

УДК 581.524.444.3(571.66)

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТОЛБАЧИНСКОГО ДОЛА (КАМЧАТКА) В ТЕЧЕНИЕ ПОСЛЕДНИХ ДЕСЯТИЛЕТИЙ**С.Ю. Гришин¹, П.В. Крестов^{1,2}, В.П. Верхолат¹, С.А. Шляхов¹,
А.Н. Яковлева¹, В.В. Якубов¹**¹Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток²Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

В результате извержения вулкана Толбачик (центральная Камчатка) в 1975 году площадь полностью погибшей растительности составила около 100 км². Показано, что в субальпийском и альпийском поясах выживание и заселение большинства видов связано с неподвижным лавовым субстратом, тогда как нестабильные мощные отложения тephры препятствуют поселению растений, в результате чего формируется вулканическая пустыня. Сравнение данных, полученных в 1995 году в субальпийском поясе, с данными, полученными через 3–4 года после извержения, показало, что количество видов за этот период возросло с 48 до 61, свои лидирующие ценотические позиции сохранили только *Leymus interior* и *Saussurea pseudo-tilesii*, отмечено разрастание мхов. Приведен список видов-пионеров, их эколого-биологические характеристики. Описана вероятная схема заселения вулканогенных субстратов и перспективы сукцессии. Впервые приведен список сосудистых растений района Толбачинского дола (263 вида).

Ключевые слова: растительный покров, сукцессии, вулканизм, пеплопад, Толбачинский дол, Камчатка

**DYNAMICS OF VEGETATION OF TOLBACHINSKY DOL (KAMCHATKA)
IN THE LAST DECADES****S. Yu. Grishin¹, P. V. Krestov^{1,2}, V. P. Verkholat¹, S. A. Shlyakhov¹, A. N. Yakovleva¹,
V. V. Yakubov¹**¹Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, Vladivostok, Russia²Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia

The Tolbachic volcano eruption (1975, central Kamchatka) has completely destroyed the vegetation on the area about 100 km². In subalpine and alpine zones, surviving and colonization of most species are associated with immovable lava substrate, while the tephra deposits inhibit the species colonization and initiate the formation of volcanic desert. The comparison of data obtained in 1995 in the subalpine zone with those obtained in 3–4 years

after the eruption has showed that the number of species in this period increased from 48 to 61, *Leymus interior* and *Saussurea pseudo-tilesii* were the only species which kept their leading positions, and the mosses density grew up considerably. The list of pioneer species, including their ecological and biological characteristics, is given. The probable scheme of a settlement on volcanic substrates and the succession perspectives are described. The list of vascular plants (263 species) of the area is compiled for the first time.

Key words: vegetation, succession, volcanism, ash fall, Tolbachinsky Dol, Kamchatka

ВВЕДЕНИЕ

В конце ноября 2012 года в северной части Толбачинского дола (центральная часть полуострова Камчатка) началось крупное вулканическое извержение. В результате протекающего уже несколько месяцев извержения произошли серьёзные изменения в природе вулканического района, в частности перекрывание лавовыми потоками обширной (десятки квадратных километров) территории дола. Тем не менее, это эруптивное событие является лишь эпизодом в многотысячелетней истории развития уникального центра современного вулканизма Камчатки. В XX веке здесь произошли извержения в 1941 году и в 1975–1976 гг. Если первое из них лишь кратко описано (Пийп, 1946), то второе, значительно более масштабное событие, привлекло внимание широкого круга специалистов и было детально исследовано главным образом вулканологами Камчатки (Большое..., 1984). В меньшей степени изучено воздействие извержения 1975–1976 гг. на экосистемы района.

Один из аспектов влияния вулканизма – воздействие на растительный покров, исследовался в основном сотрудниками Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН, начиная с 1976 года. В последние годы исследования проводит также группа из Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Основные направления исследований: поражение и восстановление лесной растительности под воздействием пеплопадов (Сидельников, Шафрановский, 1981, 1983; Гришин, 1996); сверхдлительные (> 2000 лет) сукцессии растительности и почв на лавовых потоках (Гришин, 1992); сукцессии на относительно молодых лавовых потоках, стимулированные пеплопадом (Гришин, 2010), и сукцессии растительности альпийского и субальпийского поясов на тефре 1975 года (данная статья). Дополнительно изучались почвы (Гришин, Шляхов, 2009; Шляхов, Гришин, 2010) и флора района (см. Приложение). Исследование растительного покрова и почв Толбачинского дола было проведено впервые.

В предлагаемой статье кратко рассмотрены общие аспекты поражения и восстановления растительности дола после извержения 1975 года; основное внимание уделено восстановлению растительности в

субальпийском и альпийском поясе северной части дола. Эти данные имеют большое значение для выявления изменений в растительном покрове под воздействием протекающего в настоящее время в этой части дола извержения.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА

Толбачинский дол – обширное голоценовое лавовое плато площадью около 900 км². Безлесная поверхность дола плавно понижается от вулкана Толбачик на юго-восток приблизительно от 1800 м до 400 м, а местами и ниже. Растительность дола весьма гетерогенна, что связано с разнородными вулканическими формами рельефа, образующими поверхность дола. В основном это лавовые потоки разного возраста – от раннеголоценовых до современных, поля аккумуляции тефры, а также шлаковые конусы. Детальное изучение генезиса дола и возраста лавовых потоков проведено методом тефрохронологии (Брайцева и др., 1981; Большое..., 1984).

В мае 1941 года на южном склоне вулкана Плоский Толбачик, на высоте около 2000 м образовался шлаковый конус. В течение недели было выброшено около 12 млн. м³ тефры. Излившиеся на расстояние 5 км лавовые потоки имели объём около 14.4 млн. м³ (Пийп, 1946). Предыдущее извержение – излияние лавового конуса Звезда произошло, предположительно, в 1740 году (Брайцева и др., 1981).

Летом 1975 года в 18 км к юго-западу от кратера активного вулкана Плоский Толбачик произошло крупное, уникальное для Камчатки, трещинное извержение гавайского типа. Центр этого извержения находился на высоте около 900 м над ур. моря, в высотной полосе субальпийского пояса, на обширном лавовом плато площадью около 900 км², образовавшемся в голоцене. В результате извержения было выброшено 0.7 км³ тёмной базальтовой тефры (тефра – совокупность рыхлых изверженных материалов: пепла, песка, шлака и др.), которая покрыла территорию площадью 470 км² слоем мощностью 10 см и более. Образовались также 3 шлаковых конуса высотой до 300 м и излились лавовые потоки общей площадью до 9 км² (Большое..., 1984). После окончания этого извержения, центр которого получил впоследствии название «Северный прорыв», в 10 км к югу от него, на высоте около 400 м возник второй центр – «Южный прорыв». Последнее извержение было эффузивным (из изверженных пород преобладала лава, покрывшая около 36 км²) и в настоящей статье не рассматривается. В результате извержения Северного прорыва растительность погибла, по оценке вулканологов, на площади 400 км² (Большое..., 1984).

Климат центральной Камчатки сходен с климатом средней Сибири: умеренно тёплое лето и длинная морозная зима. Используя данные ближайшей метеостанции Козыревск (Справочник ..., 1966) и приведённые В.Н. Виноградовым (1975) температурные градиенты для тёплой и холодной части года (0.4° и $-0.5^{\circ}\text{C}/100$ м, соответственно), получим для высоты 900 м среднюю температуру июля $+11.4^{\circ}\text{C}$, а января -23.6°C .

МЕТОДИКА РАБОТ

Поскольку целью исследования, отражённого в данной статье, является анализ состояния растительности и особенностей инициальной фазы сукцессий в высокогорной части дола, основной методикой сбора материала было заложение трансектов с учётными площадками. Наличие высотно-климатического градиента предопределило заложение двух параллельных профилей: в нижней части альпийского (на высоте 1100–1150 м, профиль I) и в субальпийском (на высоте 800–900 м, профиль II) поясах (рис. 1). Направление профилей совпадало с градиентом мощности отложений тефры 1975 года. В альпийском и субальпийском поясах вторичное перемещение тефры, как и реакция растительности на засыпание тефрой, оказались качественно различными.

В альпийском поясе в первый год тефра была перераспределена ветром, аккумулировавшись в оврагах и ложбинах и оголив выпуклые участки. Она образовала 4 различных типа микроэкоотопа и типа зарастания: 1) старые лавовые потоки с развитой, уцелевшей после извержения дерниной, свободные от тефры; 2) молодые, не заросшие до извержения лавовые потоки, свободные или частично свободные от тефры; 3) места современной аккумуляции подвижной тефры – шлаковые поля; 4) места современной аккумуляции неподвижной тефры – днища оврагов, защищённые от ветра микропонижения в рельефе. Сомкнутые и частично сомкнутые растительные группировки наблюдались только в первом случае, тогда как растительный покров других экоотопов был представлен вновь поселившимися единичными растениями с проективным покрытием в десятые и сотые доли процента. Для равномерного охвата вариаций растительного покрова в альпийском поясе по градиенту мощности тефры (от периферии отложений к центру извержения) пробы растительного покрова были взяты регулярно в 17 местах. В каждой пробе были заложены по 2 перпендикулярных трансекта из 10 метровых площадок, отстоящих друг от друга на 10 м. На каждой площадке с помощью мерной рамки измерялось покрытие каждого вида, сложение субстрата (тефра, лава, грунт) и отмечался тип микроэкоотопа. На прилегающем квадрате отмечалось наличие всех не-

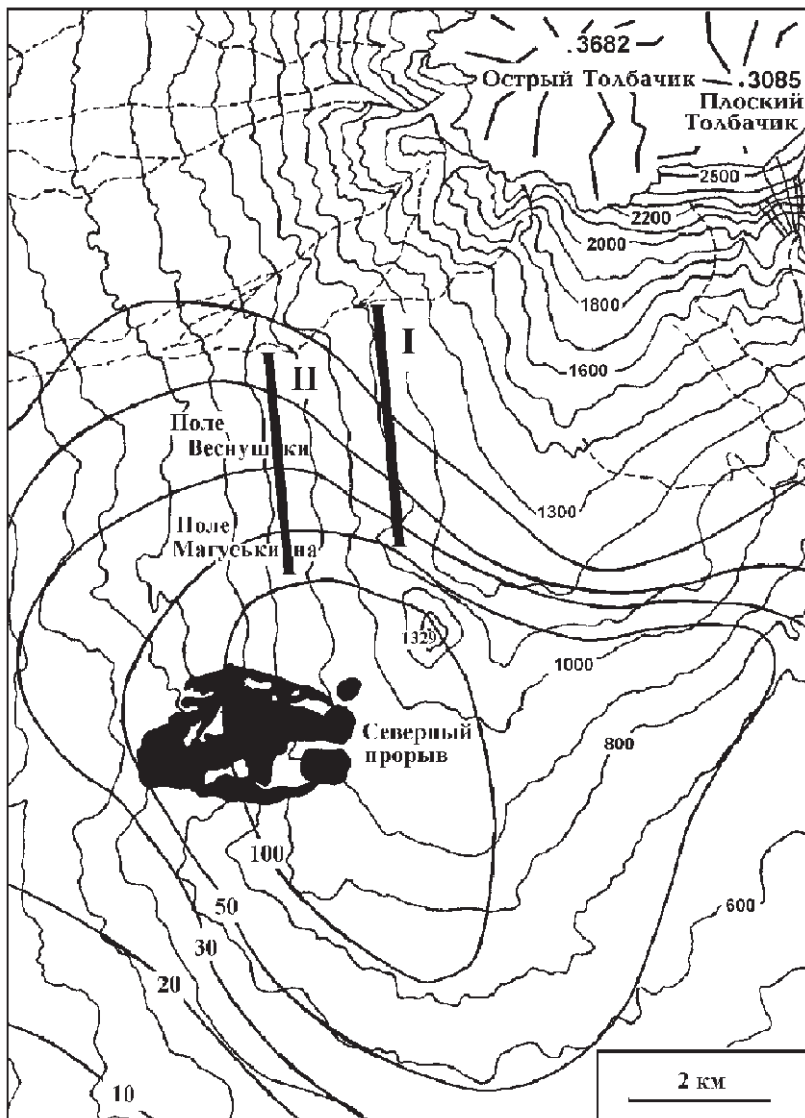


Рис. 1. Район исследований. Изолиниями показаны горизонтали (высота над ур. моря, м) и мощность выпавшей тефры (см), жирными отрезками – геоботанические профили, сплошной заливкой – конусы и лавы 1975 года, пунктиром – сухие реки.

