деятельностью Берингова моря. Зима продолжительная (6 мес.), холодная: средняя температура февраля –14, –16°C. Зимние суммы осадков до 250–300 мм. Высота снежного покрова 1.0–1.5 м. Лето короткое (июль–август). Средняя температура августа +12°C. В центральных районах Корякского АО климат континентальный, с холодной продолжительной малоснежной зимой и коротким теплым летом. Для Корякского нагорья характерна продолжительная зима (230 дней), средняя температура января и февраля –22°C. Вегетационный период составляет менее 100 дней. Наличие современного оледенения в центральной части Корякского нагорья обусловлено низкими температурами и обилием зимних осадков.

Районы Парапольского дола, нижнего и среднего течения р. Пенжины характеризуются умеренно континентальным климатом, испытывая влияние циклонов Охотского моря. Зима холодная, длится 190 дней; средняя температура февраля –20, –22°C. Зимние суммы осадков – до 250 мм; мощность снежного покрова 50–70 см. Лето короткое, прохладное, средняя температура июля +11, +13°C. Суммы активных температур 650–750°. Повсеместно распространена многолетняя мерзлота (Kondratyuk, 1974).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые данные собраны в 2008–2022 гг. в Олюторском и Пенжинском районах Корякского административного округа Камчатского края. Геоботанические исследования проводили в один и тот же вегетационный период: с середины июля по конец августа. Выполнено 83 геоботанических описания на пробных площадях размерами 10 × 10 м и 33 описания почвенных разрезов и прикопок. Географические координаты описаний и высоту над уровнем моря определяли с помощью навигатора GPS, экспозицию и крутизну склона – с помощью компаса и угломера. Общее проективное покрытие (в %) стланикового яруса, каждого из подчиненных ярусов, покрытие каждого вида травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов оценивали глазомерно.

Условия почвенного увлажнения оценивали в почвенных разрезах и прикопках в соответствии с общепринятой полевой методикой (Kachinskiy, 1970; Mazirov et al., 2012 и др.). Использовали первые четыре ступени (балла) пятиступенчатой шкалы увлажнения: 1 – *сухая почва*: пылит, не холодит руку, сырость не ощущается, 2 – *свежая почва*: холодит руку, не пылит, при высыхании цвет почвы становится светлее, 3 – *влажная почва*: фильтровальная бумага промокает, при высыхании почва заметно светлеет, сохраняет форму, приданную рукой, влажность почвы ощущается при прикосновении, 4 – *сырая почва*: при сжатии превращается в тестообразную массу; непроклеенная бумага промокает, почва смачивает руку, но не просачивается между пальцами.

В качестве показателя почвенного богатства использовали соотношение мощности гумусового горизонта (**A1**) к толщине подстилки (**A0**), или мощности оторфованного, торфянистого или торфяного горизонта (**AT, T**) (Chertov, 1981). При отсутствии гумусового горизонта в расчетах использовали значение **1**. В работах почвоведов Дальнего Востока это соотношение называется “подстильно-гумусовый коэффициент” (Sapozhnikov et al., 1993). Устойчивая корреляция между реальным плодородием почвы и значением подстильно-гумусового коэффициента подтверждена статистическими моделями (Chertov, 1981; Sapozhnikov et al., 1993; Ко-

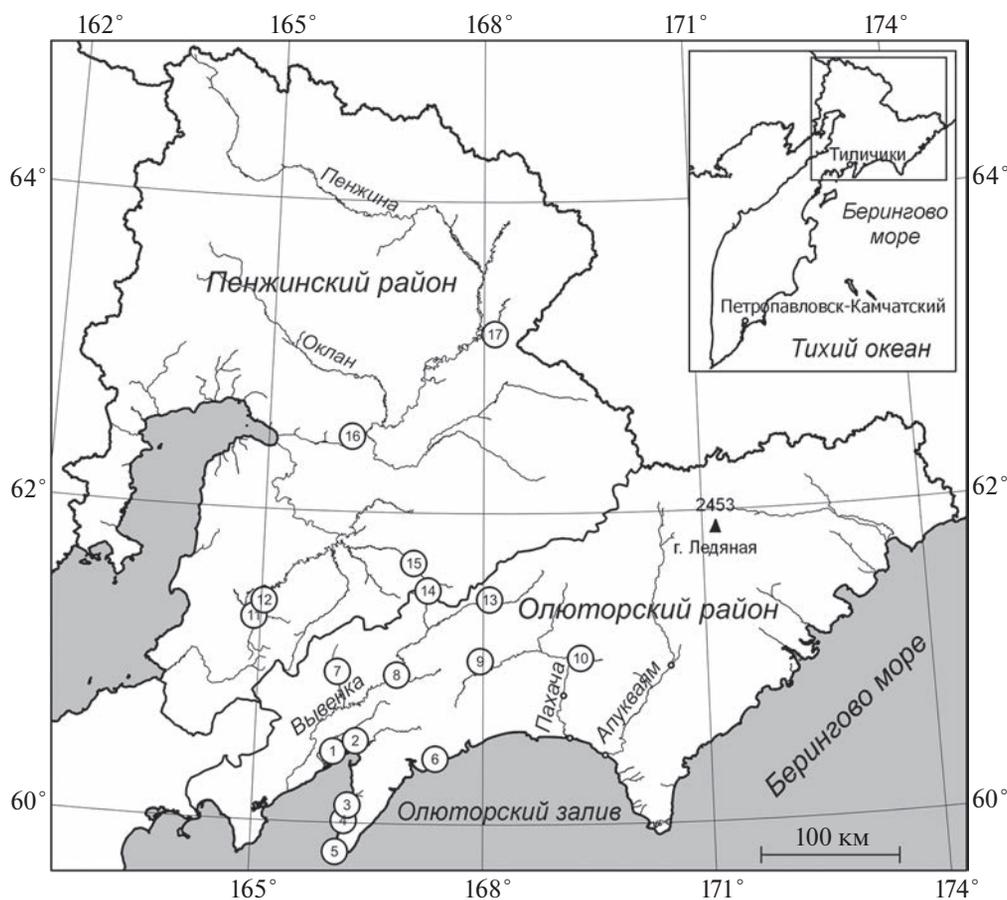


Рис. 1. Карта-схема районов исследований. 1 – с. Тилички и хребет Тиличинские горы; 2 – с. Култушное и гора Пипивитхан; 3 – Мыс Песчаный; 4 – Мыс Галинвилан; 5 – Мыс Говена; 6 – Бухта Средняя; 7 – горно-добычные участки (ГДУ) “Ледяной” и “Левтыринываям”; 8 – с. Хаилино; 9 – хребет Ивтыгин; 10 – Долина р. Майныльвыгоргын; 11 – горно-обогатительный комбинат (ГОК) “Аметистовое” и оз. Таловское; 12 – р. Ичигиннываям в среднем течении, близ впадения р. Тыклаваям; 13 – р. Вывенка в верхнем течении, близ впадения р. Вахавнитваям; 14 – Перевал Евъин-Энельхан; 15 – Долина р. Евъинваям; 16 – с. Каменское и Окланское плато; 17 – с. Слаутное.

Fig. 1. Schematic map of study areas. 1 – Tilichiki village and the Tilichinskiye Mountains range; 2 – Kultushnoye village and Mount Pipivikhkan; 3 – Cape Peschanyi; 4 – Cape Galinvilan; 5 – Cape Govena; 6 – Sredny Bay; 7 – deposit “Ledyanoi” and “Levtyrinyuam”; 8 – Khailino village; 9 – Ivtygin Ridge; 10 – valley of the Mainylyvygorgyn River; 11 – deposit “Ametistovoye” and Talovskoye Lake; 12 – Ichiginnynvayam River in its middle reaches, near the confluence of the Tyklavayam River; 13 – Vyvenka River in its upper reaches, near the confluence of the Vahavnitvayam River; 14 – Evyoin-Enelkhan Pass; 15 – valley of the Evyoinvayam River; 16 – Kamenskoye village and Oklanskoye Plateau; 17 – Slautnoye village.

тагова, 2004). Согласно этому коэффициенту, для *олиготрофных почв* значение $A1/A0$ находится в пределах от 0.00 до 0.10, для *мезоолиготрофных почв* – от 0.91 до 1.10 и для *мезотрофных почв* – более 1.10. На юге Корякского нагорья нет карбонатных пород и выходов известняков. При определении почвенного богатства мы также учитывали гранулометрический состав. Наиболее бедными (*олиготрофными*) являются каменистые, щебнистые и песчаные почвы; почвами среднего богатства (*мезоолиготрофными* или *олигомезотрофными*) – супеси или легкие суглинки; относительно более богатыми (*мезозвтрофными*) – почвы на дренированных суглинках. Дополнительно учитывали наличие торфяного горизонта (Т), индицирующего олиготрофные почвы (из-за кислой реакции сфагнового торфа) и слабодренированные место-

обитания. Супесчаные почвы дренированных местообитаний отнесены к *мезоолиготрофным* или *олигомезотрофным*. Номенклатура почв приведена по руководству “Классификация и диагностика почв России” (Shishov et al., 2004).

Методы обработки данных. Для табличного анализа использовано 83 геоботанических описания, из них 64 описания, выполненных авторами, и 19 описаний А.Е. Катенина, выполненных в 1960 г. на побережье залива Корфа (окрестности дер. Култушное). При табличной обработке данных редкие виды, которые были встречены во всем массиве описаний менее трех раз, были удалены из таблицы до проведения табличного анализа (за исключением расчета среднего числа видов для типов сообществ). Классификация сообществ кедрового стланика основана на эколого-фитоцено-

ческих принципах Ленинградской геоботанической школы В.Н. Сукачева и А.П. Шенникова. При классификации учитывали флористический состав фитоценозов, соотношение эколого-фитоценологических групп видов и доминантов, особенности структуры сообществ в связи с условиями местообитания. Основанием для объединения сообществ в одну ассоциацию является общность видового состава доминантов и характерной группы индикаторных видов, встречающихся в фитоценозах в сходных местообитаниях. В пределах ассоциаций выделяли субассоциации и варианты — по соотношению доминирующих и содоминирующих видов разных ярусов и по различиям во флористическом составе сообществ, отражающем экологические особенности местообитаний.

Диагностические признаки ассоциации устанавливали сравнительным изучением сходных фитоценозов путем их сопоставления в фитоценологической таблице. Методом табличного анализа определяли общее количество видов в сообществах ассоциации, степень ее флористической однородности, константность видов. Номенклатура синтаксонов соответствует рекомендациям Проекта Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры (Neshatayev, 2001).

Ординация описаний в комплексных осях выполнена методом NMS (non-metric multidimensional scaling) (Minchin, 1987) в среде статистического программирования R (R Core Team, 2020), пакет Vegan (Oksanen, 2022), в двух осях с использованием меры расстояния Брея—Кертиса. Проективные покрытия видов были логарифмированы по натуральному основанию для уменьшения степени варьирования переменных и улучшения качества ординации. Для уменьшения влияния редких и случайных видов на результаты ординации предварительно были удалены виды, встречающиеся менее трех раз, что является общепринятой практикой при ординации растительности (McCune et al., 2002). Связь распределения сообществ в ординационном пространстве с характеристиками местообитаний рассчитывали с помощью функции подбора линейных векторов (Envfit) в пакете Vegan, получая в качестве результирующей статистики коэффициент детерминации; уровень значимости рассчитан на основании 1000 пермутаций. В целях выявления влияния сомкнутости основного доминанта — кедрового стланика — на видовой состав сообществ, он был исключен из таблицы видов и использован как один из факторов (предикторов). Векторы наиболее скоррелированных характеристик помещали на ординационную диаграмму.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разработана эколого-фитоценологическая классификация сообществ формации кедрового стла-

ника (*Pineta pumilae*) для севера Корякского округа. Выявленное ценологическое разнообразие сообществ кедрового стланика составило 5 групп ассоциаций, 10 ассоциаций, 10 субассоциаций и 9 вариантов. Почвы под сообществами кедрового стланика представлены 5 типами и 7 подтипами.

Флористическое разнообразие сообществ кедрового стланика составило 200 видов, в т.ч. 92 вида сосудистых растений, 61 вид мохообразных и 47 эпигейных лишайников. Кроме того, на ветвях и стволах кедрового стланика отмечено до 20 эпифитов: *Cetraria sepincola*, *Cladonia scabriuscula*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *H. pulverata*, *H. vittata*, *Japewia tornuensis*, *Lecanora boligera*, *L. chlarotera*, *L. fuscescens*, *Melanelia olivacea*, *Parmelia omphalodes*, *P. sulcata*, *P. squarrosa*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Pycnora leucococca*, *Pyrhospora cynnabarina*, *Vulpicida juniperinus*, *V. pinastri* и др.

