

С. Ю. Гришин

СУКЦЕССИИ ПОДГОЛЬЦОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
НА ЛАВОВЫХ ПОТОКАХ ТОЛБАЧИНСКОГО ДОЛА

S. Yu. GRISHIN. SUCCESSIONS OF THE SUBALPINE VEGETATION ON LAVA FLOWS OF THE TOLBACHIK AREA

Изучено становление растительного покрова на датированных лавовых потоках в условиях Центральной Камчатки. Ход сукцессии на первых этапах зависит от типа лавы, образования на ней рыхлого субстрата и других причин. Период становления климаксовой растительности составляет не менее 2000 лет. Его продолжительность определяется многими факторами, важнейший из них — отложения новых пеплов, которые изменяют ход и скорость сукцессии.

Сведения о первичных сукцессиях растительности на ювенильном лавовом субстрате в нашей стране крайне незначительны. Это связано как с общей слабой ботанической изученностью вулканических районов, так и со сложностью познания медленно текущих процессов становления растительного покрова.

Основная проблема при изучении первичных сукцессий — установление стадий сукцессий и порядка их чередования, что в конечном итоге связано с датировкой лавовых потоков. Обычно она производится на основе исторических свидетельств (Tagawa, 1964; Atkinson, 1970; Poli, 1970; Egger, 1971; и др.). Для вулканов Камчатки и Курил неполные наблюдения приводятся лишь с XVIII в. (Гущенко, 1979).

В последнее время определен возраст ряда вулканических образований методом тефрохронологии, базирующимся на радиоуглеродных датировках (Брайцева и др., 1981). На этой основе представилась возможность изучить стадии становления и формирования растительности на лавовых покровах Толбачинского дола и определить длительность этих стадий.

Толбачинский дол — обширная безлесная равнина, сформированная в течение голоцена многочисленными лавовыми потоками (рис. 1). Базальтовые лавы этого дола в зависимости от петрохимического состава и режима остывания образуют либо обширные плоские покровы, либо относительно узкие (в несколько сотен или десятков метров) потоки характерной формы — с приподнятыми бортами и вогнутым днищем (рис. 2). По характеру поверхности лавы выделяют 2 основных типа, которые имеют гавайские названия: «аа» — мелкоглыбистая, обломочная, с угловатыми кусками, неровной поверхностью лавы, «пахохое» (пахойхой) (по: Влодавец, 1984) — монолитная лава с волнистой или иной поверхностью. В исследуемом районе встречаются оба типа. Толбачинский дол примыкает с юга к вулканам Острый и Плоский Толбачик, понижается и удаляется от них приблизительно от 1500 до 800 м над ур. м., а его отдельные безлесные лавовые языки и более обширные покровы опускаются значительно ниже верхней границы леса. Крупнейшим событием в последние столетия истории дола стало извержение 1975 г. под названием Северный прорыв, детально изученное вулканологами. В процессе его излились лавовые потоки общей площадью около 9 км², образовались 3 шлаковых конуса высотой до 300 м, было выброшено 0.7 км³ тefры,¹ которая отложилась на площади 470 км² слоем мощностью более 10 см, вызвав на 400 км² из них полную гибель растительности (Большое..., 1984). Влияние пеплопадов на растительность было описано (Быкасов, 1981; Сидельников, Шафрановский, 1981; Гришин, 1985; и др.).

Климат этой части Камчатки умеренно континентальный. Лесная растительность представлена в горах чередующимися лесами из *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Larix kamtschatica* (Rupr.) Carr. и *Betula ermanii* Cham. Подгольцовая полоса представляет собой переход от относительно сомкнутого

¹ Тefра — совокупность рыхлых вулканических продуктов (пепел, песок, шлак, лапилли, бомбы), выбрасываемых при извержениях (Влодавец, 1984).