Fig. 1. The study area. The horizontals (height above sea level, m) and the thickness of tephra (cm) are shown by contour lines, geobotanic profiles – by fatty cuts, cones and lava of 1975 – by solid filling, and dry river – by dotted line.

учтённых на метровой площадке видов. Всего на профиле заложено и описано 340 метровых (размером 1×1 м) площадок.

Ситуация в субальпийском поясе оказалась более сложной из-за близости полосы субальпийской кустарниковой растительности, присутствия уцелевших после извержения и вновь отросших единичных кустарников, а также из-за постепенной аккумуляции отсортированной тефры, снесённой с более высоких уровней. В этом случае наблюдалось 2 градиента: один – мощности отложений и другой – близости уцелевшей после извержения растительности. По градиенту мощности отложенной тефры было заложено 7 трансектов через 500 м каждый. Трансекты располагались перпендикулярно направлению профиля, по градиенту близости сомкнутой растительности, и начинались во избежание прямых опушечных эффектов в 100 м от линии сомкнутой кустарниковой растительности. Каждый трансект состоял из 4 площадок размером 20×20 м. На двух сторонах каждой площадки 20×20 м были заложены 20 метровых (размером 1×1 м) площадок, на которых измерялось проективное покрытие видов, сложение субстрата и задержанность. В пределах площадок 20×20 м отмечалось присутствие всех неучтённых на метровых площадках видов и измерялась мощность тефры. Всего на 7 пробах было заложено 28 площадок 20×20 м и 560 метровых площадок. В целом на обоих профилях и дополнительно на Поле Магуськина было заложено более 1000 метровых площадок.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ТОЛБАЧИНСКОГО ДОЛА ДО 1975 ГОДА

В юго-западной части Ключевской группы вулканов, где расположен Толбачинский дол, в лесном поясе преобладают леса из лиственницы Каяндера *Larix cajanderi*, которые размещаются от долины р. Камчатка и её притоков до верхней границы леса (около 900–1000 м над ур. моря). В нижней части лесного пояса в древостое иногда заметна примесь ели аянской (*Picea ajanensis*). В верхней части лесного пояса (выше 500 м над ур. моря) местами, вплоть до верхней границы леса выражена полоса горных лесов из берёзы каменной (*Betula ermanii*). В субальпийском поясе (800–1100 м над ур. моря) располагается комплекс из лиственничных редколесий и островков леса из берёзы каменной на склонах, покровов ольхового (*Alnus fruticosa*) и кедрового (*Pinus pumila*) стлаников, субальпийских лугов и фрагментов горнотундровых сообществ (Гришин, 1996). В районе исследований этот типичный состав климаксовой растительности сильно нарушен вулканизмом, в результате чего преобладают серийные сообщества различных сукцессионных рядов.

Пестрая структура ландшафтов дола – «букет» разновозрастных

лавовых потоков с растительным покровом разных стадий развития (и соответственно, различного состава, разной степени сомкнутости и высоты) – обусловила формирование к 1975 году крайне сложной структуры растительности. Комплекс высокогорий в осевой части дола вместе со шлаковыми пустынями и молодыми лавовыми покровами образует обширную безлесную зону, протянувшуюся от массива Толбачинских вулканов к юго-западу. В пределах этой зоны происходит снижение абсолютной высоты от 1800 м до 50 м над ур. моря; длина зоны – около 30 км, ширина – от 8 до 18 км.

В ходе крайне длительных сукцессий растительность восстановилась на лавовых покровах, имеющих возраст не менее 2000 лет (Гришин, 1992). На более молодых потоках (возраст 1500 лет, 1000 лет и др.) растительность находилась в состоянии редколесно-стланикового покрова (из лиственницы и кедрового стланика), причём, чем моложе был поток, тем разреженней и ниже был покров. Особенности сукцессии (продолжительность, направленность, механизм смен и т.д.) определяются в значительной мере характером лавового покрова и накопления обломочного материала (продуктов выветривания, тефры, атмосферной пыли, опада растений и т.д.). На гладких поверхностях (лавы пахоехое) процессы первичного заселения идут сверхзамедленно, и к концу 1000-летнего периода литосерия не продвигается далее стадии накипных лишайников. Высшие растения, в том числе кустарники и деревья, закрепившись по трещинам и микродепрессиям на лаве, не в состоянии вовлечь всю поверхность в биогеоценотический процесс. Последующие слабые пеплопады стимулируют ускорение первичных этапов литосерии, создавая благоприятный для поселения растений рыхлый субстрат. Отсутствие поступлений тефры приводит к крайнему замедлению течения сукцессии.

На протяжении тысячелетий, требующихся для полного восстановления лесной растительности на лавах, действует много факторов, препятствующих или способствующих сукцессии. Главнейшими из них являются последующие извержения, пеплопады которых повреждают или уничтожают растительность. За 2000-летний период позднего голоцена в районе Толбачинского дола произошло до десятка прорывов (Брайцева и др., 1981). Крупнейшие из них сравнимы с извержением 1975 года. Насколько разрушительны крупные извержения, показал Северный прорыв. Характер сукцессии на рыхлых пеплово-шлаковых отложениях принципиально иной по сравнению с сукцессией на лавах. Если лавовый поток уничтожает как растительный, так и биогеоценотический покров в целом, и затем начинается первичная

сукцессия, то на пеплово-шлаковых отложениях возможен вариант вторичной сукцессии, характер которой зависит от степени поражения растительности и мощности отложений тефры.

ПОРАЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РЕЗУЛЬТАТЕ ПЕПЛОПАДА 1975 ГОДА

Тефра рассеялась на большой площади: бомбы диаметром до 30 см разлетелись на расстояние до 2 км от эруптивных центров, а тонкий пепел был отмечен на расстоянии до 1000 км (Действующие..., 1991). Изолинии (изопахиты) мощности отложений выпавшей тефры приведены (рис. 1) по данным вулканологов (Большое..., 1984). При отложении мощностью до 10 см тефра представляет собой комбинацию пепла, вулканического песка и мелких камешков размером до 1 см, выпадавших в разные фазы извержения.

Извержение длилось в течение большей части вегетационного периода, что повлекло за собой максимально возможный ущерб для растительности. Реакция растительности на извержение отчасти изучена (Быкасов, 1981; Сидельников, Шафрановский, 1983; Гришин, 1996). Наиболее очевидными были механические и химические факторы поражения. Они вызвали механический облом и обрыв ветвей, изгибания стволов, повреждение ассимиляционного аппарата, отравление растений воднорастворимыми веществами тефры, кислотные дожди в период извержения (которое в целом продолжалось почти полтора года), нарушение воздушного и температурного режима корнеобитаемого слоя почвы, включая подъём уровня сезонной мерзлоты. Эффект отложения тефры на растительность выше границы леса был усугублён её переотложением, которое довольно интенсивно продолжалось в течение ряда лет после извержения.

Реакция важнейших доминантов растительности на разные уровни мощности отложений определена нами следующими числами: полная гибель растительности верхней части лесного пояса (600–800 м) произошла при отложениях тефры мощностью более 100 см (в том числе: лиственницы – при мощности тефры 70 см, ели – 40 см, берёзы каменной – 25 см), субальпийского пояса – более 40 см (ольхового стланика – при мощности тефры 40 см, лиственницы – 35 см, берёзы каменной и кедрового стланика – 25 см), альпийского пояса – 20 см. Данные придержки, а также результаты полевых наблюдений за состоянием растительности зоны пеплопада и дешифрирование аэрофотоснимков позволили определить реальную площадь поражения растительного покрова. Каменноберёзовые леса погибли на площади около 12 км², лиственничные – 21 км², растительность субальпийского пояса

– 12 км², альпийского – 20 км² и несомкнутая серийная вулканогенная растительность – на площади 30–40 км². Таким образом, общая площадь полностью погибшей растительности достигла около 100 км².

Почвы

Изученные нами почвы Толбачинского дола по строению профиля можно разделить на 3 основные группы. Почвы первой группы занимают наиболее обширные площади между Северным и Южным прорывами Большого трещинного Толбачинского извержения (БТТИ) 1975–1976 гг. и имеют следующую общую схему строения. Их поверхностный слой представлен пирокластическим материалом БТТИ – чёрным шлаком, а в южной части ареала – ещё и слоем чёрного песка, залегающего над шлаком (очевидно, это продукт извержения Южного прорыва). Мощность шлака в районе горы Высокой – 238 см, к югу она постепенно уменьшается примерно до 20 см, а затем, по мере приближения к конусу Южного прорыва, опять начинает возрастать. Под поверхностным слоем пирокластического материала обнаруживаются хорошо сохранившиеся гумусовые (А) и/или грубогумусовые (АО) горизонты общей мощностью 3–14 см, некогда сформированные под лиственничным лесом. Ниже следует типичный профиль слоистопепловой вулканической почвы, состоящий из погребённых аккумулятивно-гумусовых горизонтов мощностью 2–11 см, слоёв пирокластического материала, в той или иной степени изменённых процессами педогенеза (АС), и из практически не затронутых почвообразованием слоёв тефры (С). Среди последних выделяются 1–2 маркирующих слоя светло-серой или желтовато-палевой супеси, мощностью 2–9 см каждый. Наборы перечисленных горизонтов в разных изученных разрезах различаются.

Профили почв второй группы представляют собой не почвенно-пирокластический чехол, а скорее набор слоёв пирокластических отложений, часть из которых затронуты педогенными процессами, но обычно в небольшой степени. То есть они состоят из горизонтов С и АС, а в некоторых разрезах нами не было обнаружено ни одного горизонта, который можно было бы обоснованно назвать даже АС – настолько слабо преобразованная тефра слагает эту толщу. Почвы данной группы, по-видимому, до БТТИ формировались в условиях открытых местообитаний с несомкнутой растительностью, так как в местах их распространения под поверхностным слоем шлака не обнаруживается хорошо развитого гумусово-аккумулятивного горизонта, как в почвах первой группы. Его место занимает горизонт АС, представляющий со-

бой коричнево-тёмно-серый песок, содержащий небольшое количество хорошо разложившегося органического вещества. Других следов процесса почвообразования в нём не прослеживается. Распространены почвы рассматриваемой группы в 10 км и более к северу от конусов Северного прорыва БТТИ.

Почвы третьей группы встречаются на молодых лавовых потоках, где глыбы лавы выходят на дневную поверхность или залегают недалеко от неё. Они имеют простое строение и не содержат многочисленных погребенных горизонтов, поскольку лава уничтожила все предыдущие следы почвообразования. Успевший сформироваться на лаве горизонт А или АС был засыпан шлаком во время последнего извержения.

Таким образом, почвы Толбачинского дола неоднородны по строению и морфологии (Шляхов, Гришин, 2009). Кислотно-основные свойства и содержание органического вещества изученных почв варьируются в достаточно широких пределах и зависят от природы конкретного горизонта или слоя (соотношения педогенных и литогенных процессов, принявших участие в его формировании, характера минерального компонента и глубины залегания).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В АЛЬПИЙСКОМ И СУБАЛЬПИЙСКОМ ПОЯСАХ

Тефра 1975 года выпала на сложную поверхность дола, состоящую из напластований лавы разного возраста: от менее 1000 лет до 2000 лет и более. Этим этапам соответствуют разные стадии сукцессии на лаве: от начальных стадий несомкнутого растительного покрова до сомкнутой субклимаксовой альпийской растительности. На пологих ровных склонах старых потоков и вогнутых поверхностях (днища котловин и др.) после серии мощных извержений, произошедших около 1000 лет назад, образовались участки аккумуляции тефры. Крупнейший из них, с многометровой толщиной тефры (Поле Магуськина), занимает около 10 км². Отложения тефры 1975 года сгладили на нём неровности рельефа и образовали вулканическую пустыню. В 1995 году мы заложили 2 профиля с сериями учётных площадок в северной части дола. Профиль II сечёт одно из таких полей (Поле Веснушки) – с умеренной аккумуляцией тефры, а профиль I попеременно сечёт лавовые потоки разного возраста и участки аккумуляции тефры. Источником переотложенной тефры являются вышерасположенные склоны (1200–1500 м) в осевой части дола. Таким образом, выпадая на неоднородную поверхность дола, тефра в зависимости от режима переотложения (снос, транзит, стабилизовавшаяся или продолжающаяся аккумуля-

ция) образует различные типы экотопов.