В сообществах кедрового стланика, кроме собственно стланикового яруса, может быть выражено до трех подчиненных ярусов: кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый. Постоянными спутниками кедрового стланика в стланиковом ярусе являются березка Миддендорфа (*Betula middendorffii*) и ольховый стланик (*Alnus fruticosa* s. l.); в кустарниковом ярусе часто встречаются спирея Бовера (*Spirea beauverdiana*) и рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*). Наиболее низким флористическим разнообразием характеризуются беднотравные кедровостланики (от 5 видов на 100 м²); наиболее высоким — лишайниковые кедровостланики (до 32 видов на 100 м²).

Группа ассоциаций I. *Pineta pumilae sphagnosa* — кедровостланики сфагновые

Диагностические признаки. Для сообществ этой группы ассоциаций характерно преобладание в моховом ярусе сфагновых мхов; доминирует *Sphagnum girgensohnii*, встречаются также *S. balticum*, *S. lenense*, реже — *S. russowii*, *S. warnstorffii*, *S. aongstroemii*, *S. compactum*, *S. fuscum* и др. Развита кустарничковый ярус, где преобладают *Ledum palustre* subsp. *decumbens* и *Vaccinium uliginosum*, встречаются *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*.

Распространение. Сфагновые кедровостланики встречаются на всем ареале формации. Описаны в Амурской обл. (Tikhomirov, 1949), бассейне р. Анадырь (Vasil'ev, 1956), бассейне р. Пенжина (Gorodkov, 1935), Магаданской обл. (Dokuchaeva, 1985), Якутии (Pivnik, 1958), на Охотском побережье (Vorob'ev, 1937; Kotlyarov, 1973, 1977, 1978; Vasil'ev, Chumin, 1979), в Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), на Южной Камчатке (Hultèn, 1974), Восточной Камчатке и в Срединном хребте (Neshatayeva, 2009, 2011).

Акц. 1. *Pinetum pumilae fruticulosum-sphagnosum* — кедровостланик кустарничково-сфагновый (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.5–0.8. Из кустарников иногда присутствует *Spiraea beauverdiana* (покрытие до 1%). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 20–50%) обильны *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. Из трав с высокой константностью встречаются *Carex globularis* и *Rubus chamaemorus*, которые зачастую достигают высокого покрытия; отмечены также *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Carex lugens*, *Equisetum sylvaticum*, *Aconogonon tripterocarpum*. В моховом ярусе (покрытие 50–95%) преобладает *Sphagnum girgensohnii* (45–85%), иногда встречаются другие виды сфагновых мхов (*S. balticum*, *S. fuscum*, *S. russowii*, *S. warnstorffii*, *S. aongstroemii*, *S. compactum*), но их суммарное покрытие не превышает 10%. Зеленые мхи представлены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *D. elongatum*, *D. undulatum*, реже *Polytrichum commune* и др. Лишайники отсутствуют, или встречены единично. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 20 видов (сосудистых растений – 10, мохообразных – 7, лишайников – 3).

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на пологих (10–20°) склонах различных экспозиций, по бортам речных долин, где имеется интенсивный поверхностный или внутрпочвенный сток, в переувлажненных присклоновых западинах, а также на мерзлых буграх крупнобугристых болот, где в состав сообществ входят *Sphagnum fuscum* и *S. lenense*. Почвы под сфагновыми кедровостланиками представлены торфяно-криоземами типичными или торфяно-глеоземами типичными. Сообщества ассоциации приурочены к нижней части пояса стлаников, встречаются на высотах до 130 м над ур. моря.

Распространение. В Северной Корее сфагновые кедровостланики отмечены в Олюторском р-не в окрестностях дер. Култушное и пос. Хаилино; в Пенжинском р-не – в окрестностях с. Каменское, горно-обогатительного комбината (ГОК) “Аметистовое”, на Парапольском доле – по берегам оз. Таловское и в бассейне р. Ичигинная. На полуострове Камчатка сфагновые кедровостланики встречаются довольно редко: они отмечены на Восточной Камчатке и в Козыревском хребте на высотах 400–600 м, занимая крутые склоны (Neshatayeva, 2009). Для Южной Камчатки указаны Э. Хультеном под названием “*Pinus pumila*–*Spiraea*–*Sphagnum* ass.” (Hulten, 1974). Кедровостланики с покровом из *Sphagnum girgensohnii* описаны в Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976) и на Охотском побережье (Vasil’ev, Chumin, 1979).

Группа ассоциаций 2. *Pineta pumilae hylocomiosa* – кедровостланики зеленомошные

Диагностические признаки. Характерной особенностью сообществ группы ассоциаций является хорошо развитый моховой ярус (покрытие 70–95%), образованный зелеными мхами-мезофитами: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *D. elongatum*, *Sanionia uncinata* и др.

Распространение. Сообщества группы зеленомошных кедровостлаников описаны в Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969), Охотии (Vorob’ev, 1937; Vasil’ev, Chumin, 1979), Хамар-Дабане (Dmitrieva, 1978), бассейне р. Пенжина (Tikhomirov, 1949) и Японии (Horikawa, Kobayashi, 1965; Iwatsuki, Hattori, 1975; Kobayashi, 1971). На полуострове Камчатка зеленомошные кедровостланики указаны для юга полуострова (Hulten, 1974), для Восточной Камчатки и Срединного хребта (Neshatayeva, 2009, 2011).

Асс. 2. *Pinetum pumilae sphagnoso–hylocomiosum* – кедровостланик сфагново-зеленомошный (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.6–0.9. Кустарниковый ярус слабо выражен; из кустарников отмечены *Spiraea beauverdiana* (покрытие до 10%) и *Rhododendron aureum* (до 15%). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 5–70%) обильны *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Rubus chamaemorus*; константны *Empetrum nigrum* и *Carex globularis*; единично отмечены *Lycopodium annotinum*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Orthilia obtusata*. В моховом ярусе (общее покрытие до 65%) встречаются как зеленые, так и сфагновые мхи. Доминируют *Pleurozium schreberi* (среднее покрытие – 26%); константны *Aulacomnium palustre*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Polytrichum commune*, *Aquilonium plicatulum*. Покрытие *Sphagnum girgensohnii* не превышает 10–15%. Лишайники отсутствуют или отмечены единично. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 19 видов, в т.ч. сосудистых растений – 9, мохообразных – 7, лишайников – 3.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 50–200 м над ур. моря; отмечены на ровных поверхностях увалов и на пологих склонах северных и западных экспозиций; подстилаются многолетней мерзлотой, почвы – торфяно-криоземы.

Распространение. Сообщества ассоциации отмечены в Пенжинском районе в долинах рек Ичигинная и Евъинная, а также в окрестностях оз. Таловское. В составе ассоциации выделены два варианта:

Вар. **Typicum** – типичный. Диагностические признаки варианта совпадают с признаками ассоциации.

Таблица 1. Характеризирующая синоптическая таблица ассоциаций формации кедрового стланика (*Pineta pumilae*) на юге Корякского нагорья
Table 1. Synoptic table of associations of the Siberian dwarf pine (*Pineta pumilae*) formation in the south of the Koryak Highlands

Группы ассоциаций Groups of associations	<i>Pineta pumilae</i> sphagnosa	<i>P. p. hylocomiosa</i>			<i>P. p. fruticulosa</i>		<i>P. p. lichenosa</i>	<i>P. p. oligoherbosa</i>
Ассоциации Associations	<i>Pinetum pumilae</i> fruticulo-sphagnosum	<i>P. p. sphagnoso-hylocomiosum</i>	<i>P. p. hylocomiosum</i>	<i>P. p. fruticulo-sphagnosum</i>	<i>P. p. fruticulosum</i>	<i>P. p. hylocomiosofruticulosum</i>	<i>P. p. fruticulosolichenosum</i>	<i>P. p. oligoherbosum</i>
Номера ассоциаций Association number	1	2	3	4	5	6	7	8
Количество пробных площадей Number of sample plots	7	5	8	8	23	6	11	13
Число видов на 100 м ² Species number per 100 м ²	20	19	18	17	16	19	22	15
В т.ч. Сосудистые растения Including vascular plants	10	9	8	9	8	11	8	9
Мохообразные Bryophytes	7	7	6	5	5	6	4	4
Лишайники Lichens	3	3	3	3	3	6	10	2
Стланиковый ярус, покрытие, % 1st shrub layer coverage, %	67	80	72	76	77	66	58	90
<i>Pinus pumila</i>	V 54	V 73	V 72	V 76	V 70	V 62	V 54	V 89
<i>Betula middendorffii</i>	V 14	IV 6	IV 4	V 2	V 7	IV 4	III 2	III 1
<i>Alnus fruticosa</i>	II 3	I 1		II 1	I 2	I +	II 2	I 1
Кустарниковый ярус, покрытие, % 2nd shrub layer coverage, %	<1	6	8	+	+	6	+	<1
<i>Rhododendron aureum</i>		II 4	III 8				I +	II +
<i>Spiraea beauverdana</i>	III < 1	II 2	III +	II +	II +	III 2	I +	II +
<i>Potentilla fruticosa</i>								I +
<i>Juniperus sibirica</i>								I +
Травяно-кустарничковый ярус, % Herb and dwarf-shrub layer coverage, %	38	31	8	30	18	41	21	1
<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>decumbens</i>	V 12	V 7	V 2	V 10	V 6	V 10	V 7	IV +
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> s. l.	V 6	V 9	V 4	V 10	V 6	V 21	V 10	IV +
<i>Vaccinium uliginosum</i>	IV 9	II 2	III 1	IV 5	IV 1	IV 4	III 2	IV +
<i>Empetrum nigrum</i>	III +	IV 2	IV 1	IV 3	IV 3	III 1	IV 2	IV +
<i>Rubus chamaemorus</i>	V 8	IV 9	II < 1	IV < 1	I +			I +
<i>Carex globularis</i>	V 6	V 2	II +	IV 5	II < 1	II 1		I +
<i>Calamagrostis purpurea</i>	II +		I +	II < 1			I +	II +
<i>Equisetum sylvaticum</i>	III 1	I 1	I +	II +	I +	I +		
<i>Lycopodium annotinum</i>		I +	I +				I +	I +

Таблица 1. Продолжение

Группы ассоциаций Groups of associations	Pineta pumilae sphag- nosa	P. p. hylocomiosa			P. p. fruticulosa		P. p. lichenosa	P. p. oligoher- bosa
Ассоциации Associations	Pinetum pumilae fruticu- loso- sphag- nosum	P. p. sphagno- so- hyloco- miosum	P. p. hyloco- miosum	P. p. fruticu- loso- hyloco- miosum	P. p. fruticu- losum	P. p. hyloco- mioso- fruticu- losum	P. p. fruticulo- so-liche- nosum	P. p. oligoher- bosum
Номера ассоциаций Association number	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Aconogonon tripterocarpum</i>	III +	I +	I +	II +	II +	III +	II +	I +
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>			II < 1					I 1
<i>Arctous alpina</i>	II +		II +	II +	I < 1	II 1	III 1	I +
<i>Calamagrostis lapponica</i>						IV 3	IV < 1	
<i>Carex lugens</i>	I 1				I +		II +	
<i>Hierochloe alpina</i>							II +	
<i>Rhododendron camtschaticum</i>							I +	I +
<i>Loiseleuria procumbens</i>							II +	
<i>Cassiope tetragona</i>							I < 1	
<i>Salix arctica</i>					I +	I < 1		I +
Мохово-лишайниковый ярус, % Moss and lichen layer coverage, %	64	41	70	67	4	32	49	2
Мхи, покрытие, % Bryophytes coverage, %	64	41	67	63	3	30	5	2
<i>Aulacomnium palustre</i>	V 3+	III +		I 1	I +	II 1		I +
<i>Sphagnum balticum</i>	II +		I +			I < 1		
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	V 40	V 9	I +	II 1				I < 1
<i>Pleurozium schreberi</i>	IV 7	V 26	V 35	V 46	II 1	III 5	I < 1	II 1
<i>Dicranum fuscescens</i>	III < 1	IV 1	III 11	I 1	II < 1	I 2	I +	II +
<i>Dicranum majus</i>	III 1	IV 2	V 5	II 4	III +	II 1	I 1	I +
<i>Sanionia uncinata</i>	I +	I +	II +		I < 1	II 1	I +	II +
<i>Dicranum elongatum</i>	II 3	II 1	II 1	IV 5	II +	II 7	II 1	I +
<i>Hylocomium splendens</i> s. l.		II +	II 4		I +	I +		I +
<i>Polytrichum commune</i>	I +	III 1	II 6	III 3	II +	II 6		II +
<i>Aquilonium plicatulum</i>		III < 1	II +			IV 3	I +	II +
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	I +	I +	II +	II +	II +		I +	
<i>Dicranum scoparium</i>	II +			I +				
<i>Dicranum undulatum</i>	II < 1	I +	I 1	II 2	II < 1	II 2		I +
<i>Aulacomnium turgidum</i>	I +			I +	I +	I +	I +	
<i>Polytrichum juniperinum</i>					I +		II 1	I +
<i>Polytrichum piliferum</i>				II 2			II < 1	
<i>Ceratodon purpureus</i>					I +		II +	I +
Лишайники, покрытие, % Lichens coverage, %	< 1	+	5	4	< 1	2	44	+
<i>Cladonia rangiferina</i>	III < 1	II +	III 2	V 2	III +	III 1	V 12	III +