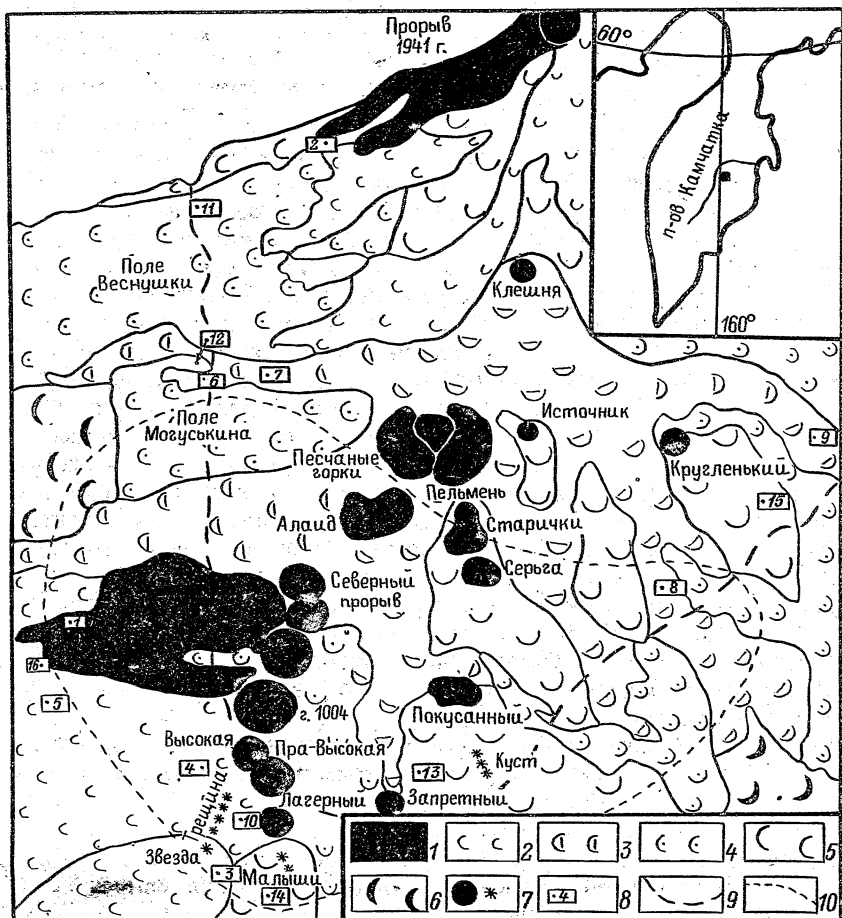


Рис. 1. Схема Толбачинского дола.

1—6 — лавовые потоки, их возраст (по: Брайцева и др., 1981; упрощено): 1 — современные, 2 — до 1000 лет, 3 — 1000—1500, 4 — 1500—2000, 5 — 2000—7500, 6 — 7500—10 000; 7 — конусы вулканических прорывов; 8 — точки описаний, упомянутые в тексте; 9 — условная нижняя граница подгольцовой полосы (изогипса 800 м); 10 — граница растительности, полностью уничтоженной пеплопадом 1975 г.

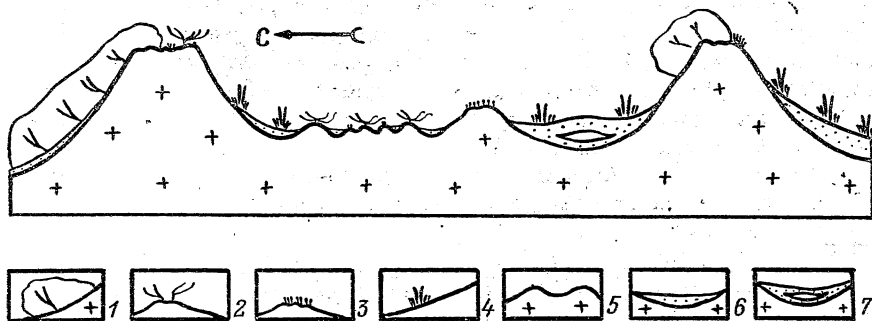


Рис. 2. Распределение растительности по профилю лавового потока Клешня.

1 — заросли ольховника; 2 — кусты кедрового стланика; 3 — петрофильные группировки на обнаженных выходах лавы (*Diapensia obovata*, *Saxifraga cherlerioides*, *S. funstonii*, *Dryopteris fragrans* и др.); 4 — несмыкнутые куртинки злаков (*Leymus interior*, *Bromopsis pumPELLIANA*); 5 — поперечный профиль лавового потока; 6 — отложения тefры 1975 г.; 7 — захороненные снежки.

