

УДК 581.142:57.042 (571.6)

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ЗАРАСТАНИЯ РЫХЛЫХ МАТЕРИАЛОВ ВУЛКАНИЧЕСКИХ ИЗВЕРЖЕНИЙ

© 2011 г. Н. М. Воронкова, В. П. Верхолат, А. Б. Холина

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН,

690022 Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, 159

E-mail: kholina@biosoil.ru

Проведен анализ биоморфологии 63 видов растений и особенностей прорастания семян некоторых видов, подсеменяющихся в монодоминантные куртины пионерных растений на рыхлых материалах вулканических извержений п-ова Камчатка и Курильских о-вов. Обсуждаются их конкурентные взаимоотношения.

П-ов Камчатка и Курильские о-ва — районы активной вулканической деятельности, имеющие в своем составе 230 вулканов, из которых 67 относятся к действующим, поставляя в среднем примерно 400 млн. т пирокластического материала в год (Горшков, 1957; Гущенко, 1966). Выброс огромного количества газов и пеплово-шлаковых материалов сопровождается разрушением или полным уничтожением растительного покрова в районах их концентрации. В образующихся вулканических пустынях действует специфический комплекс факторов, оказывающих негативное влияние на возобновление растительности: химическая агрессивность выбросов, нарушение процесса сохранения влаги в приповерхностном слое, подвижность частиц рыхлых материалов и др. Несмотря на это, на ювенильных материалах пеплово-шлаковых отложений инициируется начало новой фазы почвообразования (Соколов, 1973; Костенков и др., 2009) и первичной сукцессии растительности (Манько, Сидельников, 1989). Основную роль в зарастании субстратов играют пионерные растения. Интенсивность заселения субстрата зависит от многих факторов. Одним из таковых является расстояние до источника обсеменения, так как ювенильные материалы вулканических отложений лишены зачатков растений. В таких стрессовых условиях растения должны обладать морфологическими и физиологическими особенностями, позволяющими им реализовать определенную стратегию для успешного заселения и выживания на материалах вулканических извержений.

Процесс заселения рыхлой пирокластики начинается раньше, чем голых лавовых потоков, и протекает более продуктивно. При этом темпы первичной сукцессии значительно замедляются из-за ряда причин, например, из-за переотложе-

ния тефры, создающего “дюнный эффект”, что приводит к погребению куртин растений-пионеров и не позволяет им смыкаться. Последовательность этапов зарастания тефры изучалась многими исследователями (Манько, Сидельников, 1989; Clarkson B.R., Clarkson B.D., 1995; Moral del *et al.*, 1995; Tsuyuzaki, Moral del, 1995; Grishin *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2001; Tsuyuzaki, Hase, 2005; Гришин и др., 2009; Нешатаева и др., 2008; Titus, 2009). Однако работы по выявлению видоспецифических особенностей биологии растений, особенно на ранних стадиях заселения вулканических территорий, немногочисленны (Tsuyuzaki, 1991; Titus, Moral del, 1998; Tsuyuzaki, Miyoshi, 2009). В то же время подобные исследования необходимы в плане оценки адаптивных возможностей растений и последовательного формирования биологического разнообразия растительного покрова.

В нашей ранней работе были представлены данные по некоторым биоморфологическим особенностям растений и прорастанию семян 17 пионерных видов (Воронкова и др., 2008). В данной статье представлены наблюдения, в основном, характеризующие следующую волну зарастания рыхлых материалов вулканического происхождения, а именно, разнообразие видов, подсеменяющихся в куртины пионерных растений, их биоморфологические особенности и жизнеспособность формирующихся семян.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы по описательной морфологии растений и сбору семян проведены в ходе геоботанических экспедиций Биолого-почвенного института ДВО РАН в районах п-ова Камчатка на шлаковых полях Толбачинской группы вулканов (Толбачинский дол, Ключевская сопка), вулканов Ксудач,

Таблица 1. Встречаемость видов, подселяющихся в монодоминантные куртины растений-пионеров