Таблица 1. Окончание

Группы ассоциаций Groups of associations	Pineta pumilae sphagno- nosa	P. p. hylocomiosa			P. p. fruticulosa		P. p. lichenosa	P. p. oligoher- bosa
Ассоциации Associations	Pinetum pumilae fruticu- loso- sphagno- nosum	P. p. sphagno- so- hyloco- miosum	P. p. hyloco- miosum	P. p. fruticu- loso- hyloco- miosum	P. p. fruticu- losum	P. p. hyloco- mioso- fruticu- losum	P. p. fruticulo- so-liche- nosum	P. p. oligoher- bosum
Номера ассоциаций Association number	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Cladonia arbuscula</i>	III < 1	II +	IV 1	IV 1	III +	IV 1	V 15	III +
<i>Cladonia stellaris</i>	I +		II 1	I < 1	I +		IV 2	I +
<i>Cladonia gracilis</i> s. l.	III +	II +	II < 1	II +	II +	II +	III +	II +
<i>Cladonia stygia</i>		I +	I +				I +	
<i>Cladonia uncialis</i>	I < 1		I +	II +	I +	II +	IV < 1	I +
<i>Stereocaulon paschale</i>			I +		I +	I +	III 3	
<i>Cetraria ericetorum</i>					I +		I +	
<i>Cetraria islandica</i>			I +	I +	I +		III 1	I +
<i>Flavocetraria cucullata</i>	II 1			I +		II +	IV 1	
<i>Flavocetraria nivalis</i>	I +			II +	I +	I +	IV 1	
<i>Thamnolia vermicularis</i>	II < 1					I +	IV < 1	
<i>Cetraria laevigata</i>					I +		II < 1	
<i>Alectoria ochroleuca</i>							II 1	
<i>Ochrolechia frigida</i>							II 1	
<i>Bryocaulon divergens</i>							II 2	
<i>Cladonia deformis</i>	I +		I < 1		I +		II +	I +
<i>Cladonia cornuta</i>	I +	II +	I +	I +	I +		I +	I +

Примечание. Указаны константность и среднее проективное покрытие видов. Римскими цифрами (I–V) обозначена константность вида, арабскими – среднее проективное покрытие вида в пределах ассоциации.

Виды, встреченные 1–2 раза: № 1 – *Pedicularis labradorica* (+), *Arctagrostis latifolia* (+), *Polytrichum jensenii* (+), *Warnstorfia exannulata* (+), *Peltigera aptosa* (+), *Cladonia furcata* (+); № 2 – *Orthilia obtusata* (+), *Cladonia maxima* (<1), *C. pleurota* (+), *C. cenotea* (+); № 3 – *Dicranum bonjeanii* (+), *Rhytidiadelphus triquetrus* (+), *Peltigera aptosa* (<1), *P. canina* (+), *Cladonia coccifera* (+); № 4 – *Pedicularis labradorica* (<1), *Sphagnum steerei* (+), *Dicranum spadiceum* (+), *Warnstorfia sarmentosa* (+), *Polytrichum* sp. (<1), *Kiaeria* sp. (+), *Sphagnum* sp. (2); № 5 – *Bistorta plumosa* (+), *Salix sphenophylla* (+), *Carex pallida* (+), *Dicranum bonjeanii* (+), *Bryum* sp. (+), *Polytrichum hyperboreum* (+), *Ptilium crista-castrensis* (<1), *Gowardia nigricans* (+), *Mycoblastus alpinus* (+), *Peltigera didactyla* (+), *P. rufescens* (+), *P. malacea* (<1); № 6 – *Hedysarum hedysaroides* (<1), *Poa* sp. (+), *Pohlia sphagnicola* (+), *Cladonia mitis* (1); № 7 – *Sieversia pusilla* (<1), *Festuca* sp. (+), *Saxifraga multiflora* (+), *S. punctata* (+), *Boshniakia rossica* (+), *Diapensia obovata* (+), *Tomentypnum nitens* (+), *Sphenolobus minutus* (+), *Asachinea chrysantha* (+), *Gowardia nigricans* (1), *Bryoria nitidula* (+), *Cladonia kanewskii* (+), *C. botrytes* (+), *C. coccifera* (+), *Sphaerophorus globosus* (+); № 8 – *Festuca altaica* (+), *Sieversia pusilla* (+), *Pyrola incarnata* (+), *Tilingia ajanensis* (+), *Pohlia sphagnicola* (<1), *Cladonia maxima* (+), *C. crispata* (+), *Peltigera canina* (+).

Note. Constancy and mean coverage of species are indicated. Roman numerals (I–V) indicate the constancy of the species, Arabic numerals indicate the mean coverage of the species within the association.

Species encountered 1–2 times occur in the associations: No. 1 – *Pedicularis labradorica* (+), *Arctagrostis latifolia* (+), *Polytrichum jensenii* (+), *Warnstorfia exannulata* (+), *Peltigera aptosa* (+), *Cladonia furcata* (+); No. 2 – *Orthilia obtusata* (+), *Cladonia maxima* (<1), *C. pleurota* (+), *C. cenotea* (+); No. 3 – *Dicranum bonjeanii* (+), *Rhytidiadelphus triquetrus* (+), *Peltigera aptosa* (<1), *P. canina* (+), *Cladonia coccifera* (+); No. 4 – *Pedicularis labradorica* (<1), *Sphagnum steerei* (+), *Dicranum spadiceum* (+), *Warnstorfia sarmentosa* (+), *Polytrichum* sp. (<1), *Kiaeria* sp. (+), *Sphagnum* sp. (2); No. 5 – *Bistorta plumosa* (+), *Salix sphenophylla* (+), *Carex pallida* (+), *Dicranum bonjeanii* (+), *Bryum* sp. (+), *Polytrichum hyperboreum* (+), *Ptilium crista-castrensis* (<1), *Gowardia nigricans* (+), *Mycoblastus alpinus* (+), *Peltigera didactyla* (+), *P. rufescens* (+), *P. malacea* (<1); No. 6 – *Hedysarum hedysaroides* (<1), *Poa* sp. (+), *Pohlia sphagnicola* (+), *Cladonia mitis* (1); No. 7 – *Sieversia pusilla* (<1), *Festuca* sp. (+), *Saxifraga multiflora* (+), *S. punctata* (+), *Boshniakia rossica* (+), *Diapensia obovata* (+), *Tomentypnum nitens* (+), *Sphenolobus minutus* (+), *Sphenolobus minutus* (+), *Asachinea chrysantha* (+), *Gowardia nigricans* (1), *Bryoria nitidula* (+), *Cladonia kanewskii* (+), *C. botrytes* (+), *C. coccifera* (+), *Sphaerophorus globosus* (+); No. 8 – *Festuca altaica* (+), *Sieversia pusilla* (+), *Pyrola incarnata* (+), *Tilingia ajanensis* (+), *Pohlia sphagnicola* (<1), *Cladonia maxima* (+), *C. crispata* (+), *Peltigera canina* (+).

Вар. **Rubus chamaemorus** — морошковый. Характеризуется преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Rubus chamaemorus* (35%) и значительным обилием *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*; отмечены также *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Carex globularis*, *Empetrum nigrum*. В стланиковом ярусе (сомкнутость 0.6) характерно участие *Betula middendorffii* (10%). В моховом ярусе (покрытие 65%) преобладает *Pleurozium schreberi* (60%), участвуют *Sphagnum girgensohnii* (1%), *Polytrichum commune* (1%), *Dicranum fuscescens*, *Sanionia uncinata*. Лишайники отмечены единично. Сообщества варианта встречаются на холмистых увалах Парापольского дола, в бассейне р. Ичигинная, на высотах 70–100 м, подстилаются торфяно-криоземами типичными. Сообщества варианта отмечены на полуострове Камчатка — в Ганальском и Срединном хребтах, а также на острове Карагинский (Neshatayeva, 2011).

Асс. 3. **Pinetum pumilae hylocomiosum** — кедровостланик зеленомошный (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.5–0.9, часто присутствует березка Миддендорфа (покрытие 1–3%). Из кустарников встречаются *Spiraea beauverdiana* и *Rhododendron aureum*. Характерен разреженный кустарничковый ярус (общее покрытие не превышает 10%), образованный *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Empetrum nigrum*. Хорошо развит моховой ярус (покрытие 50–95%), его мощность достигает 8–10 см. Преобладают зеленые мхи-мезофиты: *Pleurozium schreberi* (среднее покрытие 40%), *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Единично отмечены *Pohlia nutans*, *Polytrichum strictum*, *Sanionia uncinata*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. warnstorffii*, *Aquilonium plicatulum* и др. Лишайники отсутствуют, либо представлены отдельными экземплярами, реже — небольшими пятнами на осветленных прогалинах. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 18 видов, в т.ч. сосудистых растений — 8, мохообразных — 6, лишайников — 3.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах от 20–50 до 250 м над ур. моря, приурочены преимущественно к склонам северных и западных экспозиций; почвы подбуры иллювиально-железистые.

В составе ассоциации выделены две субассоциации:

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

Субасс. **rhododendroso-hylocomiosum** — рододендрово-зеленомошная. Сообщества субассоциации характеризуются преобладанием в кустарничковом ярусе рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*) — вечнозеленого мезоцихрофильного кустарника высотой 30–40 см; его

покрытие достигает 30%. Сомкнутость стланикового яруса 0.6–0.8, иногда имеется значительная примесь березки Миддендорфа (до 30%). Травяно-кустарничковый ярус разрежен (покрытие не более 10%), его видовое разнообразие невелико, константны *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Empetrum nigrum* и *Carex globularis*. Единично отмечены *Chamaepericlymenum suecicum*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus microcarpus*. В моховом ярусе (покрытие 80–95%) преобладает *Pleurozium schreberi* (70–80%), с высоким обилием встречаются *Dicranum elongatum*, *D. flexicaule*, *D. majus*; единично отмечены *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. balticum*. Кустистые лишайники (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria laevigata*) встречаются единично, либо образуют синузии на освещенных прогалинах. Сообщества рододендрово-зеленомошных кедровостлаников встречаются на высотах 170–200 м над ур. моря, на сухоторфяно-подбурах иллювиально-железистых. Сообщества субассоциации отмечены в Пенжинском р-не в окрестностях ГОК “Аметистовое” и в Олюторском р-не на юго-западном склоне хр. Ивтыгин. Встречаются также в бассейне р. Пенжина (Tikhomirov, 1949). На полуострове Камчатка отмечены в Южно-Камчатском заказнике, Кроноцком заповеднике, Центральной долине Камчатки, на склонах Срединного, Валагинского и Ганальского хребтов (Neshatayeva, 2011). Рододендрово-зеленомошные кедровостланики описаны на Южной Камчатке под названием “*Pinus pumila*–*Rhododendron chrysanthum*–Moss ass.” (Hulten, 1974) и на северном Сахалине под названием “кашкарский кедровник” (Kabanov, 1940). Встречаются также в Амурской обл. (Tikhomirov, 1949), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976), Охотии (Kotlyarov, 1978; Vasil’ev, Chumin, 1979), Сихотэ-Алине (Zhudova, 1967; Kolesnikov, 1969), на острове Хоккайдо (Tatewaki, 1963; Kobayashi, 1967, 1971).