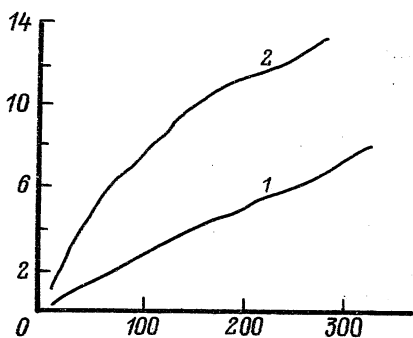


Рис. 3. Радиальный прирост типичных экземпляров лиственницы камчатской на лавовых потоках разного возраста: 500 (1) и 1500 лет (2).

По оси абсцисс — возраст деревьев, лет; по оси ординат — прирост, см.

леса к горнотундровой растительности и расположена в интервале 800—1100 м над ур. м. В самой полосе преобладают лиственничные редколесья, островки березового леса и заросли ольхового (*Duschekia kamtschatica* (Regel) Pouzar)² и кедрового (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) стлаников, рассеяемые горнолуговыми сообществами. Растительность дола была обследована автором в 1984—1986 гг. в процессе изучения верхней границы леса в Ключевской группе вулканов, частью которой является вулкан Толбачик (Гришин, 1988; и др.). При проведении полевых работ и дешифрировании аэрофотоснимков приходилось фактически реконструировать облик растительного покрова, так как он был в значительной мере уничтожен и частично погребен под слоем тефры, мощность которой в центральной части дола превышала 2 м. На лавовых потоках различного возраста производились геоботанические описания и закладывались пробные площади размером 0,25 га, на которых измерялись параметры растительных сообществ, а также мощность выпавшей тефры и почвенного горизонта (в последнем оказала содействие Г. А. Селиванова). Предварительные результаты были опубликованы в кратком (Гришин, 1985), а затем в более развернутом виде — в книге Ю. И. Манько и А. Н. Сидельникова (1989).

Датированные вулканологами лавы можно разделить на 6 возрастных групп. Особенности растительности на них рассмотрим по мере увеличения возраста потоков.

Группа. Современные образования представлены потоками Северного прорыва 1975 г. и извержения 1941 г. Для лавы 1975 г. через 10 лет после извержения были характерны незавершившиеся поствулканические явления (повышенная температура, выделение газов, неустойчивость поверхности). Поиски поселившихся растений дали только одну находку на северном склоне борта главного потока, ближе к концу языка (точка 1 на рис. 1). На осыпи из продуктов выветривания лавы *aa*, крайне хрупкой и рассыпающейся, были собраны единичные растения: *Populus suaveolens* Fisch. (возраст 4 года), *Salix parallelinervis* Flod., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Papaver microcarpum* DC., *Poa* sp., *Polytrichum* sp.

На мелкоглыбистой лаве потоков 1941 г., которые несколькими языками достигают подгольцовой полосы (точка 2), сосудистые растения поселились на надувах пепла извержения 1975 г. и другого рыхлого материала; наиболее часто отмечался *Poa malacantha* Kom. Сами небольшие глыбы были почти на 100% покрыты лишайниками, среди которых преобладал *Stereocaulon vesuvianum* Pers. (определение А. Г. Микулина).

Таким образом, для лавы *aa* процесс первичного заселения растениями при условии отложения на ней рыхлой пирокластики идет достаточно быстро.³

² Названия растений приводятся по «Определителю...» (1981) с учетом сводки С. К. Черепанова (1981) и сводки «Сосудистые растения...» (1985—1989). Помощь в определении ряда видов оказал В. Я. Якубов.

³ Аналогичная картина наблюдалась на лавовых потоках Ключевской сопки. Поверхность лавы *aa* быстро перекрывалась тефрой и другими вулканическими отложениями. Ключевской сопки, вулкана Безымянного и быстро заселялась растениями. Так, на потоке 1946 г. нами было собрано более 30 видов сосудистых растений, в том числе 5 видов кустарниковых ив, а также подрост *Betula ermanii*, *Populus suaveolens*, *Sorbus kamtschaticensis* Kom.