Семейство, число видов	Вид	Встречаемость, %
Asteraceae, 18	<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) A. Gray, <i>Artemisia arctica</i> Less., <i>A. borealis</i> Pall., <i>A. opulenta</i> Pamp., <i>A. unalaskensis</i> Rydb., <i>Aster sibiricus</i> L., <i>Cirsium kamtschaticum</i> Ledeb. ex DC., <i>Erigeron kamtschaticus</i> DC., <i>E. thunbergii</i> A. Gray, <i>Ptarmica camtschatica</i> (Rupr. ex Heimerl) Kom., <i>Picris kamtschatica</i> Ledeb., <i>Hieracium umbellatum</i> L., <i>Saussurea nuda</i> Ledeb., <i>S. oxyodonta</i> Hult., <i>S. pseudo-tylesii</i> Lipsch., <i>Senecio cannabifolius</i> Less., <i>Solidago paramuschirensis</i> Barcalov, <i>Taraxacum perlatescens</i> Dahlst.	28.6
Poaceae, 11	<i>Agrostis flaccida</i> Hack., <i>A. kudoii</i> Honda, <i>Calamagrostis sesquiflora</i> (Trin.) Tzvel., <i>Festuca rubra</i> L., <i>Hierochlo alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult., <i>Leymus interior</i> (Hult.) Tzvel., <i>L. mollis</i> (Trin.) Hara, <i>L. villosissimus</i> (Schribn.) Tzvel., <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> (L.) Schur, <i>Poa malacantha</i> Kom., <i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.	17.5
Rosaceae, 6	<i>Aruncus dioicus</i> (Malt.) Fern., <i>Dryas punctata</i> Juz., <i>Parageum calthifolium</i> (Menz.) Nakai et Hara, <i>Potentilla fragiformis</i> Willd. ex Schlecht., <i>P. vulcanicola</i> Juz., <i>Sorbus sambucifolia</i> Cham. et Schlecht.	9.5
Salicaceae, 5	<i>Salix udensis</i> Trautv. et Mey., <i>S. arctica</i> Pall., <i>S. chamissonis</i> Anderss., <i>S. sphenophylla</i> A. Skvortz., <i>Populus suaveolens</i> Fisch.	7.9
Ericaceae, 4	<i>Rhododendron aureum</i> Georgi, <i>Rh. camtschaticum</i> Pall., <i>Phyllodoce caerulea</i> (L.) Bab., <i>Vaccinium vulcanorum</i> Kom.	6.3
Сyperaceae, 3	<i>Carex krascheninnikovii</i> Kom. ex V. Krecz., <i>C. hakkodensis</i> Franch., <i>C. koraginensis</i> Meinsh.	4.8
Betulaceae, 3	<i>Betula ermanii</i> Cham., <i>B. platyphylla</i> Sukacz., <i>Dusckieka fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar.	4.8
Apiaceae, 3	<i>Angelica gmelinii</i> (DC.) M. Pimen., <i>Heracleum dissectum</i> Ledeb., <i>Tilingia ajanensis</i> Regel. et Til.	4.8
Onagraceae, 2	<i>Chamerion latifolium</i> (L.) Holub, <i>Ch. angustifolium</i> (L.) Holub.	3.2
Plantaginaceae, 1	<i>Plantago camtschatica</i> Link.	1.6
Crassulaceae, 1	<i>Rhodiola integrifolia</i> Raf.	1.6
Polygonaceae, 1	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray.	1.6
Juncaceae, 1	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh. ex Retz.) Lej.	1.6
Liliaceae, 1	<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb.	1.6
Saxifragaceae, 1	<i>Saxifraga purpurascens</i> Kom.	1.6
Scrophulariaceae, 1	<i>Veronica grandiflora</i> Gaertn.	1.6
Pinaceae, 1	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel.	1.6

Карымский, Швелуч, горы Козельской (Авачинская сопка) и на северных Курильских о-вах — на о-ве Парамушир (вулканы Чикурачки, Эбеко), о-ве Атласова (вулкан Алайд) в 1992–2005 гг. Определение видового состава растений, отбор гербарных образцов для биоморфологического анализа и морфометрии, описание куртин и группировок растений, сбор семян и фотографирование проводили во время пеших маршрутов по территории шлаковых полей на склонах вулканов. Изучены растения, создающие агрегации с пионерными видами. Для каждого подселяющегося вида определяли жизненную форму, измеряли высоту растений. При характеристике жизненных форм растений использовали рекомендации Безделева и Безделевай (2006).