Асс. 4. **Pinetum pumilae fruticuloso-hylocomiosum** — кедровостланик кустарничково-зеленомошный (табл. 1).

Сомкнутость стланикового яруса 0.7–0.9. Сообщества ассоциации, наряду с сомкнутым моховым покровом (70–90%), характеризуются также развитым кустарничковым ярусом (25–50%). В осветленных межкрупных прогалинах обильны кустарнички; под пологом стлаников — зеленые мхи. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Ledum palustre* subsp. *decumbens* и *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*; менее обильны *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis*; отмечены *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdoerffii*, *Equisetum sylvaticum* и др. В моховом ярусе (70–90%) доминирует *Pleurozium schreberi* (среднее покрытие — 46%), с высоким обилием встречаются *Dicranum majus*, *D. fuscescens*,

D. elongatum, *D. undulatum*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*. Единично отмечены *Dicranum scoparium*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Лишайники (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*) иногда образуют синузии в межкрупных прогалинах, достигая покрытия до 10%. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 17 видов, в т.ч. сосудистых растений — 9, мохообразных — 5, лишайников — 3.

Сообщества ассоциации встречаются в Олюторском р-не на склонах Ветвейского хр., в окрестностях горно-добычных участков (ГДУ) “Левтырин” и “Ледяной”; в Пенжинском р-не — в окрестностях горно-обогатительного комбината (ГОК) “Аметистовое”, на высотах 150–200 м над ур. моря, на склонах С и СВ экспозиций. Почвы подбуры иллювиально-железистые, реже — торфяно-глееземы. В составе ассоциации выделено два варианта:

Вар. **Typicum** — типичный. Диагностические признаки варианта соответствуют признакам субассоциации. Сообщества варианта приурочены к подбурам иллювиально-железистым;

Вар. **Carex globularis** — отличается высоким обилием осоки шаровидной (5%), морошки (до 3%) и присутствием в моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* (1%). Сообщества варианта приурочены к торфяно-глееземам.

Асс. 5. **Pinetum pumilae chamaepericlymenosohylocomiosum** — кедровостланик дереново-зеленомошный.

Ассоциация выделена на основании описания одного сообщества. Отличается доминированием в травяном ярусе *Chamaepericlymenum suecicum* (15%), отсутствием кустарничков и лишайников, своеобразным видовым составом. Обильны также *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Equisetum arvense*. Единично отмечены *Rubus arcticus*, *Salix arctica*, *S. chamissonis*, *Avenella flexuosa*, *Veratrum oxysepalum*. В разреженном кустарниковом ярусе присутствуют *Spiraea beauverdiana* (5%) и *Rhododendron aureum* (1%). В сравнительно разреженном моховом ярусе (общее покрытие 25%) преобладают *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Отмечены также *Aquilonium plicatulum*, *Brachythecium rutabulum*, *Sciuro-hypnum starkei*, *Rhizomnium pseudopunctatum*. На пробной площади 100 м² отмечено 22 вида, в т.ч. сосудистых растений — 13, мохообразных — 9; лишайники отсутствуют.

Сообщество ассоциации описано на полуострове Говена, на пологом приморском склоне северной экспозиции, на высоте 30 м над ур. моря. Почвы — сухоторфяно-подбуры иллювиально-железистые.

Группа ассоциаций 3. **Pineta pumilae fruticososa** — кедровостланики кустарничковые

Диагностические признаки. Сообщества группы отличаются развитым кустарничковым ярусом, образованным *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*; также могут встречаться *Cassiope tetragona*, *Betula exilis*, *Salix arctica* и др. Кустарничковый ярус обычно не выражен. Моховой ярус разрежен, образован зелеными мхами-мезофитами (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum* spp. и др.).

Распространение. Кустарничковые кедровостланики указаны для северного Сахалина (Кabanov, 1940), Прибайкалья (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), бассейна р. Анадырь (Vasil'ev, 1956), Якутии (Tikhomirov, 1949), Сихотэ-Алиня (Kolesnikov, 1969), полуострова Камчатка (Neshatayeva, 2009, 2011), северной Японии (Suzuki, 1954, 1964; Numata et al., 1972; Kobayashi, 1967, 1971).

Асс. 6. **Pinetum pumilae fruticosum** — кедровостланик кустарничковый (табл. 1).

Диагностические признаки ассоциации соответствуют диагностическим признакам группы. Кустарничковый ярус разрежен, единично отмечена *Spiraea beauverdiana*. В кустарничковом ярусе (покрытие 10–40%) доминируют *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*; константны *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*; встречаются *Cassiope tetragona*, *Betula exilis*, *Salix arctica*, *Arctous alpina*. Из трав отмечены *Aconogonon tripterocarpum*, *Poa pratensis* subsp. *alpigena*, *Hierochloa alpina*. Моховой ярус разрежен (проективное покрытие не превышает 10%), образован *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*, *D. elongatum*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*, *Ptilidium ciliare* и др. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 16 видов, в т.ч. сосудистых растений — 8, мохообразных — 5, лишайников — 3.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к дренированным местообитаниям, встречаются на высотах от 20–50 до 300 м над ур. моря на ровных участках или пологих склонах преимущественно южных и западных экспозиций. Почвы под ними — сухоторфяно-подбуры.

Распространение. Кустарничковые кедровостланики встречаются как в приморских, так и в континентальных районах. Отмечены в Олюторском р-не на полуострове Говена, на побережье залива Корфа (близ дер. Култушное), в верхнем течении р. Вывенка; в Пенжинском р-не — в окрестностях ГОК “Аметистовое” и бассейне р. Ичигинная. Они также указаны для севера Корякского нагорья (Tikhomirov, 1949).

В составе ассоциации выделено 4 субассоциации.

Субасс. **typicum** — типичная. Диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации. Почвы — сухоторфяно-подбуры

типичные. В составе субассоциации выделено 3 варианта, отличающиеся по структуре сообществ и условиям местообитания:

вар. **Typicum** – типичный – диагностические признаки варианта соответствуют признакам субассоциации;

вар. **Betula exilis** – ерниковый – отличается доминированием в кустарничковом ярусе березки тощей – *Betula exilis*, почва – подбур иллювиально-железистый;

вар. **Alnus fruticosa** – ольховниковый – отличается значительной примесью в стланиковом ярусе ольхового стланика (20%) и березки Миддендорфа (10%), травяно-кустарничковый ярус разрежен (10%), мохово-лишайниковый ярус не выражен, общее покрытие мхов не превышает 1%, почва – подбур иллювиально-гумусовый.

Субасс. **vaccinosum** – брусничная. В травяно-кустарничковом ярусе (30–60%) преобладает *Vaccinium vitis-idaea* (25–60%), прочие кустарнички отмечены единично. С высоким постоянством присутствует *Arctous alpina*. Из трав характерны *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis lapponica*. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, общее покрытие мхов – 3–5%, лишайников – 1–2%. Сообщества субассоциации встречаются на высотах 150–400 м над ур. моря в континентальных районах округа, удаленных от влияния моря. Отмечены в Пенжинском р-не в окрестностях с. Каменское, в окрестностях ГОК “Аметистовое”, в бассейне р. Евъинваем; в Олюторском р-не – в верхнем течении р. Вывенка. Брусничные кедровостланики могут формироваться на горях. Приурочены к дренированным склонам северо-западных, западных и юго-восточных экспозиций, крутизной 10–20°. Почвы – подбуры иллювиально-железистые.

Субасс. **ledosum** – багульниковая. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 10–60%) преобладает *Ledum palustre* subsp. *decumbens* (10–35%), иногда может содоминировать брусника; прочие кустарнички отмечены единично. В стланиковом ярусе константны березка Миддендорфа (до 5–10%) и ольховый стланик (5%). Кустарниковый ярус отсутствует. Из трав характерны *Aconogonon tripterocarpum* и *Calamagrostis lapponica*. В разреженном мохово-лишайниковом ярусе (общее покрытие до 15–20%) преобладают лишайники (до 10–20%); из мхов (покрытие 1–5%) отмечены *Dicranum fuscescens*, *Polytrichum juniperinum*, *Sanionia uncinata* и др. Из лишайников преобладают ягели: *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*; константны *C. gracilis*, *C. uncialis*, *Stereocaulon* spp. Сообщества субассоциации встречаются на высотах 100–250 м над ур. моря в континентальных районах, удаленных от моря. Отмечены на горях в Пенжинском р-не в окрестностях с. Каменское, с. Слаутное; в Олюторском р-не – в бассейне р. Майныльвыгоргын. Приурочены к ровным участкам или склонам СЗ и ССЗ экспозиций

крутизной 10–20°. Почвы – подбуры грубогумусированные иллювиально-железистые. Багульниковые кедровостланики, как правило, формируются на горях с давностью пожара около 50–60 лет.

Субасс. **calamagrostidoso purpurea-fruticulosum** – вейниково-кустарничковая. Сообщества субассоциации отличаются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе вейника пурпурного (*Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorffii*) и флористическим своеобразием. Имеется разреженный кустарничковый ярус из *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix pulchra*, *Potentilla fruticosa*. В травяно-кустарничковом ярусе отмечены *Aconogonon tripterocarpum*, *Carex vanheurckii*, *Equisetum pratense*, *Iris setosa*, *Luzula* sp., *Oxyria digyna*, *Poa pratensis* subsp. *alpigena*, *Rubus arcticus*, *Saussurea nuda*, *Viola epipsiloides*, что дифференцирует эти сообщества от типичных кустарничковых кедровостлаников. Почва – торфяно-глеезет перегнойно-торфяный, имеются признаки проточного увлажнения из-под склона горы. Сообщество описано на территории ГДУ “Ледяной” на высоте 160 м над ур. моря.

Субасс. **caricoso-rubosum chamaemori** – осоково-морошковая. Сообщества субассоциации отличаются значительным участием в травяно-кустарничковом ярусе морошки и осоки шаровидной (до 10–15%). В моховом ярусе обычны *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum elongatum*, участвуют *Aulacomnium palustre* и *Sphagnum girgensohnii*. Лишайники, как правило, отсутствуют, и лишь на торфяных буграх иногда образуют небольшие синузии. Сообщества приурочены к местообитаниям с признаками застойного увлажнения. Почвы – торфяно-криоземы и торфяно-глеезеты. В пределах субассоциации выделено два варианта:

Вар. **Rubus chamaemorus** – в сообществах варианта обильна морошка (10–15%), встречается *Carex globularis*. Почвы – торфяно-криоземы типичные. Сообщества варианта описаны на полуострове Говена, на мысе Песчаный.

Вар. **Carex globularis** – в сообществах обильна осока шаровидная (10%), встречается *Rubus chamaemorus*. В моховом ярусе характерен *Sphagnum girgensohnii* (покрытие до 10%). Почвы – торфяно-глеезеты типичные. Сообщества варианта описаны в окрестностях с. Хаилино.

Асс. 7. **Pinetum pumilae cassiopeosum tetragonae** – кедровостланик кассиопеевый.

Диагностические признаки. Отличается доминированием *Cassiope tetragona* и специфическим флористическим составом, охарактеризованным ниже. В сообществах ассоциации преобладают виды, устойчивые к ультраосновным породам (дунитам).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.7. Из кустарников обильны *Potentilla fruticosa* (10%) и *Juniperus sibirica* (7%). В травяно-ку-

старничковом ярусе (общее покрытие — 80%); преобладает *Cassiope tetragona* — 70%, встречаются *Empetrum nigrum* (5%), *Salix sphenophylla* (5%), *Phyllodoce caerulea* (1%). Отмечены также *Aconogonon ochreatum*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Carex melanocarpa*, *C. koraginensis*, *Dianthus repens*, *Dryas punctata*, *Festuca altaica*, *F. lenensis*, *Gastrolychnis involucrata*, *Lagotis minor*, *Minuartia obtusifolia*, *Poa platyantha*, *Saussurea nuda*, *Saxifraga funstonii*, *Stellaria laeta*, *Thalictrum alpinum*. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, из мхов единично отмечены пионерные виды *Ceratodon purpureus* и *Sanionia uncinata*; лишайники отсутствуют. В сообществе ассоциации 26 видов на 100 м², из них сосудистых растений — 24, мхов — 2.