Некоторые характеристики древесной и кустарниковой растительности на лавовых потоках вулкана Толбачик

Лавовый поток (лавовое поле) ко- нуса	Возраст потока, лет	Высота, м над ур. м.; экс- позиция, крутизна склона	Характеристика деревьев					Характеристика кустарников				Мощность почвы, см
			состав пород	коли- чество, шт/га	высота сред- няя (макси- мальная), м	диаметр (на высоте груди) средний (максималь- ный), см	сумма пло- щадей сре- зания, м ² /га	состав	покрытые площади, %	высота, м		
Звезда (точка 3)	250 (500) Более 1000	600, равнина	Лк+Гд	8	2(4.5)	10(20)	—	Кс	30	0.3—0.5	1—3(4)	
Клешня (точка 6)	Более 1000	750, запад- ный склон, 5°	Лк	20	3.5(7.5)	8(16)	—	Кс	80	0.5—1.0	8—13(15)	
Поле Веснуш- ки (точка 12)	Более 1500	720, равнина	10Бк+Лк+ +Рк	396	9.0	25.5	20.6	Ос, Рб	70	1.5—3.0	12—20	
Лагерный (точ- ка 10)	То же	800, лого-за- падный склон, 5—10°	9Бк1Лк+ +Еа	Нет данных	10(15)	20(30)	17.0 (15—Бк, 2—Лк)	Ос, Кс	80—90	4—5 1.5—2.5	37—40	
Поле Веснуш- ки (точка 11)	»	820, запад- ный склон, 10°	10Бк+Лк	464	9.8	21.0	16.1	Ос	80—90	3—5	12—18	

Примечание. Основные обозначения: Лк — лиственница камчатская, Бк — береза каменная, Гд — тополь душистый, Рк — рябина камчатская, Еа — ель аянская, Ос — ольховый стланник, Кс — кедровый стланник, Рб — рябина бузинолистная.

Стадия внедрения заканчи- вается заполнением пионера- ми всех возможных место- обитаний с рыхлым субстра- том (микродепрессий, трещин, надувов), поэтому формиро- вание растительного покрова начинается не в виде лито- серии (бактерии—водоросли— лишайники — мхи—сосудистые растения), а в виде псаммсерии (Weaver, Clements, 1938). В таких условиях могут посе- ляться сразу высшие растения, в том числе кустарники и де- ревя.

Г р у п п а. Представлена обширным лавовым покровом прорыва Звезда (точка 3). Воз- раст его вулканологи определя- ют предположительно до 250 лет (связывая с ним лесные пожары на склоне Толбачика в 1740 г., упоминавшиеся пер- воисследователем Камчатки С. Крашенинниковым). На ла- ве, которая имеет черты и *aa*, и *пахоехое*, основу раститель- ного покрова составляют низкие разреженные заросли кедрового стланика с единично рассеян- ными лиственницами (см. таблицу). Возраст отдельных деревьев превышает 400 лет, поэтому возраст потока, веро- ятно, можно удвоить. Деревья небольших размеров, имеют крайне угнетенный вид; прирост их сильно замедлен (рис. 3), что свидетельствует об ис- ключительно неблагоприят- ных условиях. Они либо посте- пенно гибнут в наименее благо- приятных местообитаниях, либо в течение нескольких столетий балансируют на грани жизни. Другой древесный пионер — *Populus suaveolens* — еще быстрее исчерпывает «жизнеспособность» своих место- обитаний и через несколько де- сятилетий после поселения по- гибает от дефицита водного и

минерального питания. Таким образом, в течение первых столетий происходят как поселение, так и отмирание деревьев. В итоге общее их количество невелико.

Кедровый стланик обычно укрепляется и заполняет все возможные местообитания, вытесняя пионерные травянистые растения.

Вся растительность этого потока погибла после пеплопада 1975 г. Под слоем тефры на глыбах и плитах лавы находится фрагментарно выраженная почва мощностью 1—3 см. Спустя 2—3 года после извержения на тефре поселились деревья и кустарники, а также травянистые растения.