На профиле I встречены 107 видов сосудистых растений, мхов и лишайников. Еще 4 вида обнаружены рядом, но вне площадок (табл. 1). Псаммофитами и петрофитами являются 33 вида. Их средняя встречаемость на трансектах профиля равна 31.8% (5.4/17), тогда как средняя встречаемость для всех видов – 22.4% (3.8/17). Обилие по шкале Браун-Бланке у большинства видов отмечено как г...+, т.е. «редко» или «чрезвычайно редко» с «крайне незначительной площадью покрытия».

Распределение количества видов по площадкам профиля отражает неоднородность экотопов: от шлаковых пустынь и мест аккумуляции тефры, где количество видов на трансекте равно 3–8 (на 20 площадках по 1 м²), до старых лавовых потоков (возраст более 1500–2000 лет), где видов на порядок больше. Показатель количества видов имеет значительную положительную корреляцию с долей участия лавы в сложении поверхности субстрата и очень высокую отрицательную – с покрытием тефры ($r = 0.61$ и -0.95 , соответственно, при $n = 17$, $P < 0.01$). При мощности отложившейся тефры менее 10 см тундровая растительность частично выжила и за 20 лет в основном восстановилась, что видно по смыканию растительности, полноте флористического состава и структуре сообществ. Доминируют тундровые кустарнички и полукустарнички с разнообразными травянистыми многолетниками, в то время как растения-пионеры занимают подчиненное положение.

Поскольку условия шлаковых пустынь резко отличаются от условий лавовых потоков с преобладающими твёрдыми субстратами, мы проанализировали эти выборки площадок раздельно. Так, на шлаках (трансекты 5, 6 и 11–17, всего 180 метровых площадок) наиболее часто встречаются *Leymus interior*, *Papaver microcarpum* и *Ermania parryoides* (константность соответственно 30%, 17.2% и 8.9%). Несколько других видов (*Dianthus repens*, *Poa malacantha*, *Stellaria eschscholtziana* и *Salix sphenophylla*) отмечались крайне редко (константность 2–3%). Таким образом, среди растений-пионеров шлаковых пустынь абсолютно преобладают травянистые растения.

Из 20 видов, наиболее часто встречающихся на профиле I, 18 видов наиболее часты вне шлаковых полей, на пёстром наборе субстратов, которые могут быть сведены к старым задернованным лавовым потокам, молодым незаросшим потокам, где выступы лавы преобладают, и локальным участкам аккумуляции тефры (трансекты 1–4 и 7–10, всего 160 метровых площадок). Для анализа межвидовых сопряжённости мы использовали из этой выборки виды, встретившиеся на 20 площадках и

Таблица 1. Встречаемость видов (%) на трансектах профиля I

Table 1. Species frequency (%) in the transects of profile I

Виды, встречаемость (%)	Номера трансектов																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Трава, покрытие поверхности (%)	33	80	73	81	87	100	63	24	36	76	91	95	94	100	94	99	92
<i>Agrostis kudoii</i> Honda	10	10	5					30	30								
<i>Androsace capitata</i> Willd. ex Schult.	20		10					10							5		
<i>Anemonastrum sibiricum</i> (L.) Holub	20						20	30	25								
<i>Artemisia arctica</i> Less.			10	5			5	10	5								
<i>Artemisia furcata</i> Bieb.	55	5	10	5				20	10								
<i>Artemisia glomerata</i> Ledeb.		5										5					
<i>Astragalus umbellatus</i> Bunge									15								
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwaeg.	15						10	10	15								
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S. F. Gray	30		25	5			10	45	20								
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.				15													
<i>Bromopsis ornans</i> (Kom.) Holub		5	10	30			15	25	5								
<i>Calamagrostis sesquiflora</i> (Trin.) Tzvel.	25						10	25	20								
<i>Campanula lasiocarpa</i> Cham.	45	40	5		10		30		10	35							
<i>Cardaminopsis lyrata</i> (L.) Hiit.									20								
<i>Carex koraginensis</i> Meinsh.	15	5	20				30	35	45								
<i>Carex krascheninnikovii</i> Kom. ex V. Krecz.	25	5	30	45			5	40	10	20							
<i>Cassiope lycopodioides</i> (Pall.) D. Don	30	10						15	10								
<i>Chamerion latifolium</i> (L.) Holub				5			10										
<i>Cladonia</i> spp.	25						5	5	5						15		

Виды, встречаемость (%)	Номера трансектов																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Cladonia uncinatis</i> (L.) Wigg.	20						5										
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr								5	5								
<i>Crepis chrysantha</i> (Ledeb.) Froel.	5	+		10				5	15	5		5					
<i>Dianthus repens</i> Willd.	5	5					5			10		+			15	5	20
<i>Diapensia obovata</i> (Fr. Schmidt) Nakai	25	5						20									
<i>Dicranum</i> spp.	50		10				15	25	30	10							
<i>Dryas punctata</i> Juz.	45	15	10	15	5		10	45	25	5							
<i>Drepanocladus uncinatus</i> (Hedw.) Warnst.	5						5										
<i>Equisetum arvense</i> L.	20		5				25	25	20								
<i>Equisetum pratense</i> L.			20														
<i>Erigeron thunbergii</i> A. Gray	25		5					10	15					10			
<i>Eritrichium sericeum</i> (Lehm.) A. DC.				10					5					5			
<i>Ermanium parryoides</i> (Cham.) Botsch.	5	30	5	5	5	25	5	5	5	5	15	20	10	5			
<i>Hedysarum hedysaroides</i> (L.) Schinz et Thell.	20		+	20			10	40	20								
<i>Hierochloa alpina</i> (Sw.) Roem et Schult.	15	20	5					5	10								
<i>Juncus biglumis</i> L.	5							5									
<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori et Paol.	15		10					20	20								
<i>Lagotis glauca</i> Gaerth.	20						5	15	5								
<i>Leymus interior</i> (Hult.) Tzvel.	10	10	45	25	30	25	25	5	15	55	50		20	20	30	55	40
<i>Lloidia serotina</i> (L.) Reichenb.	40	10	20	10			20	60	40	5							

Виды, встречаемость (%)	Номера трансектов																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	45	10						25									
<i>Luzula camtschadalorum</i> (Sam.) Gorodk. ex Kryl.	10																
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh. ex Retz.) Lej.	5		5				5	20	15								
<i>Mertensia pubescens</i> (Roem. et Schult.) DC.	5		20	10			10	5	10			5					
<i>Minuartia arctica</i> (Stev. ex Ser.) Graebn.	35	40	15	20			+	40	35	5		+					
<i>Oxygraphis glacialis</i> (Fisch.) Bunge								15	5								
<i>Oxytropis kamtschatica</i> Hult.	10							5									
<i>Oxytropis pumilio</i> (Pall.) Ledeb.	25	20	5	5		5		15	10	15							
<i>Oxytropis revoluta</i> Ledeb.	20							25	10								
<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.			5					5	5								
<i>Papaver microcarpum</i> DC.	5	15	30	5	15	10	5		25	5	5	20		10	25	30	40
<i>Parnassia palustris</i> L.	5							5	10								
<i>Parrya nudicaulis</i> (L.) Regel	15							5									
<i>Pedicularis oederi</i> Vahl			5					10	10								
<i>Poa malacantha</i> Kom.	55	35	15	10	5		50	55	60	5		10			5		
<i>Pogonatum</i> sp.								10	10								
<i>Polemonium boreale</i> Adams	5	5	5				5	5	5	5							
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	50		35	15		5	30	25	25	5							5
<i>Potentilla vulcanicola</i> Juz.	25	15	10	15			10	25	10	5		5					
<i>Pulsatilla multifida</i> (G. Pritz.) Juz.				+					5								
<i>Racomitrium canescens</i> (Hedw.) Brid.	60	45	30	10				45	30	10					10		

Виды, встречаемость (%)	Номера трансектов																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.							20	5		5							
<i>Rhodiola integrifolia</i> Raf.									15								
<i>Rhodiola rosea</i> L.								25									
<i>Rhododendron camtschaticum</i> Pall.	5		10				5	10									
<i>Sagina saginoides</i> (L.) Karst.								10									
<i>Salix arctica</i> Pall.	20						20	30	40	10							
<i>Salix chamissonis</i> Anderss.								15	10	10							
<i>Salix pulchra</i> Cham.			10						10	5							
<i>Salix reticulata</i> L.	5						15	50	25								
<i>Salix sphenophylla</i> A. Skvortz.	60	50	45	35	5	5	10	40	35	20		5		10			
<i>Salix tschuktschorum</i> A. Skvortz.	10																
<i>Saussurea pseudo-filesii</i> Lipsch.	25		35	10			25	50	15								
<i>Saxifraga funstonii</i> (Small) Fedde	35		5					10	20								
<i>Saxifraga purpurascens</i> Kom.	30		10	5			5	10	5	5				5	5		5
<i>Senecio tundricola</i> Tolm.	5	5					5										
<i>Silene repens</i> Patrin			20	30			15		10	10		5		5			
<i>Stellaria escholtziana</i> Fenzl	5	+	5				10		10	10	5	5		10			
<i>Stereocaulon alpinum</i> Laur.	15	5						5		+							
<i>Taraxacum albescens</i> Dahlst.	5	15			5					5							
<i>Tofieldia coccinea</i> Richards.	15							10	5								
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.		10						5									
<i>Vaccinium vulcanorum</i> Kom.	50		20				20	80	35								
<i>Viola avatschensis</i> W. Beck. et Hult.	5		5	25			5	10	20	30							
Количество видов на площадках трансектов	69	32	48	29	8	6	41	62	64	28	4	7	8	3	13	3	5

Примечание к табл. 1:

Встречаемость определялась как процент встреч вида на 20 площадках (размером 1 × 1 м каждая) в совокупности. Знак «+» означает, что вид встречен вне метровых площадок, но в пределах площадей 100 × 100 м.

Здесь и далее названия сосудистых растений приводятся по: Сосудистые... (1985–1996); лишайников – по А.Г. Микулину (1990); мхов – по Л.И. Савич-Любичкой и З.Н. Смирновой (1970).

Виды, отмеченные один раз на площадках размером 1 × 1 м (числом обозначен номер трансекта): *Cladonia rugosum* – 1, *Cetraria* sp. – 1, *Cladonia* sp. – 1, *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. – 3, *Luzula beringensis* Tolm. – 3, *Minuartia macrocarpa* (Purch) Ostenf. – 1, *Oxyria digina* (L.) Hill – 9, *Oxytropis ochotensis* Bunge – 3, *Pinus pumila* (Pall.) Regel – 1, *Pleurozium schreberi* – 8, *Populus suaveolens* Fisch. – 1, *Pulsatilla nuttaliana* (DC.) Bercht. et Presl – 2, *Pyrola minor* L. – 9, *Rhodococcum minor* (Lodd.) Avror. – 8, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. – 8, *Saxifraga calicina* Sternb. – 1 и *Solidago spiraeifolia* Fisch. ex Herd. – 9.

Виды, отмеченные один раз на площадках размером 100 × 100 м (числом обозначен номер трансекта): *Delphinium brachycentrum* Ledeb. – 4, *Festuca altaica* Trin. – 2, *Minuartia verna* (L.) Hiern – 3, *Senecio frigidus* (Richards.) Less. – 3 и *Tephrosieris frigida* (Richards.) Holub – 3.

Note to Table 1:

The frequency was defined as the percentage of species in 20 plots (1 × 1 m each).

The sign «+» means that the species was found outside the plots, but within an area of 100 × 100 m.

Here and below, the names of vascular plants are given by Vascular... (1985–1996), lichens – by A.G. Mikulin (1990), mosses – by L.I. Savich-Lyubitskaya and Z.N. Smirnova (1970).