Синэкология. Сообщество ассоциации приурочено к крупнощербнистой осыпи ультраосновных пород (дунитов), выходы которых на территории исследований встречаются только в Гальмоэннан-Сейнавском рудном массиве. Сообщество описано на высоте 215 м над ур. моря, на склоне ЮЮЗ экспозиции крутизной 20°.

Распространение. Встречено в южной части Ветвейского хр. в окрестностях ГДУ “Ледяной”. Кедровостланик кассиопеевый является очень редкой ассоциацией для севера Корякского округа; не описан в литературе.

Асс. 8. *Pinetum pumilae hylocomioso—fruticulosum* — кедровостланик зеленомошно-кустарничковый (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.3—0.9. В примеси встречаются *Betula middendorffii* (до 10%) и *Spiraea beauverdiana* (до 10%). Покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 10 до 80% (в среднем 40%); преобладают кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* и *Ledum palustre* subsp. *decumbens*. С высокой константностью встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Calamagrostis lapponica*, а также *Empetrum nigrum* и *Aconogonon tripterocarpon*. Отмечены также *Arctous alpina*, *Carex globularis* и др. В моховом ярусе (15—45%) отмечены *Aquilonium plicatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*, *D. elongatum*, *D. undulatum* и др. Лишайники встречаются единично. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 19 видов, в т. ч. сосудистых растений — 11, мохообразных — 6, лишайников — 6.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к нормально дренированным местообитаниям, к пологим склонам холмов и увалов.

Распространение. Сообщества ассоциации были описаны А.Е. Катениным в 1960 г. на побережье зал. Корфа, в окрестностях дер. Култушное и у подножия хребта Тиличинские горы; но не были им опубликованы.

Группа ассоциаций 4. *Pineta pumilae oligoherbosa* (syn.: *Pineta pumilae pura*) — кедровостланики беднотравные (мертвопокровные)

Диагностические признаки. Сообщества группы характеризуются разреженным напочвенным покровом (общее покрытие не превышает 3—5%) и мощной хвойной подстилкой (до 10 см). Характерны также высокая сомкнутость стланикового яруса (до 0.95), отсутствие подчиненных ярусов, бедный видовой состав. На пробной площади насчитывается около 200—300 стволиков кедрового стланика, их диаметр не превышает 8—10 см. Моховой покров отсутствует, либо представлен единичными экземплярами.

Синдинамика. По мнению ряда авторов (Kolesnikov, 1969; Molozhnikov, 1975 и др.), мертвопокровные (беднотравные) кедровостланики являются возрастной стадией зеленомошных. По мере роста и развития стланикового яруса, происходит изреживание полога, так как идет процесс отмирания части стволиков кедрового стланика, и под его полог внедряются зеленые мхи, травы и кустарнички. По данным других авторов, сообщества беднотравных кедровостлаников формируются на месте сгоревших горных лесов (Tyulina, 1954, 1956; Pivnik, 1958; Tikhomirov, Pivnik, 1961).

Распространение. Сообщества группы распространены по всему ареалу формации, встречаются на севере Сахалина (Kabanov, 1940), в Охотии (Vorob'ev, 1937; Vasil'ev, Chumin, 1979), бассейне Анадыря (Vasil'ev, 1956), Якутии (Pivnik, 1958), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969) и Японии (Kobayashi, 1971). Указаны для Южной Камчатки (Hulten, 1974; Trulevich, Plotnikova, 1974; Neshatayeva, 2002, 2011), Центральной долины Камчатки (Lipshits, Liverovskiy, 1937), Кроноцкого заповедника (Neshatayeva, 1994, 2011).

Асс. 9. *Pinetum pumilae oligoherbosum* — кедровостланик беднотравный (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.8—0.95. В примеси встречается *Betula middendorffii* (до 5%), реже — *Alnus fruticosa*. Кустарничковый ярус не выражен; с покрытием до 1% отмечены *Spiraea beauverdiana*, *Rhododendron aureum*, единично — *Potentilla fruticosa* и *Juniperus sibirica*. Травяно-кустарничковый ярус не выражен: общее покрытие трав и кустарничков не превышает 1—5%; единично отмечены *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Carex vanheurckii*, *Linnaea borealis*, *Pyrola incarnata*, *Saussurea nuda*, *Trientalis europaea* и др. Моховой ярус также не выражен; мхи встречаются единично, их общее покрытие не превышает 1—5%; Отмечены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Aquilonium plicatum*, *Polytrichum commune*, *Saniomia uncinata* и др. На пробной площади 100 м² в среднем встречается

ся 15 видов, в т.ч. сосудистых растений — 9, мохообразных — 4, лишайников — 2.

Синэкология. Сообщества ассоциации встречаются на высотах от 100 до 600 м над ур. моря, на склонах небольшой крутизны (до 10–20°) различных экспозиций. В пределах ассоциации мы выделяем 2 субассоциации:

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

Субасс. **oligofruticulosum** — беднокустарничковая. Отличается флористическим составом: незначительным участием кустарничков (до 3–5%): *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. В сообществах единично встречаются кустарники — *Betula middendorffii*, *B. exilis*, *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana* и травы — *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Lycopodium annotinum*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др. Из мхов единично отмечены *Dicranum fuscescens*, *D. elongatum*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata* и др. Приурочены к более бедным и сухим местообитаниям, чем сообщества типичной субассоциации. Отмечены на высотах 25–250 м над ур. моря.

Распространение. В Олюторском р-не сообщества ассоциации отмечены на полуострове Говена, побережье залива Корфа, в окрестностях пос. Тилички; в Пенжинском р-не — на Парапольском доле и в бассейне р. Пенжина (Gorodkov, 1935). Они встречаются также на севере Камчатского перешейка (окрестности с. Оссора, пос. Карага) и острове Карагинский (Neshatayeva, 2009, 2011).

Синдинамика. Беднотравные кедровостланики, являясь возрастной стадией, впоследствии будут сменяться зеленомошными или кустарничково-зеленомошными кедровостланиками.

Группа ассоциаций 5. *Pineta pumilae lichenosa* — кедровостланики лишайниковые

Диагностические признаки. Для сообществ группы характерно преобладание в мохово-лишайниковом ярусе кустистых лишайников (ягель, цетрарий, пепельников и др.) (покрытие 40–95%). Стланиковый ярус разрежен (сомкнутость 0.4–0.6). В осветленных межкрупных пространствах преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*. Высота кедрового стланика не превышает 150 см. Находясь в экстремальных условиях на границе экологического ареала, стволики стланика характеризуются медленным линейным и радиальным приростом, в возрасте 100 лет достигая диаметра 5 см. Кустарники отсутствуют или встречаются единично. В кустарничковом ярусе (покрытие 20–40%) встречаются *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. Из трав присутствуют *Festuca altaica*, *Hierochloë alpina*, *Acono-*

gonon tripterocarpum. Моховой покров разрежен (покрытие 10–25%), преобладают *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium* и др.

Синэкология. Сообщества группы приурочены к верхней границе пояса стлаников, встречаются на высотах от 150 до 600 м над ур. моря. Фрагменты разреженных низкорослых кедровостлаников лишайниковых нередко заходят в пояс горных тундр. Они приурочены к платообразным участкам рельефа и пологим склонам, к хорошо дренированным бедным каменистым почвам — литоземам.

Распространение. Лишайниковые кедровостланики распространены по всему ареалу формации, встречаются в бассейне р. Анадырь (Vasil'ev, 1956), Забайкалье, Амурской обл. (Tikhomirov, 1949), Якутии (Tikhomirov, 1949; Pivnik, 1958), на Сихотэ-Алине (Kolesnikov, 1969), севере Сахалина (Kabanov, 1940), в Охотии (Vorob'ev, 1937; Vasil'ev, Chumin, 1979; Kotlyarov, 1973, 1978), Прибайкалье (Molozhnikov, 1975, 1976, 1986), севере Японии (Horikawa, Kobayashi, 1965; Kobayashi, 1967, 1971). Указаны для Центральной долины Камчатки (Lipshits, Liverovskiy, 1937).

Асс. 10. **Pinetum pumilae fruticoso-lichenosum** — кедровостланик кустарничково-лишайниковый (табл. 1).

Синморфология. Сомкнутость стланикового яруса 0.3–0.7. Кустарничковый ярус, как правило, не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 20–40%) преобладают *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, единично встречаются *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*, изредка — низкорослый кустарник *Betula exilis*. Постоянно присутствует группа видов, характерных для пояса горных тундр: кустарнички — *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope tetragona*, травы — *Hierochloë alpina*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Calamagrostis lapponica*. Лишайниковый ярус (среднее покрытие 50%) образован *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Stereocaulon paschale*. С высокой константностью встречаются *Cladonia gracilis*, *C. uncialis*, *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Thamnolia verticillaris*, *Stereocaulon alpinum*. Для верхней границы пояса стлаников характерны также *Asahinea chrysantha*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Ochrolechia frigida* и др. На пробной площади 100 м² в среднем встречается 22 вида, в т.ч. сосудистых растений — 8, мохообразных — 4, лишайников — 10.

Синэкология. Сообщества ассоциации приурочены к высотам 150–400 м, встречаются в наиболее бедных и сухих местообитаниях, на верхнем пределе распространения формации, на заросших каменистых и щебнистых осыпях. Почвы — литоземы грубогумусовые типичные.

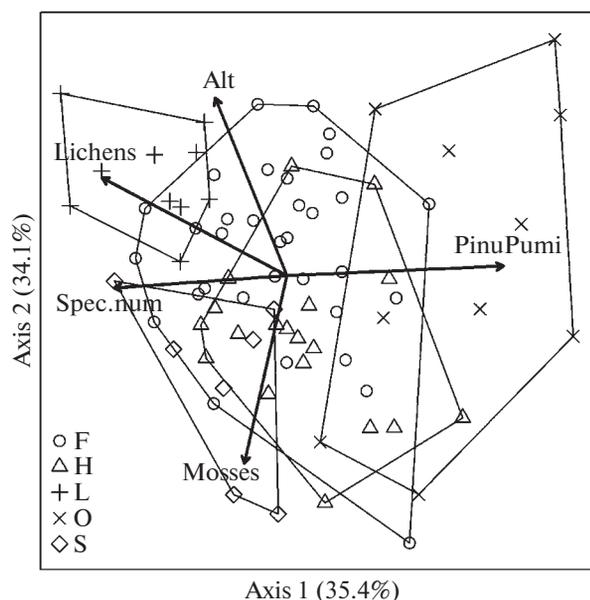


Рис. 2. Ординационная диаграмма NMS. В подписях к осям в скобках указана доля объясненной дисперсии. Символами обозначены группы ассоциаций: F – *Pineta pumilae fruticulosa*; H – *Pineta pumilae hylocomiosa*; L – *Pineta pumilae lichenosa*; O – *Pineta pumilae oligoherbosa*; S – *Pineta pumilae sphagnosa*. Векторы показывают направления изменения характеристик местообитаний: Alt – высота над ур. моря ($R^2 = 0.31$); PinuPumi – сомкнутость кедрового стланика ($R^2 = 0.27$); Lichens – проективное покрытие лишайников ($R^2 = 0.36$); Mosses – проективное покрытие мохообразных ($R^2 = 0.29$); Spec.num – число видов на пробной площади ($R^2 = 0.25$); уровень значимости всех факторов $p < 0.001$.

Fig. 2. NMS ordination diagram. Numbers in parentheses show values of explained variance by the axes. Symbols show groups of associations: F – *Pineta pumilae fruticulosa*; H – *Pineta pumilae hylocomiosa*; L – *Pineta pumilae lichenosa*; O – *Pineta pumilae oligoherbosa*; S – *Pineta pumilae sphagnosa*. Vectors show the directions of changes in the characteristics of habitats: Alt – altitude above sea level ($R^2 = 0.31$); PinuPumi – density of dwarf pine ($R^2 = 0.27$); Lichens – coverage of lichens ($R^2 = 0.36$); Mosses – coverage of bryophytes ($R^2 = 0.29$); Spec.num – the number of species in the sample plot ($R^2 = 0.25$); significance level of all factors $p < 0.001$.

Распространение. На севере Корякского округа лишайниковые кедровостланики обычно встречаются в континентальных районах, изолированных от воздействия морских воздушных масс. В Олюторском районе – в окрестностях ГДУ “Ледяной” и “Левтырин”, в Пенжинском районе – в окрестностях с. Каменское и ГОК “Аметистовое”. Указаны также для бассейна р. Пенжина (Sochava, 1932; Gorodkov, 1935). На Камчатке кустарничково-лишайниковые кедровостланики встречаются на склонах вулкана Авача, в Кроноцком заповеднике, Козыревском, Малкинском и Ганальском хребтах (Neshatayeva, 2011).