В лабораторных условиях определяли жизнеспособность семян, оценивая ее по лабораторной всхожести. Определение проводили для 16 видов (табл. 3). Проращивание семян проводили в чашках Петри в условиях естественного освещения

(днем на свету, ночью в темноте) по 50 шт. в трехкратной повторности. Отсутствие сведений о покое и оптимальном режиме проращивания семян исследуемых видов вызвало необходимость последовать рекомендациям Николаевой с соавт. (1992) и первоначально проращивать семена всех видов при температуре не менее 18°C (в наших опытах в режиме “тепло” при 22–28°C). Если в течение 30 сут семена не проросли или процент проросших семян в режиме “тепло” не превышал 40%, то оставшиеся непроросшими семена подвергали холодной стратификации при температуре 2°C в течение 1–4 мес. с последующим проращиванием при температуре 22–28°C (“тепло–холод–тепло”). Подсчет проросших семян вели ежедневно. Для анализа динамики прорастания учитывали начало прорастания и определяли показатели T_0 — число суток до начала прорастания и T_{50} — число суток, в течение которых всхожесть достигала 50%. Латинские названия растений

Таблица 2. Биоморфологическая структура многолетних летнезеленых поликарпических трав, подсеменяющихся в куртины растений-пионеров

Тип корневой системы	Форма побега			Общее число видов
	розеточный	полурозеточный	удлиненный (прямостоячий и полегающий)	
Вегетативно неподвижные (сидячие) стержнекорневые	3	5	1	9
Вегетативно малоподвижные	2	15	8	25
короткокорневищные	1	3	—	4
стержне-короткокорневищные	—	1	—	1
короткокорневищно-кистекарневые	1	4	2	7
дерновинные	—	6	6	12
луковичные	—	1	—	1
Вегетативно подвижные	6	3	5	14
столонообразующие	1	1	—	2
тонко(толсто)-длинно(коротко)-корневищные	5	2	3	10
кистекарневые	—	—	1	1
корнеотпрысковые	—	—	1	1
Всего	11	23	14	48

приводятся по (Сосудистые растения ... , 1985–1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование вулканической растительности тесно связано с жизненными стратегиями отдельных видов, направленными на выживание растений в конкретных экологических условиях. У таких видов сформировались различные адаптивные механизмы, обеспечивающие не только протекание жизненных процессов, но и приспособление к стрессовым условиям обитания.

Обследование пионерных видов растений, поселяющихся на территориях вулканических пустынь с практически полным отсутствием почвенного покрова или на участках с самыми начальными процессами первичного почвообразования, фрагментарно выраженными на лаве и пепловошлаковых рыхлых субстратах, показало, что они представляют своеобразную экологическую группу, характеризующуюся определенным морфологическим строением (Воронкова и др., 2008). Изученная группа пионерных растений (17 видов из 11 семейств) представляла в основном монодоминантные куртины. Все виды (*Artemisia glomerata* Ledeb., *Eritrichium sericeum* (Lehm.) A. DC., *Ermanina parryoides* Cham. ex Botsch., *Minuartia macrocarpa* (Purch) Ostenf., *Papaver microcarpum* DC., *Saxifraga cherlerioides* D. Don., *S. funstonii* (Small) Fedde, *S. merkii* Fisch. ex Sternb., *Oxytropis kamtschatica* Hult., *O. ochotensis* Bunge, *O. revoluta* Ledeb, *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Campanula lasiocarpa* Cham, *Mertensia pubescens* (Roem. et Schult.) DC., *Pennellianthus frutescens* (Lamb.) Crosswhite, *Polemonium*

boreale Adams, *Stellaria eschscholziana* Fenzl.) – низкорослые (5–20, редко до 30 см высотой), в основном травянистые (16 из 17), в большинстве подушковидные или дерновинные, характеризующиеся тесным расположением побегов, некоторые со стелющимися побегами, многие опушенные. По типу корневой системы изученные виды в большинстве стержнекорневые (12 из 17), в меньшей степени корневищные (5 из 17). Такие морфологические особенности пионерных растений имеют адаптивный характер, позволяющий растениям закрепиться в субстрате и противостоять сильным ветрам.