Species that once marked in the plots 1 × 1 m (a number denotes number of transect): *Cladonia rugosum* – 1, *Cetraria* sp. – 1, *Cladonia* sp. – 1, *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. – 3, *Luzula beringensis* Tolm. – 3, *Minuartia macrocarpa* (Purch) Ostenf. – 1, *Oxyria digina* (L.) Hill – 9, *Oxytropis ochotensis* Bunge – 3, *Pinus pumila* (Pall.) Regel – 1, *Pleurozium schreberi* – 8, *Populus suaveolens* Fisch. – 1, *Pulsatilla nuttaliana* (DC.) Bercht. et Presl – 2, *Pyrola minor* L. – 9, *Rhodococcum minor* (Lodd.) Avror. – 8, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. – 8, *Saxifraga calicina* Sternb. – 1 and *Solidago spiraeifolia* Fisch. ex Herd. – 9.

Species that once marked in the plots 100 × 100 m (a number denotes number of transect): *Delphinium brachycentrum* Ledeb. – 4, *Festuca altaica* Trin. – 2, *Minuartia verna* (L.) Hiern – 3, *Senecio frigidus* (Richards.) Less. – 3 and *Tephrosieris frigida* (Richards.) Holub – 3.

чаще (константность ≥12.5%). Для 19 видов был рассчитан коэффициент Бравэ-Чупрова и на его основе методом среднего арифметического связывания был построен дендрит (рис. 2), отражающий эти сопряжённости (методика подробно изложена: Нешатаев, 1987; Сёмкин, 1987).

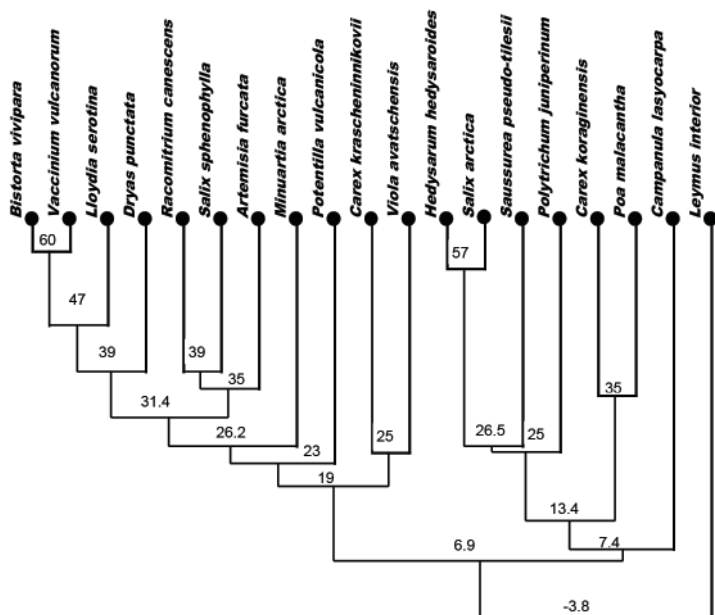


Рис. 2. Дендрит сопряженности 19 видов, наиболее распространённых на профиле I. Числами показаны значения коэффициента Бравэ-Чупрова, увеличенные в 100 раз.

Fig. 2. The contingency dendrite of 19 species the most common in the profile I. Numbers show the values of the coefficient of Bravais-Chuprov, increased by 100 times.

В результате отчётливо выделился блок горнотундровых видов на задернованных лавах (*Bistorta vivipara*, *Vaccinium vulcanorum*, *Llyodia serotina* и *Dryas punctata*) и менее отчётливо – ядра несомкнутых (*Poa malacantha* и *Carex koraginensis*) и сомкнутых (*Hedysarum hedysaroides*, *Salix arctica* и *Saussurea pseudo-tilesii*) серийных группировок, вероятно, связанных со стабилизовавшимися шлаками и молодыми лавами со шлаковыми аккумуляциями по углублениям (*Salix sphenophylla*, *Racomitrium canescens* и *Artemisia furcata*). *Leymus interior*, образующий монодоминантные куртины, имеет отрицательную сопряжённость со всеми остальными видами (рис. 2). Коэффициент корреляции r между проективным покрытием видов и долей тefры в сложении поверхности субстрата показал различное отношение ряда растений к этому вулканическому субстрату: от безразличного у видов-пионеров до существенно отрицательного у видов климаксовых сообществ.

В субальпийском поясе, на профиле II, разнообразие экотопов снижается: большинство из них приурочено к полю умеренной (12–50 см) аккумуляции тефры, некоторые площадки расположены на молодых (менее 1000 лет) лавовых потоках с выходами лавы. Всего отмечен 61 вид на метровых площадках и 15 видов дополнительно в пределах площадок размером 20 × 20 м (табл. 2). Из 61 вида 19 видов отмечены как типичные псаммофиты, большинство из них преобладают по встречаемости. Так, из 18 наиболее часто встречающихся видов (встречаемость 24–96%) 15 видов (10 сосудистых растений и 5 мхов) являются псаммофитами, а 3 вида обладают широкой экологической амплитудой. Среднее количество видов на 20 метровых площадках (образующих в сумме как бы площадку размером 20 м²) – 12.6, а на площадке размером 400 м² – 18.9, то есть при увеличении площади учёта в 20 раз количество видов увеличилось лишь на 50%. Количество видов на площади размером 20 м² меняется от 3 до 27, при этом минимальное значение (<5 видов) отмечено на площадках с мощной аккумуляцией тефры, усугубляемое её нестабильностью, а максимальное значение (>20 видов) – на выходах лавы. Количество видов на площади 20 м² отрицательно коррелирует с долей тефры в сложении поверхности субстрата и мощностью тефры ($r = -0.64$ и -0.66 , соответственно, при $n = 24$, $P < 0.001$).

Анализируя количественные показатели распределения видов на поле Веснушки в 1995 году, мы имеем интересную возможность сравнить наши данные с результатами, полученными здесь же в 1978 и 1979 годах (Сидельников, Шафрановский, 1981). Тогда были использованы для учёта площадки размером 5 × 5 м, расположенные регулярно в том же направлении на двух параллельных профилях. Мы усреднили данные, полученные на профилях 1978 и 1979 годов и взяли из них для сравнения площадки №№ 2–26, располагающиеся на поле Веснушки (площадка № 1, расположенная близ руч. Водопадный, где растительность в основном сохранилась, не учитывалась для сравнения). Таким образом, проведено сравнение данных по 25 усреднённым площадкам 1978/1979 гг. (площадь учёта – 25 м²) и 28 нашим площадкам (площадь учёта – 20 м²). При этом авторы отдают себе отчёт в том, что выполненное сравнение не вполне корректно из-за разной площади учёта и разной методики закладки трансектов, однако благодаря ему можно всё же выявить тенденции изменений.

Общее количество видов на профилях 1978/1979 гг. и 1995 года увеличилось с 48 до 61, при этом 12 видов выпали из учёта, но добавились 25 новых, из которых 8 видов – мхи и лишайники, ранее не отме-

Таблица 2. Встречаемость видов на профиле II (в субальпийском поясе)

Table 2. Species frequency in the profile II (in the subalpine zone)

		Трансект.площадка																													
		1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.1	4.2	4.3	4.4	5.1	5.2	5.3	5.4	6.1	6.2	6.3	6.4	7.1	7.2	7.3	7.4		
Субстрат		Покрытие, %																													
Тефра, покрытие, %	85	95	100	95	90	98	85	100	65	95	55	95	95	45	90	90	65	75	75	85	100	95	85	65	100	100	100	100	100		
Тефра, мощность, см	15	50	100	15	60	60	15	100	34	45	52	45	50	13	40	20	14	16	40	50	13	16	12	200	200	200	200	200			
Лава				5			12										10				1	1									
Подстилка														15			5														
Название вида		Встречаемость, %																													
<i>Agrostis kudoii</i> Honda					+																										
<i>Androsace capitata</i> Willd. ex Roem et Schult.																															
<i>Anemonastrum sibiricum</i> (L.) Holub																															
<i>Artemisia arctica</i> Less.									50		5	5																			
<i>Artemisia furcata</i> Bieb.	5	+			5		+		5																						
<i>Artemisia glomerata</i> Ledeb.	20	5										15																			
<i>Aster sibiricus</i> L.	5	+	+		+				30	5	15			+	75	10	5	25	10	+	+										
<i>Bromopsis ornans</i> (Kom.) Holub							+		15	5	+	+			20	5	5														
<i>Cardaminopsis lyrata</i> (L.) Hiit.												5		+	5		+														
<i>Carex koraginensis</i> Meinsh.	5	+							5	+	+				10	+															

	Трансект.площадка																											
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.1	4.2	4.3	4.4	5.1	5.2	5.3	5.4	6.1	6.2	6.3	6.4	7.1	7.2	7.3	7.4
<i>Carex krascheninnikovii</i> Kom. ex V. Krecz.				+	+		5					5	+															
<i>Chamaerion angustifolium</i> (L.) Holub				+			10	5	10								+				+				+			
<i>Crepis chrysantha</i> (Ledeb.) Froel.		+	+	5	5	10								+														
<i>Dianthus repens</i> Willd.		+	+		5	10	15			5			+	+	5						5	5		+				
<i>Equisetum arvense</i> L.														15														
<i>Eritrichium sericeum</i> (Lehm.) A. DC.				+	+					10					+						10	+						
<i>Ermmania parryoides</i> (Cham.) Botsch.	5		5	5	+	25	15	15	10	10		5	10	+	15					5	5		5	+			+	
<i>Hedysarum hedysaroides</i> (L.) Schinz et Thell.														35														
<i>Leymus inferior</i> (Hult.) Tzvel.	70	95	35	70	75	45	35	15	90	65	100	95	95	75	65	85	90	85	90	85	80	90	70	90		+	+	+
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh. ex Retz.) Lej.												15																
<i>Mertensia pubescens</i> (Roem. et Schult.) DC.	5	5	5		+				5	5	5	25						10	5									
<i>Minuartia arctica</i> (Roem. et Schult.) DC.		+		5	+		+					5				5												
<i>Oxytropis revoluta</i> Ledeb.		5		+	5		10		+	+	+	+	+	+														
<i>Papaver microcarpum</i> DC.	5		15	10	25	15	20	5	20			30	5	+	10	5	5	5	5	5	5	10	10	10	+	+	+	+

	Трансект.площадка																											
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.1	4.2	4.3	4.4	5.1	5.2	5.3	5.4	6.1	6.2	6.3	6.4	7.1	7.2	7.3	7.4
<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel								30									45					10	5					
<i>Poa malacantha</i> Kom.	15	+			+		5	35	10			25	+	10			+	+	10		+		+					
<i>Polemonium boreale</i> Adams	10	5		5	+		+	20	5	+				35	5								+					
<i>Populus suaveolens</i> Fisch.			+	+	+			5	5				+				+	10	35			+	+	5				
<i>Potentilla vulcanicola</i> Juz.		+		+	10		10	5	+				+	25			5				+	+		+				
<i>Pulsatilla multifida</i> (G. Pritz.) Juz.		5					5							35														
<i>Sagina saginoides</i> (L.) Karst.								10				5					+	+										
<i>Salix arctica</i> Pall.		5			5				+					25			5											
<i>Salix caprea</i> L.									+			10																
<i>Salix pulchra</i> Cham.	5	5	+				+		+	35	5	15	5	15	15	+	15	+	15		5	+	+	30				
<i>Salix sphenophylla</i> A. Skvortz.			+	30	5	5	20							45														
<i>Salix tschuktschorum</i> A. Skvortz.							20		+													+	5	+				
<i>Salix udensis</i> Trautv. et Mey.									5			10	+								+		+	+				
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i> Lipsch.	25	5		5	5		10		40	5	5		+	40	5	10			+	5								
<i>Saxifraga funstonii</i> (Small) Fedde			+					15	5		15					10	5	+	+		20	+	+	+				