Ординация описаний сообществ кедрового стланика выполнена в двух осях, общая доля объясненной дисперсии по которым примерно одинаково

ва и составила в сумме 69.5% (рис. 2). Распределение сообществ на ординационной диаграмме объясняется двумя основными факторами: высотой над уровнем моря (коэффициент детерминации $R^2 = 0.31$, $p < 0.001$), который связан с осью 2, и сомкнутостью полога кедрового стланика ($R^2 = 0.27$, $p < 0.001$), проявляющийся по оси 1. Для улучшения восприятия точки описаний на диаграммах объединены в группы ассоциаций. Группы ассоциаций сменяют друг друга по градиенту сомкнутости кедрового стланика (за исключением сфагновой и лишайниковой). Сфагновые и лишайниковые кедровостланики характеризуются наименьшей сомкнутостью стланикового яруса, беднотравные – наибольшей. Отмечена слабая отрицательная корреляция проективного покрытия лишайников с сомкнутостью кедрового стланика ($R = -0.27$, $p < 0.05$). Кроме того, обнаружена отрицательная связь общего числа видов с сомкнутостью стланикового яруса ($R = -0.42$, $p < 0.001$). Высота над уровнем моря – комплексный градиент, включающий в себя на территории исследований не только климатические характеристики, но и изменение почвенно-грунтовых условий. В условиях предгорий на низких высотах значительно затруднен дренаж почвы, там формируются торфяные горизонты и часто отмечается близкое залегание многолетней мерзлоты. На больших высотах расчлененный горный рельеф способствует лучшему дренажу почв. Этот комплексный градиент объясняет разделение групп ассоциаций сфагновых и лишайниковых кедровостлаников. Проективное покрытие лишайников положительно скоррелировано с высотой над уровнем моря ($R = 0.41$, $p < 0.01$). В целом, по видовому составу и обилию видов хорошо разделяются группы ассоциаций, формирующиеся в контрастных экологических условиях: сфагновые, лишайниковые и беднотравные кедровостланики. Наиболее распространены кустарничковые и зеленомошные кедровостланики встречаются на различных высотах при средних значениях сомкнутости стланикового яруса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На севере Корякского округа, территория которого относится к Берингийской кустарничковой (лесотундровой) геоботанической области, сообщества кедрового стланика являются зональной формацией. Они широко распространены на дренированных равнинах, высоких террасах и шлейфах; в горах образуют хорошо выраженный стланиковый пояс на высотах от 50 до 400 м над ур. моря. Постоянными спутниками кедрового стланика являются березка Миддендорфа и ольховый стланик; в подлеске часто встречаются спирея Бовера и рододендрон золотистый. Флористическое разнообразие сообществ кедровостлаников невысокое: в

83 описаниях отмечено 92 вида сосудистых растений, 61 вид мохообразных, 47 лишайников (кроме того, до 20 вида лишайников-эпифитов).

Количество видов растений на пробной площади (100 м²) — от 5 до 32, среднее — 18.5 ± 0.7 вида. Наиболее бедным видовым составом характеризуются кедровостланики беднотравные (до 5 видов на 100 м²); наиболее богатым — кедровостланики лишайниковые (32 вида на 100 м²). Варьирование видового состава и структуры сообществ определяются положением фитоценоза в рельефе и сомкнутостью стланикового яруса. При сходной сомкнутости стланика в предгорьях формируются кедровостланики сфагновые, в горных условиях — лишайниковые. При максимальной сомкнутости стланика видовая насыщенность фитоценоза и проективное покрытие подчиненных ярусов существенно снижаются, формируются кедровостланики беднотравные.

Разработана эколого-фитоценотическая классификация сообществ формации **Pineta pumilae**; выявленное ценоценотическое разнообразие составило 10 ассоциаций, 10 субассоциаций и 9 вариантов, отнесенных к 5 группам ассоциаций: кедровостланики сфагновые (**Pineta pumilae sphagnosa**), кедровостланики зеленомошные (**Pineta pumilae hylocomiosa**), кедровостланики кустарничковые (**Pineta pumilae fruticulosa**), кедровостланики лишайниковые (**Pineta pumilae lichenosa**) и кедровостланики беднотравные (мертвопокровные) — **Pineta pumilae oligoherbosa** (= **Pineta pumilae pura**). Для каждого синтаксона приведена геоботаническая характеристика, отмечены особенности флористического состава, ценоценотической структуры, экологической приуроченности и географического распространения. С использованием морфологических характеристик почвенного профиля, охарактеризованных на основе 33 описаний почвенных разрезов, установлены основные типы почв, сопряженные с сообществами кедрового стланика. Всего выявлено 5 типов и 7 подтипов почв. На территории исследований наиболее часто встречаются зеленомошные кедровостланики, приуроченные к средним условиям увлажнения и почвенного богатства, распространенные на шлейфах и склонах гор и дренированных равнинах. Почвы под ними — сухоторфяно-подбуры, характеризующиеся накоплением сухого торфа, что свойственно для районов холодного гумидного климата. Сфагновые, сфагново-зеленомошные и кустарничково-зеленомошные кедровостланики с участием сфагновых мхов, морошки и осоки шаровидной (*Carex globularis*) приурочены к торфяно-глеземам и торфяно-криоземам — торфяным почвам, подстилаемым многолетней мерзлотой; они также встречаются на мерзлых буграх крупнобугристых болот. Кустарничково-лишайниковые кедровостланики характерны для сухих и олиготрофных местообитаний, они приурочены к ка-

менистым и щебнистым субстратам, распространенным на склонах гор, и подстилаются литоземами грубогумусовыми.

На верхней границе пояса стлаников (400—500 м) встречаются сочетания разреженных кедровостлаников и сообществ горных тундр. Их особенностями является чередование низкорослых (0.5—1.0 м) куртин кедрового стланика и участков горных кустарничково-лишайниковых тундр. Здесь преобладают арктоальпийские шпалерные кустарники и кустарнички (*Cassiope tetragona*, *Loiseleuria procumbens*, *Salix arctica*, *S. sphenophylla*) и лишайники (*Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Flavocetraria nivalis*, *Gowardia nigricans*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Thamnochloa vermicularis*). Своеобразные микрокомбинации, образованные куртинами кедрового стланика и чередующимися с ними участками ягельных тундр, характерны для внутренних районов Корякского округа, они распространены на низкогорных плато и флювиогляциальных равнинах, сложенных песчано-галечными отложениями, являясь ценными зимними пастбищами северного оленя. Наиболее редкими для региона сообществами формации являются кедровостланики кассиопеевые (с *Cassiope tetragona*), встреченные на ультраосновных породах (дунитах) Гальмоэннан-Сейнавского платиноносного рудного узла, а также кедровостланики дереновые (с *Chaetopericlymenum suecicum*), отмеченные на побережье залива Корфа (полуостров Говена).

Сообщества формации **Pineta pumilae** северной Корякии отличаются значительным своеобразием, по сравнению с сообществами кедрового стланика, описанными на полуострове Камчатка (Neshataeva, 2011). На севере Корякского АО не встречаются сообщества четырех групп ассоциаций, распространенных на Камчатке: кедровостланики травяные (**Pineta pumilae herbosa**), папоротниковые (**Pineta pumilae pteridosa**), кустарничковые (**Pineta pumilae fruticulosa**) и рододендроновые (**Pineta pumilae rhododendrosa**). Довольно сходны по составу и структуре сообщества трех групп ассоциаций: кедровостланики сфагновые (**Pineta pumilae sphagnosa**), зеленомошные (**Pineta pumilae hylocomiosa**), и лишайниковые (**Pineta pumilae lichenosa**), но они в северных и южных районах Камчатского края представлены разными ассоциациями. Очень близки сообщества кедровостлаников беднотравных (**Pineta pumilae oligoherbosa** (= **Pineta pumilae pura**)). Отмечены только две общие ассоциации, встречающиеся как на полуострове Камчатка, так и в Корякском АО: **Pinetum pumilae hylocomiosum** и **Pinetum pumilae oligoherbosum**.

В настоящее время, в связи с прокладкой дорог и освоением горнорудных месторождений, проблема охраны сообществ кедрового стланика от пожаров является очень острой. Сообщества кедрового стланика подвержены пожарам в ве-

сенне-летний период, поскольку *Pinus pumila* образует хвойную подстилку, выделяет горючие смолы и эфирные масла, легко возгорается. Во время пожаров выгорают обширные массивы стланиковых зарослей. Восстановление кедровых стлаников на горячих идет очень медленно, поскольку подстилка и органогенный почвенный горизонт полностью выгорают. Свежие гари кедровостлаников активно заселяются березкой Миддендорфа (*Betula middendorffii*) и ольховым стлаником (*Alnus fruticosa* s.l.), семена которых распространяются ветром. Под их полог происходит постепенный занос семян кедрового стланика животными, и начинается процесс возобновления стланика, который является более долгоживущей породой и сильным эдификатором. Не ранее, чем через 70–100 лет произойдет смена производных сообществ кустарников кедровостланиками (Tikhomirov, 1949).

В безлесных районах Северной Корякии кедровый стланик является важнейшим ресурсным растением, используемым местным населением на топливо. Съедобные семена кедрового стланика ценятся за высокие вкусовые качества. Заросли кедровостлаников являются основными станциями ценных промысловых животных — белки, соболя, горностая — и нуждаются в охране.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность к.б.н. В.В. Якубову (БПИ ДВО РАН) за помощь в определении гербарных сборов сосудистых растений, Д.Е. Гимельбранту и к.б.н. И.С. Степанчиковой (СПбГУ) — лишайников, а также В.Е. Кириченко, М.С. Откидач и к.б.н. доц. В.Н. Тюрину, принимавшим участие в полевых исследованиях разных лет. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00202.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Chertov] Чертов О.Г. 1981. Экология лесных земель: почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний. Л. 192 с.
- [Czernjadjeva] Чернядьева И.В. 2012. Мхи полуострова Камчатка. СПб. 459 с.
- [Dmitrieva] Дмитриева Е.В. 1978. Кедровый стланик на южном пределе своего распространения (таксационно-типологическая характеристика). — Бот. журн. 63 (9): 1352–1358.
- [Dokuchaeva] Докучаева В.Б. 1985. Растительность юго-восточных отрогов хребта Большой Анначаг. — В кн.: Пояс редколесий верховий Колымы. Владивосток. С. 44–63.
- [Gorodkov] Городков Б.Н. 1935. Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. — Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. 1: 7–84.
- [Grushin] Грушин М.И. 1961. Лесные ресурсы Камчатки. — В кн.: Сырьевые ресурсы Камчатской области. М. С. 164–169.
- Horikawa Y., Kobayashi K. 1965. Bryophyte and lichen communities on the floor of *Pinus pumila* shrubs in the alpine region of Central Japan Alps. — *Hicobia. Journ. of the Hiroshima Botanical Club.* 4 (4): 290–301.
- Hultèn E. 1974. The plant cover of Southern Kamchatka. — *Arkiv för Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapssakademiens. Andra serien.* 7 (2–3): 181–257.
- Iwatsuki Z., Hattori S. 1975. The bryophyte communities in the *Pinus pumila* association of Central Japan. — *Journ. Hattori Bot. Lab.* 18: 70–77.
- [Kabanov] Кабанов Н.Е. 1940. Лесная растительность советского Сахалина. Владивосток. 212 с.
- [Kabanov] Кабанов Н.Е. 1977. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М. 175 с.
- [Kachinskiy] Качинский Н.А. 1970. Физика почвы. Часть 2. Водно-физические режимы и свойства почв. М. 359 с.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. 1984. Таксономический состав и географическое распространение сосудистых растений Северной Корякии (Камчатская область). — *Комаровские чтения.* 31: 3–45.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. (ред.). 1985–1996. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л.; СПб.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. (ред.) 1989. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 4. Л.; СПб. 378 с.
- [Khomontovskiy] Хоментовский П.А. 1995. Экология кедрового стланика на Камчатке. Владивосток. 226 с.
- Kobayashi K. 1967. Phytosociological studies on *Pinus pumila* shrubs of the Daisetsu and the Hidaka ranges in Hokkaido, Japan. — *Japan J. Ecol.* 17 (5): 189–198.
- Kobayashi K. 1971. Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan. — *Journ. of science of the Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2 (Botany).* 14 (1): 1–52.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1969. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток. 106 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 2004. Сравнительная оценка условий среды на основе режимных наблюдений и экологических шкал. — *Комаровские чтения.* 50: 28–59.
- [Kondratyuk] Кондратюк В.И. 1974. Климат Камчатки. М. 204 с.
- [Kotlyarov] Котляров И.И. 1973. Заросли кедрового стланика на Охотском побережье. — В сб.: Материалы V Всесоюз. симпоз. “Биологические проблемы Севера”. Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан. С. 208–214.
- [Kotlyarov] Котляров И.И. 1977. Строение, рост и продуктивность кедровостланиковых зарослей. — *Экспресс-информ. ЦБНТИ. Сер. лесовед. и лесоводство.* Вып. 28. 31 с.