Успешное закрепление растений-пионеров на субстрате со временем неизбежно приводит к увеличению площади надземной и подземной части растений, особенно у корневищных форм, уменьшению сомкнутости зеленых побегов (полегание или гибель стеблей), отмиранию или распаду отдельных частей корневой системы. В результате на определенном этапе куртина-особь переходит в состояние клона. Близко расположенные куртины (или уже клоны) начинают смыкаться окраинами своих фитогенных полей, создавая более комфортные, чем на голом субстрате, микроклиматические и почвенные условия для успешного прорастания семян, приносимых ветром. Начинается процесс формирования открытых дву- или многовидовых растительных группировок – агрегаций.

При обследовании растительных группировок, сформировавшихся на шлаково-пепловых полях, отмечено 63 вида сосудистых растений из 17 семейств (табл. 1), подсеменяющихся в распадающиеся куртины или клоны растений-пионеров. В

Таблица 3. Показатели прорастания семян растений, подселяющихся к пионерным видам, на рыхлых вулканических субстратах

Вид	T ₀ , сут	T ₅₀ , сут	Период прорастания, сут	Всхо- жсть**, %
<i>Artemisia arctica</i>	3	5	20	91 ± 5
<i>Artemisia borealis</i>	1	3	8	95 ± 2
<i>Bistorta vivipara</i>	12	177	178*	7 ± 1
<i>Carex koraginensis</i>	4	7	192*	57 ± 4
<i>Dryas punctata</i>	5	10	136*	49 ± 4
<i>Erigeron kamtschaticus</i>	5	5	24	43 ± 10
<i>Erigeron thunbergii</i>	4	10	34	71 ± 3
<i>Lloydia serotina</i>	6	11	33	94 ± 4
<i>Phyllodoce caerulea</i>	7	9	29	64 ± 14
<i>Picris kamtschatica</i>	4	6	30	88 ± 4
<i>Potentilla vulcanicola</i>	6	13	133*	52 ± 8
<i>Rhododendron aureum</i>	8	134	141*	76 ± 4
<i>Rhododendron kamtschaticum</i>	7	17	138*	77 ± 4
<i>Saxifraga purpurascens</i>	8	19	139*	37 ± 1
<i>Senecio cannabinifolius</i>	5	26	213*	13 ± 3
<i>Vaccinium vulcanorum</i>	25	177	192*	87 ± 3

Примечание. T₀ – число суток до начала прорастания, T₅₀ – число суток, в течение которых всхожесть достигла 50%.

* Проращивали в режиме “тепло–холод–тепло”.

** Среднее значение из трех повторностей ± ошибка среднего.

отличие от пионерных видов (Воронкова и др., 2008), среди подселяющихся растений наиболее многочисленными представителями (около 50%) являются виды семейств Asteraceae и Poaceae. При дальнейшей флористической насыщенности территорий в зоне пеплоидов виды этих семейств могут оставаться доминирующими, что показано при анализе флоры о-ва Атласова (Курильские о-ва) (Гришин и др., 2009). Представители семейств Asteraceae (в частности, *Anaphalis margaritacea*) и Poaceae нередко встречаются среди доминирующих видов, заселяющих территории после извержения вулканов в США и Японии (Moral, del et al., 1995; Tsuyuzaki, del Moral, 1995; Tsuyuzaki, Nase, 2005).