	Трансект-площадка																											
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.1	4.2	4.3	4.4	5.1	5.2	5.3	5.4	6.1	6.2	6.3	6.4	7.1	7.2	7.3	7.4
<i>Silene repens</i> Patrín	5	+						5	10	10													5	+				
<i>Solidago spiraeifolia</i> Fisch. ex Herd.													5					5										
<i>Stellaria eschscholtziana</i> Fenzl			+	+	5	+	+			20	+	10					+				+	+	+	5				
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.								+						35				+	+									
<i>Viola avatshensis</i> W. Beck. et Hult.		+		10	+		10							5														
<i>Dicranum majus</i> Turm.	5								20	5	5	5	10	10	15	5	20	15				20	10	10				
<i>Pogonatum</i> sp.	10	10			30	5			55	10	15	25	20	10		30	45	5				40	50	40				
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	40	10			35		5		75	45	35	5	45	55	10	75	40	5				10	5	10				
<i>Racomitrium canescens</i> (Hedw.) Brid.	85	5	5		15				80	15	5	30	45	5	10		+	15	10			15	20	15				
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	10	20	25	5	5	30	15	10	45	35		40													15	+		
<i>Cladonia</i> sp.											10	5																
<i>Stereocaulon</i> sp.							10																					
Общее количество видов на площади 20 м ²	15	23	17	17	27	7	21	5	24	22	12	25	7	27	12	16	10	10	3	5	9	9	9	10	1	4	3	1
Общее количество видов, отмеченных на площадках 20 × 20 м.	15	23	17	17	27	8	25	6	26	27	17	25	18	29	15	21	20	17	5	6	14	16	17	15	4	4	3	1

Примечание к табл. 2:

Виды, отмеченные на площадках 20×20 м один раз (в скобках указан номер трасект.площадки): *Alnus fruticosa* Rupr. (4.1, 4.2); *Atragene ochotense* Pall. (4.2); *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don (1.2, 2.3); *Dryas punctata* Juz. (1.2, 1.4, 2.1, 3.1); *Empetrum sibiricum* V. Vassil. (3.3); *Festuca altaica* Trin. (2.1); *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. (5.3); *Larix cajanderi* Mayr (5.2, 5.3); *Lloidia serrotina* (L.) Reichenb. (1.4); *Oxyria digyna* (L.) Hill (1.2); *Oxytropis pumilio* (Pall.) Ledeb. (1.4, 2.3, 4.3); *Salix bebbiana* Sarg. (5.1, 5.2); *Taraxacum albescens* Dahlst. (1.2, 1.3, 1.4, 2.3, 4.2); *Vaccinium vulcanorum* Kom. (4.2).

Виды, встреченные на площадках размером 1×1 м один раз (в скобках указан номер трасект.площадки): *Campanula lasiocarpa* Cham. (1.4, 4.2); *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (3.2); *Erigeron kamtschaticus* DC. (4.2); *Festuca brevissima* Jurtz. (6.1); *Parrya nudicaulis* (L.) Regel (3.4); *Poa platyantha* Kom. (3.1); *Polygonum viviparum* L. (3.1); *Ribes triste* Pall. (2.3); *Salix chamissonis* Anderss. (4.2); *Saxifraga cherlerioides* D. Don. (3.2, 3.4); *Senecio tundricola* Tolm. (1.1).

Значения мощности тefры 100 и 200 см оценочные.

Знаком «+» отмечены виды, встреченные в пределах пробных площадок 20×20 м, но вне заложенных регулярно 20×20 м площадок размером 1×1 м, на которых проводился учёт встречаемости.

Note to Table 2:

Species that once marked in the plots 20×20 m (in the parentheses, a number denotes number of plot): *Alnus fruticosa* Rupr. (4.1, 4.2); *Atragene ochotense* Pall. (4.2); *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don (1.2, 2.3); *Dryas punctata* Juz. (1.2, 1.4, 2.1, 3.1); *Empetrum sibiricum* V. Vassil. (3.3); *Festuca altaica* Trin. (2.1); *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. (5.3); *Larix cajanderi* Mayr (5.2, 5.3); *Lloidia serrotina* (L.) Reichenb. (1.4); *Oxyria digyna* (L.) Hill (1.2); *Oxytropis pumilio* (Pall.) Ledeb. (1.4, 2.3, 4.3); *Salix bebbiana* Sarg. (5.1, 5.2); *Taraxacum albescens* Dahlst. (1.2, 1.3, 1.4, 2.3, 4.2); *Vaccinium vulcanorum* Kom. (4.2).

Species that once marked in the plots 1×1 m (in the parentheses, a number denotes number of plot): *Campanula lasiocarpa* Cham. (1.4, 4.2); *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (3.2); *Erigeron kamtschaticus* DC. (4.2); *Festuca brevissima* Jurtz. (6.1); *Parrya nudicaulis* (L.) Regel (3.4); *Poa platyantha* Kom. (3.1); *Polygonum viviparum* L. (3.1); *Ribes triste* Pall. (2.3); *Salix chamissonis* Anderss. (4.2); *Saxifraga cherlerioides* D. Don. (3.2, 3.4); *Senecio tundricola* Tolm. (1.1).

The value of tephra thickness 100 and 200 cm are estimated data.

Sign «+» marks species encountered within the plots 20×20 m, but out of 20 regularly sampled plots 1×1 m.

ченые. Количество видов на площадках 2–26 профилей 1978/1979 гг. почти не различается и в среднем составляет 5.2, а в 1995 году – почти в 2.5 раза больше. У 10 видов, лидировавших в 1978/1979 гг. по частоте встречаемости (табл. 3), этот показатель менялся от 14% до 84% и в

Таблица 3. Встречаемость видов на транsekтах спустя 3–4 и 20 лет после извержения

Table 3. Species frequency in the profiles sampled 3–4 years and 20 years after the eruption

№ п/п	Трансект II (1995 г.)			Профиль 1978 / 1979 г.	
	Название видов	Константность, %		Название видов	Константность, %
		Площадь 20 м ² учёта	Площадь 1 x 1 м		
1	<i>Leymus interior</i>	96	73.8	<i>Leymus interior</i>	84
2	<i>Papaver microcarpum</i>	76	11.3	<i>Salix sphenophylla</i>	50
3	<i>Pogonatum</i> sp.	68	23.8	<i>Bromopsis ornans</i>	44
4	<i>Polytrichum juniperinum</i>	68	29.7	<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	34
5	<i>Racomitrium canescens</i>	64	23.4	<i>Aster sibiricus</i>	26
6	<i>Dicranum majus</i>	56	11.0	<i>Festuca rubra</i>	24
7	<i>Ermania parryoides</i>	52	9.6	<i>Mertensia pubescens</i>	18
8	<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	52	13.5	<i>Campanula lasiocarpa</i>	14
9	<i>Racomitrium lanuginosum</i>	48	20.0	<i>Poa malacantha</i>	14
10	<i>Salix pulchra</i>	44	13.6	<i>Populus suaveolens</i>	14

среднем составлял 31%, тогда как в 1995 году этот показатель меняется от 44% до 96% и в среднем составляет 64%. При этом в лидерах 1995 года остались только 2 вида, лидировавших в 1978/1979 гг.: *Leymus interior* и *Saussurea pseudo-tilesii*, которые несколько увеличили свою встречаемость. У *Salix sphenophylla* и *Bromopsis ornans*, которые в 1978/1979 гг. занимали по встречаемости 2-е и 3-е места соответственно, этот показатель заметно уменьшился. Связь количества видов с мощностью тефры в 1978/1979 гг. была заметно ниже ($r = -0.4$).

Среди 10 видов – лидеров 1995 года по встречаемости (табл. 3), половину составляют мхи, при этом 3 вида мхов входят в первую пятерку. На 2-м месте со встречаемостью 76% мак *Papaver microcarpum*, который в первые годы после извержения 1975 года встречался единично на выходах лавы, но не был отмечен ни на одной из 110 площадок профилей 1978/1979 гг.

Распределение количества видов по профилям 1978/1979 гг., отражавшее в целом реакцию растительного покрова на поражение пеплопадом и расстояние до источников обсеменения, к 1995 году потеряло явную определённость. Через 20 лет после извержения оно отражает дифференциацию местообитаний в зависимости от характера субстрата и режима переотложения тефры. Важным моментом является появление среди поселенцев мхов, которые встречаются на большинстве учётных площадок. Их появление означает стабилизацию субстрата, что является важной предпосылкой успешной сукцессии.

Сукцессия в субальпийском поясе протекает в основном на рыхлых отложениях тефры: в местах её аккумуляции и транзита – на днищах лавовых потоков, в лощинах и на склонах. Главная особенность этого субстрата – нестабильность, связанная с его постоянным перемещением под действием гравитации, ветра и снега. Мощность переотложения весьма значительна и может местами достигать 10 см/год и более. В этих условиях из ряда поселяющихся видов-пионеров способен выживать лишь длиннокорневищный злак *Leymus interior*. В относительно стабильных экотопах (днища котловин и другие ровные участки) он постепенно образует высокие кочки из прослоёв отмершей дернины, пересыпаемой ежегодно тефрой. К 1995 году высота этих кочек достигала 70–80 см над поверхностью тефры. Из древесных растений наиболее энергично поселяется и выживает тополь *Populus suaveolens*, образующий куртины, которые постепенно разрастаются до нескольких метров в диаметре при высоте до 1–2 м. На таких относительно благоприятных для сукцессии участках покрытие растительности может достигать 30–40%. На местообитаниях с более динамичным суб-

стратом (склоны) процесс гибели вновь поселяющихся растений происходит непрерывно и покров разрежен (до 5–10%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведённые выше материалы позволяют наметить факторы, определяющие распределение растений и характер протекающих сукцессий. Для этого, прежде всего, необходимо оценить состояние растительности до извержения. Какие-либо описания её отсутствуют, однако, основываясь на изучении смежных вулканических районов, не затронутых извержением, можно достаточно уверенно полагать, что это была гетерогенная, преимущественно серийная растительность: от открытых группировок до субклимаксовых сообществ. Последние обнаруживаются, например, в виде фрагментов горнотундровых сообществ. Важным фактором неоднородности растительности явилось собственно разрушительное воздействие извержения. Его последствия были усугублены и растянуты во времени происходящими процессами динамики субстрата. Таким образом, к основным факторам современного состояния растительного покрова Толбачинского дола, можно отнести: возраст лавового покрова, высотное положение конкретного местообитания, степень поражения и расстояние до сохранившейся растительности, тип и степень стабильности субстрата.

Достаточно определённо можно утверждать, что субстрат является одним из основных факторов отбора видов. Так, на лавовых потоках альпийского пояса локальные участки аккумуляции шлаков соседствуют с выходами лавы, то есть с твёрдым устойчивым субстратом, на котором лучше всего развиваются горно-тундровые кустарнички (они наиболее обильны) и только во вторую очередь – петрофиты и случайный набор наиболее обычного альпийского разнотравья (хотя самыми первыми, вероятно, селятся растения-пионеры – псаммофиты, вытесняемые затем кустарничками). Многие активные тундровые виды, в особенности из числа кустарничков, также довольно обильны и на выходах лавовых потоков. Можно полагать, что восстановление сомкнутых горных тундр быстрее всего происходит при наличии более или менее значительной площади голых каменистых субстратов, которые в данном случае выступают как своеобразные «центры кристаллизации» группировок. Таким образом, в условиях пояса горных тундр при наличии устойчивых каменистых субстратов, как на первых, так и на последующих этапах заселения, преимущество получают вегетативно подвижные кустарнички, а также (во вторую очередь) рыхлодерновинные многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением

за счёт корневищ. Другие альпийские растения являются ассектатора-ми, занимая в тундровых сообществах оставшиеся промежутки между клонами видов-содоминантов.

Заращение шлаковых и пепловых полей идёт по другому типу, чем лавовых потоков с их твёрдым, часто монолитным и всегда неподвижным субстратом. Первоначальную основу здесь составляют не вересковые кустарнички, столь обильные на тундрах, а виды-пионеры из числа травянистых многолетников с сильно разветвлёнными корневищами, закрепляющие субстрат, и кустарничковые ивы (прежде всего *Salix sphenophylla* и *S. arctica*). Виды-ассектаторы, как из числа менее активных поселенцев на шлаке, так и из числа разнотравья и некоторых тундровых растений, поселяются прямо в куртинах видов-пионеров или по их окраинам, образуя со временем на месте разрозненных дерновин многовидовое сомкнутое сообщество. В инициальной фазе сукцессии таких сообществ важную роль играют бобовые (прежде всего остролодочки). Впрочем, на Толбачике бобовые не столь многочисленны, как на других вулканах Камчатки. На скоплениях тефры (как правило, перевеянной и перенесённой ветром), особенно обилён *Leymus interior*, наиболее обычный из псаммофитов. Обособленность данного вида (рис. 2) объясняется, вероятно, тем, что на этом типе субстрата на Толбачике у него нет конкурентов (на других вулканах Камчатки таковым вполне может оказаться *Oxytropis kamtschatica*).