- [Kotlyarov] Котляров И.И. 1978. К экологии кедрового стланика Охотского побережья. — Экология. 5: 87–90.
- [Lipshits, Liverovskiy] Липшиц С.Ю., Ливеровский Ю.А. 1937. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. — Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. Вып. 4. Л. 250 с.
- [Mazirov et al.] Мазиров М.А., Шеин Е.В., Корчагин А.А., Шушкевич Н.И., Дембовецкий А. В. 2012. Полевые исследования свойств почв: учебное пособие. Владимир. 72 с.
- McCune B., Grace J.V., Urban D.L. 2002. Analysis of Ecological Communities. Oregon. 300 p.
- [Mezhennyu] Меженный А.А. 1978. О распространении кедрового стланика. — Лесное хозяйство. 3: 41–42.
- Minchin P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. — Vegetatio. 69: 89–107.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1975. Кедровый стланик горных ландшафтов северного Прибайкалья. М. 203 с.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1976. Ассоциации кедрового стланика. — В кн.: Влажный прибайкальский тип пояности растительности. Новосибирск. С. 200–212.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1986. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск. 272 с.
- [Neshatayev] Нешатаев В.Ю. 2001. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры. — Растительность России. 1: 62–70. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62>
- [Neshatayev et al.] Нешатаев Ю.Н., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1994. Принципы и методы классификации растительности Кроноцкого заповедника. — В сб.: Тр. БИН РАН. Вып. 16. Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С. 7–12.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 1994. Сообщества кедрового стланика. — В сб.: Тр. БИН РАН. Вып. 16. Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С. 81–105.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 2002. Растительность Южно-Камчатского заказника. — В сб.: Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Вып. 3. Флора и растительность Южной Камчатки. Петропавловск-Камчатский. С. 137–232.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М. 537 с.
- [Neshatayeva] Нешатаева В.Ю. 2011. Сообщества кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) полуострова Камчатка. — Растительность России. 19: 71–100.
- [Neshatayeva et al.] Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кириченко В.Е. 2020. Растительность Северной Корьяки (Камчатский край) и ее геоботаническое районирование. — Вестник СПбГУ. Науки о земле. 65 (2): 1–32.
- Numata M., Miyawaki A., Ito D. 1972. Natural and semi-natural vegetation in Japan. — Blumea. 20 (2): 435–496.
- Okitsu S. 2003. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles. — In: Forest vegetation of northeast Asia / Ed. by Kolbek J., Shrutek M., Box E. Kluwer, and Dordrecht. P. 231–261.
- Okitsu S., Ito K. 1984. Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. — Vegetatio. 58 (2): 105–113.
- Okitsu S., Ito K. 1989. Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, northern Japan. — Vegetatio. 84: 127–132. <https://doi.org/10.1007/BF00036513>
- Oksanen J. 2022. Vegan: ecological diversity. URL: <https://cran.rstudio.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf/>.
- [Pivnik] Пивник С.А. 1958. Растительность приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя. — Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 3: 128–153.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- Saito S. 1983. On relations of caching by animals on the seed germination of Japanese stone-pine (*Pinus pumila* Regel). — Bull. of the Shiretoko Museum. 5: 23–40.
- Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen Forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia. Uppsala, Uppsala University, Museum of Evolution. 359 pp.
- [Sapozhnikov et al.] Сапожников А.П., Селиванова Г.А., Ильина Т.М., Дюкарев В.Н., Бутовец Г.Н., Гладкова Г.А., Гавренков Г.И., Жильцов А.С. 1993. Почвообразование и особенности биологического круговорота веществ в горных лесах Южного Сихотэ-Алиня. Хабаровск. 267 с.
- [Shishov et al.] Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с.
- [Sochava] Сочава В.Б. 1932. По тундрам бассейна Пенжинской губы. — Изв. ГГО. 64 (4–5): 1–24.
- Suzuki T. 1954. Forest and bog vegetation within Ozegahara Basin. — In: Sci. Res. Ozegahara Moor. Tokyo. P. 205–268.
- Suzuki T. 1964. Pflanzensoziologische Übersicht auf alpinen und subalpinen Vegetation in inneren Kurobe Gebiet, Japanischen Nordalpen. — In: Nature of Japan North Alps. Sci. Res. Toyama Univ. P. 219–254.
- Tatewaki M. 1963. The vegetation of the Daisetsu volcano group. — In: Scientific Researches of the Daisetsu volcano group. Ishikawa T. (Ed.). Reports of the Nature Conservation Society of Japan. 8: 25–59 (In Japan.).
- [Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1949. Кедровый стланик, его биология и использование. М. 105 с.
- [Tikhomirov, Pivnik] Тихомиров Б.А., Пивник С.А. 1961. Кедровый стланик. Биология и использование. Магадан. 37 с.
- [Trulevich, Plotnikova] Трулевич Н.В., Плотникова Л.С. 1974. Растительный покров бассейна реки Паужетки. — В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М. С. 42–52.

- [Tyulina] Тюлина Л.Н. 1954. Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 9: 150–209.
- [Tyulina] Тюлина Л.Н. 1956. На озере Токо и северном склоне Станового хребта (краткий геоботанический очерк). — В сб.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л. С. 558–571.
- [Vasil'ev] Васильев В.Н. 1956. Растительность Анадырского края. М.; Л. 218 с.
- [Vasil'ev, Chumin] Васильев Н.Г., Чумин В.Т. 1979. Основные ассоциации кедрового стланика на южном побережье Охотского моря. — Проблемы ботаники. 14 (2): 47–51.
- [Vorob'ev] Воробьев Д.П. 1937. Растительность южной части побережья Охотского моря. — Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. 2: 19–102.
- [Yakubov, Chernyagina] Якубов В.В., Черныгина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский. 165 с.
- Yasuda M., Okitsu S. 2012. Relationship between shoot elongation and tree-ring growth varies with the positional environment in *Pinus pumila*. — Journal of Horticultural Research. 66: 49–54.
- [Zhudova] Жудова П.П. 1967. Растительность и флора Судзунинского государственного заповедника Приморского края. — Тр. Сихотэ-Алинского заповедника. 4: 3–245.

CLASSIFICATION OF DWARF PINE COMMUNITIES IN THE NORTH OF THE KORYAK DISTRICT (KAMCHATKA TERRITORY)

V. Yu. Neshataeva^{a, #}, V. Yu. Neshataev^b, K. I. Skvortsov^a, E. Yu. Kuzmina^a, and A. P. Korablev^a

^aKomarov Botanical Institute of RAS
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^bSt. Petersburg State Forest Technical University
Institutsky Lane, 5, St. Petersburg, 194021, Russia

[#]e-mail: vneshataeva@yandex.ru

A detailed geobotanical characteristic of Siberian dwarf-pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) communities of the north of the Koryak District is presented. The vegetation classification based on 83 relevés has been elaborated using main principles and classification methods of Russian dominant-determinant approach. As the result 10 associations, 10 subassociations and 9 variants classified within 5 association groups were revealed. The peculiarities of their species composition, community structure, ecology and geographical distribution were characterized. Using soil characteristics, several types of sites were recognized. It was shown that mesophytic moss-rich dwarf-pine shrubs (**Pinetum pumilae hylocomiosum**) were closely connected to the mean values of soil moisture and soil fertility of the sites. Rhododendron-rich dwarf-pine communities (subass. **Pinetum pumilae rhododendroso aurei-hylocomiosum**) adjoined them but they usually occurred on higher altitudes. Lichen-rich dwarf-pine shrubs (**Pinetum pumilae fruticoso-cladinosum**) occupied the driest and poorest sites at the upper border of dwarf-shrub altitudinal belt (350–400 m a.s.l.). The dwarf-shrub-rich Siberian dwarf-pine communities (ass. group **Pineta pumilae fruticulosa**) were closely connected to rather dry and poor sites. In wet sites with shallow groundwater, Sphagnum-rich dwarf-pine communities (**Pinetum pumilae sphagnosum girgensohnii**) were found. Cloudberry-rich dwarf-pine shrubs (subass. **Pinetum pumilae chamaemori-rubosum**) adjoined them but mainly occurred on the peat hillock of palsas. The variation in the species composition and structure of communities are determined by their position in the relief and the density of the dwarf-pine layer. With a similar density of dwarf-pine, Sphagnum-rich dwarf-pine communities form in the foothills, and lichen-rich dwarf-pine shrubs form in mountains. The species diversity and the abundance of the subordinate layers are significantly reduced at the maximum density of the dwarf-pine; so poor-herb dwarf-pine communities (**Pineta pumilae oligoherbosa**) are formed.

Keywords: Siberian dwarf-pine, elfin woods, classification, Koryak District, Kamchatka Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are very grateful to PhD V.V. Yakubov for his kind assistance in identification of vascular plant species; to D.E. Himelbrant and PhD I.S. Stepanchikova who identified the lichen species; as well as to V.E. Kirichenko, M.S. Otkidatch and PhD V. N. Turin, who took part in the field research. The study was carried out with a support of a grant from the Russian Science Foundation № 23-27-00202.

REFERENCES

- [Ecology of Forest Lands: Soil and Ecological Study of Forest Sites]. Leningrad. 192 p. (In Russ.).
- Czernyadjeva I.V. 2012. Mosses of Kamchatka Peninsula. Saint Petersburg. 459 p. (In Russ.).
- Dmitrieva E.V. 1978. *Pinus pumila* at the southern boundary of its spreading (taxational-typological characterization). — Bot. Zhurn. 63 (9): 1352–1358 (In Russ.).
- Dokuchayeva V.B. 1985. Rastitel'nost' yugo-vostochnykh otrogov khrebt Bol'shoy Annachag [Vegetation of the southeastern spurs of the Bolshoy Annachag ridge]. — In: Poyas redkolesii verkhovii Kolymy [The belt of woodlands of the upper Kolyma]. Vladivostok. P. 44–63 (In Russ.).
- Gorodkov B.N. 1935. Geobotanicheskiy i pochvennyy ocherk Penzhinskogo rayona Dal'nevostochnogo kraya