Подселяющиеся виды значительно разнообразнее пионерных по набору жизненных форм. Основную долю составляют многолетние летне-зеленые поликарпические травы (76%), однако появляются и древесные виды (24%), среди которых деревья (*Betula ermanii*, *B. platyphylla*, *Populus suaveolens*, *Salix udensis*), древесные стланики (*Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa*), кустарники (*Salix arctica*, *S. chamissonis*, *Sorbus sambucifolia*), летнезеленые (*Rhododendron kamtschaticum*, *Dryas puncta-*

ta, *Vaccinium vulcanorum*) и вечнозеленые (*Rhododendron aureum*, *Phyllodoce caerulea*) кустарнички. Как правило, они представлены всходами или молодыми особями.

Биоморфологические особенности доминирующей группы многолетних трав представлены в табл. 2. Анализ биоморфологической структуры обследованных видов выявил более высокое разнообразие корневых систем, чем в группе пионерных видов. Среди многолетних трав доминирует группа слабо вегетативно подвижных видов (52.1%) с короткокорневищными подземными системами (*Aruncus dioicus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Parageum calthifolium*, *Saussurea oxyodonta*), стержнекороткокорневищными (*Saussurea pseudotylesii*), короткокорневищно-кистекокорневыми (*Bistorta vivipara*, *Erigeron thunbergii*, *Hieracium umbellatum*, *Ptarmica camtschatica*, *Saussurea nuda*, *Saxifraga purpurascens*, *Solidago paramuschirensis*), а также виды, образующие медленно разрастающиеся рыхлые или плотные дерновины (*Agrostis flaccida*, *A. kudoii*, *Artemisia arctica*, *A. borealis*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Festuca rubra*, *Hierochloa alpina*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Luzula multiflora*, *Poa malacantha*, *Trisetum spicatum*, *Veronica grandiflora*), и луковичные (*Lloydia serotina*).

Менее представлена группа вегетативно подвижных видов (29%) с преобладанием растений с тонкими длинными корневищами (*Artemisia opulenta*, *Aster sibiricus*, *Carex krascheninnikovi*, *C. hakkodensis*, *C. koraginensis*, *Leymus interior*, *L. mollis*, *L. villosissimus*), в меньшем количестве выявлены виды с толстыми длинными корневищами (*Anaphalis margaritacea*, *Artemisia unalaskensis*, *Chamerion latifolium*, *Senecio cannabinifolius*), а также виды, способные формировать столоны (*Potentilla vulcanicola*), и корнеотпрысковые (*Chamerion angustifolium*).

В отличие от пионерных растений, среди подселяющихся самой малочисленной (18.8%) оказалась группа вегетативно неподвижных видов со стержневой корневой системой, включающая *Angelica gmelinii*, *Erigeron kamtschaticus*, *Heracleum dissectum*, *Picris kamtschatica*, *Plantago kamtschatica*, *Potentilla fragiformis*, *Rhodiola integrifolia*, *Taraxacum perlatescens*, *Tilingia ajanensis*). Тем не менее, они продолжают играть значительную роль в формировании многовидовых группировок.

Изучение надземной части травянистых растений показало, что более половины подселяющихся видов имеют розеточные (22.9%) и полурозеточные (47.9%) формы побегов, но следует отметить и явное увеличение видов с удлиненными прямостоячими и полегающими побегами (29.1%). Более 80% видов имеют высоту от 30–35 до 100–150 см, что позволяет им в сравнении с побегами пионеров первой волны зарастания формировать более высокий вертикальный профиль надземной фитомассы.

При обследовании районов с постепенно зарастающими участками рыхлых вулканогенных субстратов было отмечено, что пионерные виды не выдерживают конкуренции и постепенно вытесняются коротко-корневищными и дерновинными подсеменяющимися видами. Безусловно, оказывает влияние и затенение низкорослых пионерных видов габитуально более мощными травянистыми и древесными растениями, значительно снижающее продуктивность их фотосинтеза.