Из табл. 4 видно, что группа растений-пионеров вулканических субстратов является сборной: жизненная форма у всех различная, но в качестве общих признаков отмечены хорошо развитые длинные корневища, обычное и обильное вегетативное размножение. Наряду с вегетативным, хорошо развито и семенное размножение. Семена их вызревают в довольно значительном количестве и распространяются в основном с помощью ветра (анемохоры и баллисты). У некоторых видов имеются специфические приспособления для лучшего укоренения на незадернованных субстратах (живорождение и т.д.). Практически все они являются полиморфными и эвритопными видами, освоившими на Камчатке довольно широкий спектр экотопов. Шлаки и пеплы для них – одни из обычных субстратов. Из перечисленных в табл. 4 видов только у *Bromopsis ornans* и *Leymus interior* наблюдается некоторое предпочтение вулканических субстратов, на которых отмечены их большее обилие и частота встречаемости.

По экологии виды-пионеры следует относить преимущественно к группам петрофитов и ксеромезофитов, хотя некоторые из них – типичные мезофиты. По географическому распространению – это азиатские,

Таблица 4. Биологические особенности и географическое распространение растений-пионеров зарастания вулканических субстратов на вулкане Толбачик

Table 4. Biological features and geographical distribution of pioneer plants growing on vol-canic substrates of the Tolbachik volcano

Название вида	Биологические особенности и распространение					Тип ареала
	Жизненная форма	Способ диссеминации	Экологические особенности	Особенности распространения ¹		
<i>Asterisia glomerata</i>	стержнепридаточнокорневой полукустарничек	анемохор	петрофит-ореофит	Л-А (обычен и обилён в А), до 1700 м	североприτικοокеанский арктоальпийский	
<i>Campanula lasiocarpa</i>	длиннокорневищный травянистый многолетник (ТМ)	автохор	петрофит-ореофит	Л-С (редко), А (часто), до 1600 м	североприτικοокеанский гипоаркто-альпийский	
<i>Cardaminopsis lyrata</i>	стержнекорневой травянистый однолетник	автохор	мезоксерофит	Л-С (часто), А (редко), до 1100 м	североприτικοокеанский гипоаркто-бореально-монтанный	
<i>Carex koraginensis</i>	коротkokорневищный ТМ	автохор	мезофит	Л (редко), С-А (часто), до 1550 м	дальневосточный гипоаркто-бореально-монтанный	
<i>Chamerion angustifolium</i>	корнеотпрысковый ТМ	анемохор	мезофит	Л-С (часто), А (редко), до 1400 м	циркумполярный гипоаркто-бореальный	
<i>Chamerion latifolium</i>	корнеотпрысковый ТМ	анемохор	гигромезофит	С-А, до 1430 м	циркумполярный аркто-бореально-монтанный	
<i>Dianthus repens</i>	стержнекорневой каудексообразующий ТМ	анемохор баллист	петрофит	Л-А, до 1200 м	азматско-западноамериканский гипоаркто-бореальный	
<i>Ermania pargyoides</i>	длиннокорневищно-стержнекорневой ТМ с полурозеточными побегами	автохор анемохор	петрофит-ореофит	С-А (обычен в А), до 1800 м	дальневосточный арктоальпийский	
<i>Leymus interior</i>	длиннокорневищный ТМ	анемохор	псаммофит	Л-А (обычен в С), до 1250 м	восточносибирско-дальневосточный аркто-бореально-монтанный	
<i>Luzula multiflora</i>	мочковатокорневой рыхлодерновинный ТМ	автохор	мезофит	Л-А, до 1100 м	циркумполярный арктобореальный	

Название вида	Биологические особенности и распространение					Тип ареала
	Жизненная форма	Способ диссеминации	Экологические особенности	Особенности распространения ¹		
<i>Minuartia arctica</i>	стержнекорневой подушковидный ТМ	анемохор баллист	психрофит	А, до 1300 м	циркумполярный арктоальпийский	
<i>Minuartia macrocarpa</i>	стержнекорневой подушковидный ТМ	анемохор баллист	петрофит-ореофит	С (редко), А (часто), до 1800 м	циркумполярный арктоальпийский	
<i>Oxytropis kamtschatica</i>	стержнекорневой подушковидный ТМ	анемохор	петрофит-ореофит (псаммофит)	Л (редко), С-А (часто), до 1100 м	камчатско-корякский гилоаркто-бореально-монтанный	
<i>Paraver microcarpum</i>	стержнекорневой розеточный ТМ	автохор	петрофит-ореофит	Л-С (редко), А (часто), до 1600 м	восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский	
<i>Poa malacantha</i>	рыхлокустовой корневищный ТМ	автохор ²	психрофит	С-А, до 1800 м	северопри тихоокеанский арктоальпийский	
<i>Polemonium boreale</i>	длиннокорневищный ТМ	автохор анемо-хор	мезоксерофит, псаммофит	Л-А, до 1160 м	циркумполярный гилоаркто-бореально-монтанный	
<i>Populus suaveolens</i>	высокое дерево ³	анемохор	гигромезофит	Л-С (часто), А (редко), до 1160 м	восточносибирско-дальневосточный бореальный	
<i>Salix arctica</i>	стелющийся шпалерный кустарничек или кустарник до 0.4 м высотой	анемохор	психрофит	Л (редко), С-А (часто), до 1650 м	циркумполярный аркто-бореально-монтанный	
<i>Salix sphenophylla</i>	стелющийся (шпалерный) кустарничек	анемохор	криофит	С (редко), А (часто), до 1800 м	восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский	
<i>Saussurea pseudotilesii</i>	ТМ	анемохор	мезофит (эври-топный вид).	Л-А, до 1430 м	эндем Камчатки и Командорских островов	
<i>Saxifraga funstonii</i>	плотнoderновинный ТМ	автохор анемохор	петрофит	Л-А, до 1600 м	восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский	
<i>Silene repens</i>	длиннокорневищный ТМ	анемохор баллист	ксеромезофит	Л-А, до 1160 м	азиатско-западноамериканский арктобореальный	

Название вида	Биологические особенности и распространение					Тип ареала
	Жизненная форма	Способ диссеминации	Экологические особенности	Особенности распространения ¹		
<i>Stellaria eschscholtziana</i>	длинокорневичный проратный ТМ	анемохор баллист	петрофит-ореофит	Л (редко), С-А (часто), до 1600 м	североурильско-камчатско-корякский гипоарктоальпийский	
<i>Aster sibiricus</i>	длинокорневичный ТМ	анемохор	ксеромезофит	Л-А (обычен в С), до 1500 м	евразийско-западноамериканский бореально-монтанный	
<i>Вготopsis ornans</i>	длинокорневичный ТМ	анемохор	ксеромезофит	Л-А (обычен в С), до 1700м	камчатско-чукотский бореально-монтанный	
<i>Mertensia pubescens</i>	короткокорневичный ТМ	автохор анемохор	психрофит	Л (редко), С-А (часто), до 1550 м	дальневосточный гипоаркто-монтанный	
<i>Potentilla vulcanicola</i>	рыхлодерновинный ТМ	автохор анемохор	петрофит.	Л (редко), С-А (часто), до 1800 м	североприхоокеанский арктоальпийский	
<i>Salix pulchra</i>	кустарник ⁴	анемохор	мезофит	Л-С (часто), А (редко), до 1200 м	азиатско-американский гипоаркто-монтанный	

Примечание:

¹ В колонке «Особенности распространения» буквами обозначены высотные пояса: А – альпийский, С – субальпийский и Л – лесной.

² Часто селится на вулканических субстратах, особенно в А; обычна и обильна живородящая форма.

³ Активно селится на шлаковых полях и щебнистых осыпях.

⁴ Обычен в Л, на вулканических отложениях в С-А встречается в виде небольших кустов.

Note:

¹ In the column «Features of distribution» letters indicate altitude belts: А – alpine, С – subal-pine, and Л – forest.

² The species settles frequently on volcanic substrates, particularly in the А; a viviparous form is common and plentiful.

³ The species settles actively on cinder fields and gravelly screes.

⁴ The species is common in the Л, on volcanic deposits in the С-А it is found in the form of small bushes.

азиатско-американские и дальневосточные виды. Сформировались они в разные временные периоды и на разных территориях, но преимущественно в Азии (происхождение некоторых видов связано с Берингией).

Проведённый расчет коэффициента корреляции присутствия вида на площадке размером 1×1 м с покрытием тефры для двух профилей позволил различить «истинные» пионерные виды, которые по Т.А. Работнову (1978) произрастают в условиях ослабленной конкуренции и отличаются выносливостью к агрессивным факторам среды, и виды, проявляющие пионерные свойства в силу широчайших экологических амплитуд. К первым относятся *Artemisia glomerata*, *Campanula lasiocarpa*, *Dianthus repens*, *Ermania parryoides*, *Minuartia macrocarpa*, *Saxifraga funstonii* и *Stellaria eschscholtziana*. Эти виды проявляют малую корреляцию с покрытием тефры на обоих профилях, что объясняется их эвритопностью. Они способны к широкой и обильной диссеминации, что характеризует их как эксплерентов (Раменский, 1938), а также к надёжному закреплению в рыхлом подвижном химически агрессивном субстрате (стержневые корневые системы, розеточность побегов), проявляя пациентные свойства.

Ко второй группе видов относятся *Leymus interior* и *Poa malacantha*. На стадии поселения на новый субстрат, пронизывая его высокоподвижными корневищами, эти растения проявляют выраженные эксплерентные свойства. Далее они наращивают наземную фитомассу, корневищами стабилизируют субстрат и образуют монодоминантные растительные группировки, в которых долгое время не поселяются другие виды и накапливается органика, что характеризует их уже как виолентов. В условиях переносимой ветром тефры *Leymus interior* образует большие кочки из отмерших надземных частей, переслоенных тефрой. Высокие отрицательные корреляции с покрытием тефры объясняются сильным, относительно быстрым задержанием тефрового субстрата.

Остальные виды, приведенные в табл. 4, характеризуются широкими экологическими амплитудами и выраженными пациентными свойствами, проявляемыми даже в обычных для них растительных сообществах. Причём, виды, приуроченные к субальпийскому и лесному поясам (*Populus suaveolens* и *Saussurea pseudo-tilesii*), на профиле II (нарушенный субальпийский пояс) проявляют выраженную отрицательную корреляцию с покрытием тефры, индифферентно относясь к ней в альпийском поясе. Виды, распространенные преимущественно в альпийском и субальпийском поясах (*Salix sphenophylla* и *S. arctica*) показывают высокие отрицательные корреляции на обоих профилях.

Перспективы первичной сукцессии в субальпийском поясе на

Толбачике связаны с постепенным смыканием кочек *Leimus interior* и куртин тополя. Эти кочки и куртины являются центрами стабилизации субстрата и к ним тяготеют другие поселяющиеся растения, включая древесные (*Salix* spp., *Betula platyphylla*). Следующая стадия сукцессии, вероятно, будет связана с прогрессом доминантов субальпийского пояса, кустарников и деревьев (*Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*, *Larix cajanderi*, *Betula ermanii*). Длительность сукцессии будет дифференцирована экопически в зависимости от характера субстрата, режима переотложения тefры на первых стадиях, и близости к стене уцелевшей растительности. В условиях субальпийского пояса (как и в более суровых условиях альпийского), при доминировании подстилающего лавового субстрата, сукцессия, как было показано ранее (Гришин, 1992), является весьма длительной и может протекать многие сотни лет. Новые извержения, случающиеся здесь с интервалом несколько сотен лет, могут снова прерывать ход сукцессии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Извержение 1975 года вызвало крупнейший в историческое время пеплопад на Камчатке и Курилах и привело к экологической катастрофе на огромной территории. Другие крупные пеплопады в регионе продуцировались также в основном базальтовыми стратовулканами (Чикурачки, 1853 и 1986 годы; Авачинский, 1945 г.; Алаид, 1972 и 1981 годы; Тятя, 1973 г.; Ключевской, 1994 г.) (Гришин, 2003). В результате БТТИ тefра выпала на разнородную поверхность дола, повредив как зрелые леса и стланики на древних лавовых потоках, так и серийную растительность, восстанавливающуюся в ходе крайне длительных сукцессий на более молодых потоках. Эффект поражения зависел от мощности и гранулометрического состава отложений тefры, типа растительности, высотного положения растительного покрова, степени зрелости экосистемы (включая развитость почвенно-пирокластического чехла). Выпадение тefры в разгар вегетации усугубило поражение растительного покрова.