- [Geobotanical and soil sketch of the Penzhinsky district of the Far Eastern Region]. — Tr. DVF AN SSSR. Ser. botan. 1: 7–84 (In Russ.).
- Grushin M.I. 1961. Lesnye resursy Kamchatki [Forest resources of Kamchatka]. — In: Syr'evye resursy Kamchatskoi oblasti [Raw materials of the Kamchatka region]. Moscow. P. 164–169 (In Russ.).
- Horikawa Y., Kobayashi K. 1965. Bryophyte and lichen communities on the floor of *Pinus pumila* shrubs in the alpine region of Central Japan Alps. — Hicobia. Journ. of the Hiroshima Botanical Club. 4 (4): 290–301.
- Hult n E. 1974. The plant cover of Southern Kamchatka. — Arkiv f r Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapssakademiens. Andra serien. 7 (2–3): 181–257.
- Iwatsuki Z., Hattori S. 1975. The bryophyte communities in the *Pinus pumila* association of Central Japan. — J. Hattori Bot. Lab. 18: 70–77.
- Kabanov N.E. 1940. Lesnaya rastitel'nost' sovetskogo Sakhalina [Forest vegetation of Soviet Sakhalin]. Vladivostok. 212 p. (In Russ.).
- Kabanov N.E. 1977. Khvoynye derev'ya i kustarniki Dal'nego Vostoka [Coniferous trees and shrubs of the Far East]. Moscow. 175 p. (In Russ.).
- Kachinskii N.A. 1970. Physics of the soil. Part II. Water-physical properties and soil regimes. Moscow. 359 p. (In Russ.).
- Kharkevich S.S. (Ed.). 1985–1996. Sosudistiye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 1–8. Leningrad; St. Petersburg. (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1984. Taksonomicheskii sostav i geograficheskoe rasprostranenie sosudistyykh rasteniy Severnoy Koryakii (Kamchatskaya oblast') [Taxonomic composition and geographical distribution of vascular plants of Northern Koryakia (Kamchatka region)]. — Komarovskie chteniya. 31: 3–45 (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1989. Sosudistiye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 4. Leningrad. 380 p. (In Russ.).
- Khomentovskiy P.A. 1995. Ekologiya kedrovogo stlanika na Kamchatke [Ecology of cedar elfin in Kamchatka]. Vladivostok. 226 p. (In Russ.).
- Kobayashi K. 1967. Phytosociological studies on *Pinus pumila* shrubs of the Daisetsu and the Hidaka ranges in Hokkaido, Japan. — Japan J. Ecol. 17 (5): 189–198. https://doi.org/10.18960/seitai.17.5_189.
- Kobayashi K. 1971. Phytosociological studies on the scrub of dwarf pine (*Pinus pumila*) in Japan. — Journ. of science of the Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2 (Botany). 14 (1): 1–52.
- Kolesnikov B.P. 1969. Vysokogornaya rastitel'nost' srednego Sikhote-Alinya [High-altitude vegetation of the middle Sikhote-Alin]. Vladivostok. 106 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 2004. Sravnitel'naya otsenka usloviy sredi na osnove rezhimnykh nabliudeniy i ekologicheskikh shkal [Comparative estimation of environmental conditions based on regime observations and ecological scales]. — Komarovskie chteniya. 50: 28–59 (In Russ.).
- Kondratyuk V.I. 1974. Klimat Kamchatki [Climate of Kamchatka]. Moscow. 204 p. (In Russ.).
- Kotlyarov I.I. 1973. Zarosli kedrovogo stlanika na Okhotskom poberezh'e [Thickets of *Pinus pumila* on the Okhotsk coast]. — In: Materialy V Vsesoyuz. Simpoz. "Biologicheskie problemy Severa". Pochvy i rastitel'nost' merzlotnykh raionov SSSR [Materials of the V All-Union symposium "Biological problems of the North". Soils and vegetation of permafrost regions of the USSR]. Magadan. P. 208–214 (In Russ.).
- Kotlyarov I.I. 1977. Stroenie, rost i produktivnost' kedrovostlanikovyykh zarosley [Structure, growth and productivity of *Pinus pumila* thickets]. — Ekspres-inform. TsBNTI. Ser. lesoved. i lesovodstvo. Vol. 28. 31 p. (In Russ.).
- Kotlyarov I.I. 1978. K ekologii kedrovogo stlanika na okhotskom poberezh'e [To the ecology of *Pinus pumila* of the Okhotsk Sea Coast]. — Ekologiya. 5: 87–90 (In Russ.).
- Lipshits S.Yu., Liverovskiy Yu.A. 1937. Pochvenno-botanicheskie issledovaniya i problema sel'skogo khozyaistva v tsentral'noy chasti doliny reki Kamchatki [Soil and botanical research and the problem of agriculture in the central part of the Kamchatka River valley]. — Tr. SOPS AN SSSR. Ser. Kamchatskaya. Vol. 4. Leningrad. 250 p. (In Russ.).
- Mazirov M.A., Shein E.V., Korchagin A.A., Shushkevich N.I., Dembovskii A.V. 2012. Field studies of soil properties: manual. Vladimir. 72 p. (In Russ.).
- McCune B., Grace J.B., Urban D.L. 2002. Analysis of Ecological Communities. Oregon. 300 p.
- Mezhennyy A.A. 1978. O rasprostraneniі kedrovogo stlanika [On the distribution of *Pinus pumila*]. — Lesnoe khozyaistvo. 3: 41–42 (In Russ.).
- Minchin P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. — Vegetatio. 69: 89–107.
- Molozhnikov V.N. 1975. Kedrovyy stlanik gornyykh landshaftov severnogo Pribaykal'ya [*Pinus pumila* of the mountain landscapes of the northern Baikal region]. Moscow. 203 p. (In Russ.).
- Molozhnikov V.N. 1976. Assotsiatsii kedrovogo stlanika [*Pinus pumila* associations]. — In: Vlazhnyi pribaykalskii tip pojasnosti rastitel'nosti [Wet Baikal type of vegetation belt]. Novosibirsk. P. 200–212 (In Russ.).
- Molozhnikov V.N. 1986. Rastitel'nye soobshchestva Pribaykal'ya [Plant communities of the Baikal region]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).
- Neshatayev V. Yu. 2001. The Project of the All-Russian code of phytosociological nomenclature. — Vegetation of Russia. 1: 62–70 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62>
- Neshatayev Yu.N., Neshatayev V.Yu., Neshatayeva V.Yu. 1994. Printsipy i metody klassifikatsii rastitel'nosti Kronotskogo zapovednika [Principles and methods of vegetation classification of the Kronotsky Reserve]. — In: Tr. BIN RAN. Vol. 16. Rastitel'nost' Kronotskogo gosudarstvennogo zapovednika (Vostochnaya Kamchatka) [Proc. BIN RAN. Vol. 16. Vegetation of the Kronotsky State Reserve (Eastern Kamchatka)]. Saint Petersburg. P. 7–12 (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu. 1994. Soobshchestva kedrovogo stlanika [Communities of *Pinus pumila*]. — In: Tr. BIN RAN. Vol. 16. Rastitel'nost' Kronotskogo gosudarstvennogo zapovednika (Vostochnaya Kamchatka) [Proc. BIN RAN. Vol. 16. Vegetation of the Kronotsky State Reserve (Eastern Kamchatka)]. Saint Petersburg. P. 81–105 (In Russ.).

- Neshatayeva V.Yu. 2002. Rastitel'nost' Yuzhno-Kamchatskogo zakaznika [Vegetation of the South Kamchatka Nature Reserve]. — In: Tr. Kamchatskogo filiala TIG DVO RAN. Vol. 3. Flora i rastitel'nost' Yuzhnoy Kamchatki [Proc. of the Kamchatka branch of the TIG FEB RAS. Vol. 3. Flora and vegetation of Southern Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky. P. 137–232 (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu. 2009. The vegetation of the Kamchatka Peninsula. Moscow. 537 p. (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu. 2011. Siberian dwarf-pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) communities in the Kamchatka Peninsula. — Vegetation of Russia. 19: 71–100 (In Russ.).
- Neshatayeva V.Yu., Neshatayev V.Yu., Kirichenko V.E. 2020. Vegetation cover of the North of the Koryak Region (Kamchatsky Krai) and its geobotanical subdivision. — Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences. 65 (2): 395–416 (In Russ.).
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
- Numata M., Miyawaki A., Ito D. 1972. Natural and semi-natural vegetation in Japan. — Blumea. 20 (2): 435–496.
- Okitsu S. 2003. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles. — In: Forest vegetation of northeast Asia. P. 231–261.
- Okitsu S., Ito K. 1984. Vegetation dynamics of the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* Regel) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido, Japan. — Vegetatio. 58 (2): 105–113.
- Okitsu S., Ito K. 1989. Conditions for the development of the *Pinus pumila* zone of Hokkaido, northern Japan. — Vegetatio. 84: 127–132.
<https://doi.org/10.1007/BF00036513>
- Oksanen J. 2022. Vegan: ecological diversity. URL: <https://cran.rstudio.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf/>
- Pivnik S.A. 1958. Rastitel'nost' prilenskikh otrogov Verkhoyanskogo khrebtu v raione ust'ya Vilyuya [Vegetation of the Prilensky spurs of the Verkhoyansky ridge near the mouth of the Vilyu River]. — Rastitel'nost' Krainego Severa i ego osvoenie. 3: 128–153 (In Russ.).
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
URL: <https://www.R-project.org/>
- Saito S. 1983. On relations of caching by animals on the seed germination of Japanese stone-pine (*Pinus pumila* Regel). — Bull. of the Shiretoko Museum. 5: 23–40.
- Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichen Forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia. Uppsala, Uppsala University, Museum of Evolution. 359 p.
- Sapozhnikov A.P., Selivanova G.A., Il'ina T.M., Djukarev V.N., Butovec G.A., Gladkova G.A., Gavrenkov G.I., Zhilcov A.S. 1993. Soil formation and the features of biological cycle of substances in the mountain forests of Southern Sikhote-Alin. Khabarovsk. 267 p. (In Russ.).
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. 2004. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk. 342 p. (In Russ.).
- Sochava V.B. 1932. Po tundram basseina Penzhinskoi guby [Along the tundras of the Penzhina Bay basin]. — Izv. GGO. 64 (4–5): 1–24 (In Russ.).
- Suzuki T. 1954. Forest and bog vegetation within Ozegahara Basin. — In: Sci. Res. Ozegahara Moor. Tokyo. P. 205–268.
- Suzuki T. 1964. A plant sociological review of alpine and subalpine vegetation of Inner Kurobe District, Japanese North Alps. — In: Nature of Japan North Alps. Sci. Res. Toyama Univ. P. 219–254.
- Tatewaki M. 1963. The vegetation of the Daisetsu volcano group. — In: Scientific Researches of the Daisetsu volcano group. — Reports of the Nature Conservation Society of Japan. 8: 25–59 (In Japan.).
- Tikhomirov B.A. 1949. *Pinus pumila*, its biology and usage. Moscow. 105 p. (In Russ.).
- Tikhomirov B.A., Pivnik S.A. 1961. *Pinus pumila*. Biology and usage. Magadan. 37 p. (In Russ.).
- Trulevich N.V., Plotnikova L.S. 1974. Rastitel'nyy pokrov basseyna reki Puzhetki [Vegetation cover of the Puzhetki River basin]. — In: Botaniko-geograficheskie raiony SSSR. Perspektivy introduksii rastenii [Botanical and geographical areas of the USSR. Prospects of plant introduction]. Moscow. P. 42–52 (In Russ.).
- Tyulina L.N. 1954. Listvennichnye lesa severo-vostochnogo poberezh'ya Baykala i zapadnogo sklona Barguzinskogo khrebtu [Larch forests of the northeastern coast of Lake Baikal and the western slope of the Barguzin ridge]. — Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 9: 150–209 (In Russ.).
- Tyulina L.N. 1956. Na ozere Toko i severnom sklone Stanovogo khrebtu (kratkiy geobotanicheskiy ocherk) [On Lake Toko and the northern slope of the Stanovoi Ridge (a brief geobotanical sketch)]. — In: Akademiku V.N. Sukachevu k 75-letiyu so dnya rozhdeniya [Academician V.N. Sukachev — on the 75th anniversary of his birth]. Moscow; Leningrad. P. 558–571 (In Russ.).
- Vasil'ev N.G., Chumin V.T. 1979. Osnovnye assotsiatsii kedrovogo stlanika na yuzhnom poberezh'e Okhotskogo morya [The main associations of cedar elfin on the Southern coast of the Sea of Okhotsk]. — Problemy botaniki. 14 (2): 47–51 (In Russ.).
- Vasil'ev V.N. 1956. Rastitel'nost' Anadyrskogo kraja [Vegetation of the Anadyr region]. Moscow; Leningrad. 218 p. (In Russ.).
- Vorob'ev D.P. 1937. Rastitel'nost' yuzhnoy chasti poberezh'ya Okhotskogo morya [Vegetation of the southern part of the coast of the Sea of Okhotsk]. — Tr. DVF AN SSSR. Ser. botan. 2: 19–102 (In Russ.).
- Yakubov V.V., Chernyagina O.A. 2004. Katalog Flory Kamchatki (sosudistye rasteniya) [Catalogue of the flora of Kamchatka (vascular plants)]. Petropavlovsk-Kamchatsky. 165 p. (In Russ.).
- Yasuda M., Okitsu S. 2012. Relationship between shoot elongation and tree-ring growth varies with the positional environment in *Pinus pumila*. — Journal of Horticultural Research. 66: 49–54.
- Zhudova P.P. 1967. Rastitel'nost' i flora Sudzukhinskogo gosudarstvennogo zapovednika Primorskogo kraja [Vegetation and flora of the Suzukhinsky State Reserve of Primorsky Krai]. — Tr. Sikhote-Alinskogo zapovednika. 4: 3–245 (In Russ.).