Семена подсеменяющихся видов, попадая внутрь подушки или рыхлой дерновинки, оказываются в более комфортных условиях по сравнению с семенами пионерных растений при заселении голых субстратов шлаковых полей. Внутри куртин пионерных растений нивелируются резкие колебания температуры дня и ночи, накапливается влага, т.е. создается более благоприятный микроклимат, а также идет формирование локальных почвенно-грунтовых условий с повышенным содержанием органики, благодаря отмирающим органам растений-пионеров. Нередко растения ранних стадий сукцессии представлены азотфиксирующими видами, в большинстве случаев из семейства бобовых, и их жизнедеятельность способствует формированию соответствующих местообитаний для заселения представителей следующих стадий сукцессии. Среди видов-азотфиксаторов, в куртины или заросли которых подсеменяются семена других растений, встречаются *Trifolium repens*, *Lotus corniculatus* var. *japonicus* (Tsuyuzaki, 1991, 1994), *Lupinus lepidus*, *L. latifolius* (Tsuyuzaki, del Moral, 1995; Titus, 2009), *Coriaria arborea* (Walker et al., 2003), *O. kamtschatica*, *O. ochotensis*, *O. revoluta* (Воронкова и др., 2008).

Одним из основных адаптивных признаков растений из районов со сложной экологической обстановкой является способность формировать жизнеспособные семена. О жизнеспособности судят, прежде всего, по прорастанию семян. Определение всхожести семян растений в случайной выборке из 16 видов, подсеменяющихся в разросшиеся и распадающиеся на клоны куртины растений-пионеров, а также в местах смыкания нескольких куртин (в том числе и разновидовых), показало, что она для большинства видов является довольно высокой (табл. 3). Среднюю всхожесть около 50% и выше имели 13 видов из 16 изученных. Очень низкая всхожесть (7–13%) обнаружена только у 2 видов. При применении режима “тепло” большинство видов сем. Asteraceae (5 из 6) прорастали очень быстро ($T_0 = 1–5$; $T_{50} = 3–10$), имели высокую энергию прорастания и всхожесть и не требовали стратификации, т.е. для них характерен незатрудненный покой. Те же закономерности обнаружены у видов *L. serotina* и *Ph. caerulea*. Представители 6 семейств (9 видов), имеющие при проращивании в течение

1 мес. в тепле всхожесть ниже 40%, проращивали в режиме “тепло–холод–тепло”. Их семена прорастали как до, так и после стратификации, но *C. koraginensis*, *D. punctata*, *P. vulcanicola*, *Rh. camtschaticum* имели лучшие показатели в начальном режиме ($T_{50} = 7, 10, 13$ и 17 соответственно), т.е. основная часть семян проросла до стратификации, а у *Rh. aureum* и *V. vulcanorum*, наоборот, после стратификации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На начальных этапах зарастания рыхлых материалов вулканических извержений прослеживается видоспецифическая последовательность конкурентных взаимоотношений. Пионерное заселение осуществляется низкорослыми растениями, в основном травянистыми многолетниками, часто с лежачими или приподнимающимися стеблями, формирующими в большинстве подушковидные или дерновинные монодоминантные куртины. Постепенно в куртины пионерных видов подсеменяются другие виды растений – травянистые многолетники, кустарнички, кустарники, деревья, габитуально более мощные, значительно превосходящие пионерные по высоте, имеющие, как правило, прямостоячие стебли и в основном корневищную или кистекорневую систему, виды с достаточно высокой жизнеспособностью семян. Анализ структурной организации растений, подсеменяющихся к пионерным видам, и жизнеспособности их семян свидетельствует, что они обладают определенными адаптивными свойствами, позволяющими активно внедряться в монодоминантные куртины растений-пионеров, развиваться и подавлять их в процессе конкуренции. В результате пионерные виды со временем исчезают.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бездедев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- Воронкова Н.М., Холина А.Б., Верхолат В.П. Биоморфология растений и прорастание семян пионерных видов вулканов Камчатки // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. Т. 35. № 6. С. 696–702.
- Горшков Г.С. Каталог действующих вулканов Курильских островов // Бюлл. вулканол. ст. 1957. № 25. С. 96–178.
- Гришин С.Ю., Баркалов В.Ю., Верхолат В.П., Рашидов В.А., Шляхов С.А., Яковлева А.Н. Растительный и почвенный покров острова Атласова (Курильские о-ва) // Комаровские чтения. Вып. 56. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 64–119.
- Гущенко И.И. Некоторые геохимические особенности пепловых отложений современных и недавних извержений // Современный вулканизм. М.: Наука, 1966. С. 68–80.