Среди факторов поражения растительности дола доминировали механические (облом верхушек, ветвей, обдирание побегов, коры, хвои, листьев и др.) и химические (отравление воднорастворимыми веществами и газами), а также запыление листьев и хвои тонкой тefрой, что вело к ослаблению фотосинтеза и угнетению растений. Термическое воздействие при существенном (несколько километров) удалении от прорыва не происходило, так как мелкая тefра быстро остывала во время падения. Раскаленные бомбы разлетались сравнительно недалеко – до 2–3 км,

и на таком удалении были относительно редкими в общем объёме тефры.

Восстановление растительного покрова в лесном поясе займет от нескольких десятков лет для частично повреждённой растительности (мощность отложений тефры – несколько сантиметров) до сотен лет в существенно повреждённых (до полной гибели древостоев) сообществах, где отложились десятки сантиметров тефры, и сейчас протекает вторичная сукцессия. В районах дола, где сформировались многометровые толщи тефры и образовалась устойчивая шлаковая пустыня, началась первичная сукцессия, которая может быть сопоставима по длительности с сукцессией на лаве.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим д.б.н. С.В. Осипова (Тихоокеанский институт географии (ТИГ) ДВО РАН, г. Владивосток), принимавшего участие в сборе полевых материалов 1995 года, а также к.б.н. В.Я. Черданцеву (БПИ ДВО РАН) и к.г.н. И.Ф. Скирину (ТИГ ДВО РАН), определивших собранные мхи и некоторые лишайники.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты №№ 10-05-01015 и 13-05-00686.

ЛИТЕРАТУРА

- Действующие вулканы Камчатки / Под ред. С.А. Федотова. М.: Наука, 1991. Т. 1. 302 с.
- Большое трещинное Толбачинское извержение (1975–1976 гг., Камчатка) / Под ред. С.А. Федотова. М.: Наука, 1984. 638 с.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Пономарёва В.В. и др. Тефрохронологические и геохронологические исследования Толбачинской региональной зоны шлаковых конусов // Вулканология и сейсмология. 1981. № 3. С. 14–28.
- Быкасов В.Е. Шлаково-пепловый чехол извержения 1975 г. и поражение растительности Толбачинского дола // Вулканология и сейсмология. 1981. № 1. С. 76–78.
- Виноградов В.Н. Современное оледенение районов активного вулканизма. М.: Наука, 1975. 104 с.
- Гришин С.Ю. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 92–100.
- Гришин С.Ю. Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов. Владивосток: Дальнаука, 1996. 156 с.
- Гришин С.Ю. Крупнейшие вулканические извержения XX столетия на Камчатке и Курильских островах и их влияние на растительность // Изв. РГО. 2003. Т. 135. Вып. 3. С. 19–28.
- Гришин С.Ю. Растительный покров вулканического острова Атласова (Ку-

- рильские острова). Изв. РГО. 2009. Т. 140. № 5. С. 57–65.
- Гришин С.Ю. Растительный покров района, испытавшего воздействие пеплопада Толбачинского извержения 1975 г. (Камчатка) // Изв. РГО. 2010. Т. 141. № 1. С. 32–40.
- Гришин С.Ю. Смена растительного покрова под воздействием вулканического пеплопада (Толбачинский дол, Камчатка) // Экология. 2010. № 5. С. 389–392.
- Гришин С.Ю., Шляхов С.А. Растительность и почвы Толбачинского дола (Камчатка) // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. 2009. № 2. Вып. 14. С. 1–14.
- Микулин А.Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1990. 128 с.
- Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. 192 с.
- Пийп Б.И. Новый побочный кратер вулкана Толбачик // Бюл. вулканол. станции. 1946. № 13. С. 10–21.
- Работнов Т. А. Фитоценология: учебное пособие для биологических факультетов вузов. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз., 1938. 620 с.
- Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхлоплодные мхи. Л.: Наука, 1970. с.
- Сёмкин Б.И. Теоретико-графовый метод в сравнительной флористике // Гео-регические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 149–163.
- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. Влияние извержения вулкана Толбачик 1975–1976 гг. (Камчатка) на растительность // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 107–144.
- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. Зарастание пеплово-шлаковых отложений вулкана Толбачик (Камчатка) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 6. С. 812–817.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. СПб: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Справочник по климату СССР. Вып. 27. Камчатская область. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 184 с.
- Шляхов С.А., Гришин С.Ю. Морфологические особенности и кислотно-основные свойства слоисто-пепловых вулканических почв Камчатки // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 2. С. 86–93.
- Grishin S.Yu. Role of *Pinus pumila* in primary succession on the lava flows of volcanoes of Kamchatka // International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge. 1994. Gen. Tech. Rep. INT-GTR–309. Ogden, UT: U.S. Dept. of Agricult., Forest Serv., Intermount. Res. Stat. P. 240–244.

Grishin S.Yu., del Moral R. Dynamics of forests after catastrophic eruptions of Kamchatka's volcanoes. In: Turner I.M. et al. (eds.), Biodiversity and the Dynamics of Ecosystems. DIWPA Series Vol. 1. Kyoto, 1996. P. 133–146.

Приложение. Список сосудистых растений Толбачинского дола
Appendix. List of vascular plants of Tolbachinskiy Dol

Виды растений	Кб	Са	Ан	Ас	Ла	Тэф	Лис	Лл	Кон	Выс
<i>Botrychium boreale</i> Milde			+							
<i>Botrychium lanceolatum</i> (S.G. Gmel.) Angstr.										
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.			+			+				
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy	+									
<i>Dryopteris fragrans</i> (L.) Schott.		+						+		
<i>Cystopteris dickieana</i> R. Sim.	+									
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.										
<i>Equisetum arvense</i> L.			2		+	+	+			
<i>Equisetum palustre</i> L.			3			+				
<i>Equisetum pratense</i> L.							+			
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.										
<i>Equisetum variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr.			+							
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub										
<i>Lycopodium annotinum</i> L.										
<i>Selaginella rupestris</i> (L.) Spring										
<i>Picea ajanensis</i> (Lindl. ex Gord.) Fisch. ex Carr.										
<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel	+	+	+		+	+		+		
<i>Larix cajanderi</i> Mayr	2	+					3	+		
<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.	+	+					+			
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.										
<i>Potamogeton friesii</i> Rupr.										
<i>Triglochin palustre</i> L.										
<i>Agrostis kudoii</i> Honda			+		+					+
<i>Agrostis mertensii</i> Trin.			+							
<i>Bromopsis ornans</i> (Kom.) Holub		+	+		+	+				
<i>Calamagrostis korotkyi</i> Litv.										
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.										
<i>Calamagrostis purpurascens</i> R. Br.		+			+					
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Link. s.l.	3	+					+		+	
<i>Calamagrostis sesquiflora</i> (Trin.) Tzvel.			2	+	+					
<i>Elymus mutabilis</i> (Drob.) Tzvel.										
<i>Elymus sibiricus</i> L.										
<i>Festuca altaica</i> Trin.		+	+		+	+				
<i>Festuca brevissima</i> Jurtz.		+	+		+	+				
<i>Festuca kolymensis</i> Drob.										
<i>Festuca rubra</i> L.	+		+							
<i>Hierochloa alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult.			+	+	+	+				
<i>Leymus interior</i> (Hult.) Tzvel.	+	2	3		3	+				+
<i>Poa arctica</i> R. Br.										
<i>Poa malacantha</i> Kom.	+	2	+	+	+	+			+	+
<i>Poa nemoralis</i> L.	+						+			
<i>Poa platyantha</i> Kom.	1	+								
<i>Poa pratensis</i> L.										
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt. s.l.		+			+			+		

Виды растений	Кб	Са	Ан	Ас	Ла	Тэф	Лис	Лл	Кон	Выс
<i>Carex globularis</i> L.										
<i>Carex kamschatica</i> Gorodk.			3							
<i>Carex koraginensis</i> Meish.		+	2	+	2	+				
<i>Carex krascheninnikovii</i> Kom. ex V. Krecz.			2	2	+	2				+
<i>Carex longirostrata</i> C.A. Mey.										
<i>Carex misandra</i> R. Br.			+							
<i>Carex pallida</i> C.A. Mey.							3			
<i>Carex stans</i> Drej.			3							
<i>Carex tripartita</i> All.			1							
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.										
<i>Eriophorum brachyantherum</i> Trautv. et Mey.										
<i>Eriophorum polystachyon</i> L.			1							
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.										
<i>Kobresia myosuroides</i> (Vill.) Fiori et Paol.			3							
<i>Juncus beringensis</i> Buchenau			2	+		+				
<i>Juncus biglumis</i> L.			+							
<i>Juncus leucochlamys</i> Zing. ex V. Krecz.			+							
<i>Juncus triglumis</i> L.			+							
<i>Luzula beringensis</i> Tolm.			+		+					
<i>Luzula camtschadalorum</i> (Sam.) Gorodk. ex Kryl.			+	+	+	+				+
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh. ex Retz.) Lej. s.l.			+							
<i>Tofieldia coccinea</i> Richards.		+	+		+					
<i>Veratrum oxysepalum</i> Turcz.	+	+								
<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb.			+	+	+	+				+
<i>Allium strictum</i> Schard.		+				+				
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt							+			
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.			+							
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.			+							
<i>Populus suaveolens</i> Fisch. s.l.	+	+			+	+	+			
<i>Populus tremula</i> L.										
<i>Salix arctica</i> Pall.		+	2	+	+	+				
<i>Salix bebbiana</i> Sarg.		+	+			+				
<i>Salix caprea</i> L.		+	+		+	+				
<i>Salix chamissonis</i> Andress.			2							
<i>Salix erythrocarpa</i> Kom.			2	+	+					
<i>Salix glauca</i> L.				+		+				
<i>Salix hastata</i> L.										
<i>Salix phlebophylla</i> Anders.										
<i>Salix polaris</i> Wahlenb.			+	+						
<i>Salix pulchra</i> Cham.	2	+	3		+	+	2			
<i>Salix reptans</i> Rupr.			+							
<i>Salix reticulata</i> L.			+							
<i>Salix schwerinii</i> E. Wolf.										
<i>Salix sphenophylla</i> A. Skvorts.			2	+	+	+				+
<i>Salix tschukschorum</i> A. Skvorts.		1	+	+	+					
<i>Salix udensis</i> Trautv. et Mey.	+	+			+	+			+	+
<i>Alnus fruticosa</i> Pall.	3	+					+			
<i>Betula divaricata</i> Ledeb.										
<i>Betula ermanii</i> Cham.	2	+			+	+			+	
<i>Betula exilis</i> Sukacz.										
<i>Betula platyphylla</i> Sukacz.										
<i>Urtica angustifolia</i> Fisch. ex Hornem.										
<i>Urtica platyphylla</i> Wedd.										
<i>Aconogonon tripterocarpum</i> (A. Gray) Hara			+							
<i>Bistorta plumosa</i> (Small.) D. Love			+							
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F. Gray			+						+	+

Виды растений	Кб	Са	Ан	Ас	Ла	Тэф	Лис	Лл	Кон	Выс
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill.			+	+	+	+				
<i>Claytonia acutifolia</i> Pall. ex Schult.			2							
<i>Claytonia arctica</i> Adams			2							
<i>Cerastium beeringianum</i> Cham. et Schlecht.	+		+							
<i>Dianthus repens</i> Willd.		+	+		+	+				
<i>Eremogone capillaris</i> (Poir.) Fenzl										
<i>Gastrolychnis apetala</i> (L.) Tolm. et Kozh.			+							
<i>Gastrolychnis brachypetala</i> (Hornem.) Tolm. et Kozhanczikov							+			
<i>Minuartia arctica</i> (Stev. ex Ser.) Graebn.			2	+	+					
<i>Minuartia biflora</i> (L.) Schinz et Thell.										
<i>Minuartia macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf.		+	+	+	+	+			+	+
<i>Minuartia verna</i> (L.) Hiern		+	+							
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl	2	+					+			
<i>Sagina saginoides</i> (L.) Karst.			+							
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.										
<i>Silene repens</i> Patrin	+	+			+	+				
<i>Stellaria calycanta</i> (Ledeb.) Bong.										
<i>Stellaria eschscholtziana</i> Fenzl		+	+	+	+	+			+	+
<i>Stellaria fenzlii</i> Regel	+									
<i>Stellaria fischerana</i> Ser.			+	+						
<i>Stellaria longifolia</i> Muehl. ex Willd.										
<i>Aconitum fischeri</i> Reincheb.										
<i>Anemonastrum sibiricum</i> (L.) Holub			+	+	+	+				
<i>Atragene ochotensis</i> Pall.	1	+					+	+		
<i>Delphinium brachycentrum</i> Ledeb.			+			+				
<i>Oxygraphis glacialis</i> (Fisch.) Bunge			+							
<i>Pulsatilla dahurica</i> (Fisch. ex DC.) Spreng.					+	+				
<i>Pulsatilla multifida</i> (G. Pritz.) Juz.			+		+					
<i>Ranunculus eschscholtzii</i> Schlecht.			+							
<i>Ranunculus propinquus</i> C.A. Mey.	+									
<i>Ranunculus pygmaeus</i> Wahlenb.			+							
<i>Thalictrum alpinum</i> L.			2							
<i>Thalictrum contortum</i> L.							+			
<i>Thalictrum minus</i> L.							+			
<i>Papaver alboroseum</i> Hult.			+			+				
<i>Papaver microcarpum</i> DC.		+	2	+	+	+			+	+
<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop.										
<i>Arabis stelleri</i> DC.										
<i>Cardamine bellidifolia</i> L.			+	+	+	+				+
<i>Cardaminopsis lyrata</i> (L.) Hiit.			+		+	+				
<i>Draba lonchocarpa</i> Rydb.			+	+	+					
<i>Ermmania parryoides</i> (Cham.) Botsch.		+	+	+	+	+				+
<i>Parrya nudicaulis</i> (L.) Regel			+		+	+				
<i>Rhodiola integrifolia</i> Raf.			2	+	+					
<i>Rhodiola rosea</i> L.	+	+								
<i>Sedum telephium</i> L. var. <i>purpureum</i> L.	+									
<i>Saxifraga calycina</i> Sternb.			+	+						
<i>Saxifraga chlerlerioides</i> D. Don	+	+	+	+	+	+				
<i>Saxifraga funstonii</i> (Small) Fedde	+	+	2	+	+	+			+	+
<i>Saxifraga hieracifolia</i> Waldst. et Kit.			+							
<i>Saxifraga hyperborea</i> R. Br.				+						
<i>Saxifraga merkii</i> Fisch. ex Sternb.			+	+		+				+
<i>Saxifraga nelsoniana</i> D. Don			+							
<i>Saxifraga porsildiana</i> (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky			+	+						

Виды растений	Кб	Са	Ан	Ас	Ла	Тэф	Лис	Лл	Кон	Выс
<i>Saxifraga purpurascens</i> Kom.		+	2	+	+	+				
<i>Saxifraga serpyllifolia</i> Pursh			+	+						
<i>Parnassia palustris</i> L.			+							
<i>Ribes dikuscha</i> Fisch. ex Turcz.										
<i>Ribes triste</i> Pall.	2	+					2	2		
<i>Acomastylis rossii</i> (R. Br.) Greene										
<i>Aruncus dioicus</i> (Walt.) Fern.	+	+								
<i>Dryas punctata</i> Juz.			3		+	+				
<i>Padus avium</i> Mill.										
<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz.		+								
<i>Potentilla elegans</i> Cham. et Schlecht.				+						+
<i>Potentilla vulcanicola</i> Juz.			+	+	+	+				
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.										
<i>Rosa amblyotis</i> C.A. Mey.	+	+					+			
<i>Rubus arcticus</i> L.	+	+					+			
<i>Rubus sachalinensis</i> Levl.										
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.										
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A.Br.							2			
<i>Sorbus sambucifolia</i> (Cham. et Schlecht.) M. Roem.										
<i>Sorbus sibirica</i> Hedl.	+						+			
<i>Spiraea beauverdiana</i> Scheid.	2	+								
<i>Spiraea media</i> Fr. Schmidt										
<i>Astragalus alpinus</i> L.		+	+		+	+				
<i>Astragalus umbellatus</i> Bunge			2							
<i>Hedysarum hedysaroides</i> (L.) Schinz et Thell.			2		+	+				
<i>Oxytropis kamtschatica</i> Hult.					+	+				
<i>Oxytropis ochotensis</i> Bunge			+		+					
<i>Oxytropis pumilio</i> (Pall.) Ledeb.			2	+	+	+				
<i>Oxytropis revoluta</i> Ledeb.			+	+	+	+				
<i>Geranium erianthum</i> DC.	+	+				+	+			
<i>Empetrum nigrum</i> L. s.l.		+	3		+	+				
<i>Viola avatschensis</i> W. Beck. et Hult.					+	+				
<i>Viola biflora</i> L.										
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	2	+	+		+	+	+		+	
<i>Chamerion latifolium</i> (L.) Holub			+		+	+				
<i>Angelica gmelinii</i> (DC.) M. Pimen.										
<i>Heracleum lanatum</i> Michx.	+									
<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.			+							
<i>Arctous alpina</i> (L.) Niedenzu	+	+	2							
<i>Cassiope lycopodioides</i> (Pall.) D. Don.			+		+	+				
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench										
<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud.		+	+		+					
<i>Ledum palustre</i> L.		+			+		+			
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.			+		+					
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House								+		
<i>Phyllodoce caerulea</i> (L.) Bab.			2							
<i>Pyrola incarnata</i> (DC.) Freyn	+	2	+				2	+		
<i>Pyrola minor</i> L.										
<i>Rhodococcum minor</i> (Lodd.) Avror.		+	+		+					
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i> (L.) Avror.										
<i>Rhododendron aureum</i> Georgi	+	+	+		+					
<i>Rhododendron camtschaticum</i> Pall.			2		+					
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	+	+	3		+	+				
<i>Vaccinium vulcanorum</i> Kom.			3		2	+				
<i>Diapensia obovata</i> (Fr. Schmidt) Nakai		+	+	+	+	+				

Виды растений	Кб	Са	Ан	Ас	Ла	Тэф	Лис	Лл	Кон	Выс
<i>Androsace capitata</i> Willd. ex Roem et Schult.		+		+	+					
<i>Androsace septentrionalis</i> L.										
<i>Primula farinosa</i> L.		+								
<i>Primula nutans</i> Georgi										
<i>Trientalis europeae</i> L. ssp. <i>arctica</i> Hult.		+	+							
<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.										
<i>Gentiana algida</i> Pall.				+						
<i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem. et. Schult.		+		+						
<i>Polemonium boreale</i> Adams			2		+	+				
<i>Eritrichium sericeum</i> (Lehm.) A. DC.			+			2	+			
<i>Mertensia pubescens</i> (Roem. et Schult.) DC.			+	1	+	+				
<i>Castilleja pallida</i> (L.) Spreng. s.l.				+						
<i>Lagotis glauca</i> Gaertn.				+		+				
<i>Pedicularis capitata</i> Adams				+						
<i>Pedicularis eriophora</i> Turcz.				+						
<i>Pedicularis lanata</i> Willd ex Cham. et Schlecht.				+						
<i>Pedicularis oederi</i> Vahl				+		+				
<i>Pedicularis resupinata</i> L.										
<i>Pedicularis sudetica</i> Willd.				+	+					
<i>Pedicularis verticulata</i> L.		+	+							
<i>Veronica grandiflora</i> Gaerth.		+	+	+						
<i>Boschniakia rossica</i> (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.		+	+							
<i>Galium boreale</i> L.							+			
<i>Linnaea borealis</i> L.		2	+				+			
<i>Lonicera caerulea</i> L.		2	+				2			
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link.				2						
<i>Campanula lasiocarpa</i> Cham.		+	+	+		+	+			
<i>Arnica lessingii</i> Greene				+						
<i>Artemisia arctica</i> Less.				+		+	+			
<i>Artemisia borealis</i> Pall.						+	+			
<i>Artemisia furcata</i> Bieb.				2	+	+				
<i>Artemisia glomerata</i> Ledeb.			+	+	+	+	+			
<i>Artemisia tilesii</i> Ledeb.										
<i>Aster sibiricus</i> L.							+			
<i>Crepis chrysantha</i> (Ledeb.) Froel.				+		+	+			
<i>Erigeron thunbergii</i> A. Gray				+		+				
<i>Hieracium umbellatum</i> L.										
<i>Lagedium sibiricum</i> (L.) Sojak										
<i>Ptarmica camtschatica</i> (Rupr. ex Heimerl) Kom.										
<i>Saussurea kamtschatica</i> Barkalov				+						
<i>Saussurea nuda</i> Ledeb.										
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i> Lipsch.		+	+	2		+	+			
<i>Senecio atropurpureus</i> (Ledeb.) B. Fedtsch.				+						
<i>Senecio frigidus</i> (Richards.) Less.				+						
<i>Senecio integrifolius</i> (L.) Clairv.										
<i>Senecio tundricola</i> Tolm.				+		+				
<i>Solidago spiraeifolia</i> Fisch. ex Herd.		+	+	+						
<i>Tanacetum borealis</i> Fisch. ex DC.										
<i>Taraxacum albescens</i> Dahlst.			+			+	2			
<i>Taraxacum ceratophorum</i> (Ledeb.) DC.		+	+				+			
<i>Taraxacum dilutum</i> Dahlst.				+						
<i>Taraxacum lateritium</i> Dahlst.										
<i>Taraxacum perlatescens</i> Dahlst.										
<i>Taraxacum rubiginans</i> Dahlst.				+		+				

Примечание:

Подразделения растительного покрова и ландшафтные выделы: Кб – каменоберезняки на верхней границе леса, повреждённые извержениями; Са – субальпика, заросли ольхового и кедрового стлаников (повреждённые извержением); Ан – нижняя часть альпийского пояса (до 1500 м) с преобладанием тундр (в частности, луговинных); Ас – средняя часть альпийского пояса (1500–1650 м) с преобладанием каменистых тундр; Ла – лавовые потоки в альпийском поясе; Теф – тефра (шлаково-пепловые поля); Лис – лиственничники; Лл – лавовые потоки в поясе лиственничников; Кон – новые конуса 1975 года; Выс – верхняя часть альпийского пояса (1650–1800 м), высокогорные вулканогенные пустыни, сомкнутые растительные группировки отсутствуют, растительность представлена рассеянными куртинами пионерных видов на шлаке и петрофилами.

Встречаемость растений показана условными единицами: «+» – единично; 1 – редко; 2 – умеренно; 3 – часто. Отсутствие данных о встречаемости означает, что сведения о растениях приведены по гербарным сборам, хранящимся в гербарии БПИ ДВО РАН, г. Владивосток (VLA).

Note:

The divisions of vegetation and landscape: Кб – stone birch forests on the upper limit of the forest damaged by eruptions, Са – subalpine vegetation, thickets of alder and cedar krummholz (damaged by eruption), Ан – lower part of the alpine zone (up to 1500 m) with a predominance of tundra (with meadows, in particular), Ас – middle part of the alpine zone (1500–1650 m) with a predominance of rocky tundra, Ла – lava flows in the alpine zone, Теф – tephra (ash-cinder fields); Лис – larch forests, Лл – lava flows in the belt of larch forests, Кон – new cones of the 1975; Выс – upper part of the alpine zone (1650–1800 m), high-altitude volcanic deserts, closed plant communities are absent, vegetation consists of scattered clumps of pioneer species on the cinder and petrophilous species.

The occurrence of plants is shown in conventional units: «+» – solitary, 1 – rarely, 2 – moderate, 3 – frequently. The lack of data on the occurrence means that the information about the plants is based on herbarium collection stored in the Herbarium of the Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch, Vladivostok (VLA).