- Костенков Н.М., Ознобихин В.И., Шляхов С.А.* Почвы // Атлас Курильских островов. М.; Владивосток: ИПЦ “Дик”, 2009. С. 262–277.
- Манько Ю.И., Сидельников А.Н.* Влияние вулканизма на растительность. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 161 с.
- Нешатаева В.Ю., Головнева Л.Б., Вяткина М.П. и др.* Формирование горно-тундровой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Докл. IX междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 60–78.
- Николаева М.Г., Тихонова В.Л., Далецкая Т.В.* Долговременное хранение семян дикорастущих видов растений. Биологические свойства семян. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1992. 37 с.
- Соколов И.А.* Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М.: Наука, 1973. 224 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Clarkson B.R., Clarkson B.D.* Recent vegetation changes on Mount Tarawera, Rotorua, New Zealand // *New Zealand Journal of Botany*. 1995. V. 33. № 3. P. 339–354.
- Grishin S.Yu., del Moral R., Krestov P.V., Verkholat V.P.* Succession following the catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907) // *Vegetatio*. 1996. V. 127. № 2. P. 129–153.
- Harrison R.D., Banka R., Thornton I.W.B., Shanahan M., Yamuna R.* Colonization of an island volcano, Long Island, Papua New Guinea, and an emergent island, Motmot, in its caldera lake. II. The vascular flora // *J. of Biogeog.* 2001. V. 28. № 11–12. P. 1311–1337.
- Moral, del R., Titus J.H., Cook A.M.* Early primary succession on Mount St. Helens, Washington, USA // *J. Vegetat. Sci.* 1995. V. 6. № 1. P. 107–120.
- Titus J.H.* Nitrogen-fixers *Alnus* and *Lupinus* influence soil characteristics but not colonization by later successional species in primary succession on Mount St. Helens // *Plant Ecol.* 2009. V. 203. № 2. P. 289–301.
- Titus J.H., del Moral R.* Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA // *Plant Ecol.* 1998. V. 134. № 1. P. 13–26.
- Tsuyuzaki S.* Survival characteristics of buried seeds 10 years after the eruption of the Usu volcano in northern Japan // *Can. J. Bot.* 1991. V. 69. № 10. P. 2251–2256.
- Tsuyuzaki S.* Fate of plants from buried seeds on Volcano Usu, after the 1977–1978 eruptions // *Amer. J. Bot.* 1994. V. 81. № 4. P. 395–399.
- Tsuyuzaki S., Hase A.* Plant community dynamics on the Volcano Mount Koma, northern Japan, after the 1996 eruption // *Folia Geobotanica*. 2005. V. 40. № 4. P. 319–330.
- Tsuyuzaki S., Miyoshi C.* Effects of smoke, heat, darkness and cold stratification on seed germination of 40 species in a cool temperate zone in northern Japan // *Plant Biology*. 2009. V. 11. № 3. P. 369–378.
- Tsuyuzaki S., del Moral, R.* Species attributes in early primary succession on volcanoes // *J. Vegetat. Sci.* 1995. V. 6. № 4. P. 517–522.
- Walker L.R., Clarkson B.D., Silvester W.B., Clarkson B.R.* Colonization dynamics and facilitative impacts of a nitrogen-fixing shrub in primary succession // *J. Vegetat. Sci.* 2003. V. 14. № 2. P. 277–290.

Specific Features of Plants at Early Stages of the Colonization of Loose Volcanic Matter

N. M. Voronkova, V. P. Verkholat, and A. B. Kholina

*Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
pr. 100 let Vladivostoku 159, Vladivostok, 690022 Russia*

Received June 28, 2010

Plant morphology and seed germination have been studied in several species joining monodominant beds of pioneer plant species on loose volcanic matter on the Kamchatka Peninsula and Kuril Islands. The competition of these species is discussed.