III группа (около 1000 лет). Представлена потоками прорывов Высокая и Клешня. Лавы Высокой (судя по немногочисленным выходам из-под тефры на высоте 700—900 м над ур. м.) образовали обширные покровы *пахоехое*, которые обтекали островки более древней лавы с развитой растительностью. Большая часть потока покрыта разреженной стланиковой растительностью с маломощным почвенным горизонтом. Так, в разрезе к западу от конуса Высокой на высоте 800 м (точка 4) отмечен слой почвы мощностью 5 см, перекрытый тефрой мощностью 1.4 м. На высоте 500 м (точка 5) мощность тефры на лаве уменьшается до 10—12 см и лавы освобождена от нее примерно на 50%. Почвенный покров также маломощный. Единичные деревья лиственницы были до 3—5 м выс. и до 10 см в диам. (на высоте груди), прирост крайне замедлен. Здесь же встречаются и деревья тополя почти одинаковых размеров. Живые кустарники создают незначительное покрытие (до 10%), они невысокие (до 0.5—1.5 м), поселились в основном после извержения 1975 г.

На близких по возрасту лавках *аа* прорыва Клешня, которые несколькими рукавами растеклись 1000 лет назад по Толбачинскому долу (точки 6—9), наблюдается более сомкнутая растительность. Характерно появление доминантов новых сообществ; самый основной из них — ольховый стланик. Он поселяется на субстрате, «обработанном» кедровым стлаником. Наиболее благоприятны для ольховника склоны северной экспозиции, на которых (особенно у оснований склонов) накапливается мелкообломочный материал, обогащенный органикой. Разрастаясь, ольховник, вероятно, начинает угнетать светолюбивый кедровый стланик и в конце концов вытесняет его с северных склонов лавовых гряд на плоские пологие днища между грядами, отчасти — на гребни (рис. 2). Вместе с кедровым стлаником в неблагоприятных условиях по-прежнему медленно растет лиственница (в числе нескольких десятков штук на 1 га). Ольховник благодаря массе опада — своего и растущих под его пологом злаков (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. и др.) существенно ускоряет биогеоценотический процесс и подготавливает почву для поселения березы каменной. Мощность почвы на днищах потоков составляла на разных рукавах Клешни 8—13 (точка 6) и 3—15 см (точка 8); после отложения тефры растительность на них почти полностью погибла. На крайнем восточном рукаве (точка 9) выпало лишь 8—10 см тефры, здесь живой кедровый стланик до 0.7—1.5 м выс. покрывает 30—40% площади. Под его пологом встречаются *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *Empetrum sibiricum* V. Vassil., *Salix tschuktschorum* A. Skvorts., *Campanula lasiocarpa* Cham., злаки (*Festuca altaica* Trin., *F. kamtschatica* (St.-Yves) Tzvel., *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., *Poa malacantha*, *Trisetum molle* Kunth, *T. alaskanum* Nash, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.); латки мхов покрывают до 10% поверхности лавы.

IV группа. Потоки этой возрастной группы (1500 лет) описаны в районах конуса Лагерного (точка 10) и поля Веснушки (точки 11, 12). Рассмотрим особенности растительности на примере сохранившегося после пеплопада островка каменноберезового леса среди зарослей стланика близ ручья Водопадного (точка 11). Под пологом каменноберезняка (сомкнутость крон 0.6) растет почти сплошной ольховник. Благодаря удаленности от Северного прорыва (около 10 км) мощность выпавшей тефры здесь относительно невелика (12 см), поэтому растительность пострадала не сильно. Усохло 20% берез, почти целиком погиб единично встречающийся кедровый стланик. Общее покрытие живых кустарников составило 20, а травяного яруса — в среднем 80%. В их числе *Ribes triste* Pall.

(cop₁₋₂, 0.5),⁴ *Spiraea beauverdiana* Schneid. (cop₁, 0.5), *Pinus pumila* (sp, 0.5—1), *Lonicera caerulea* L. (sp, 0.8), *Atragene ochotensis* Pall. (cop₂, 0.2—0.5), *Salix* sp. (sol, 0.2), *Rhododendron aureum* Georgi (sp, 0.3), *Calamagrostis langsdorffii* (cop₃, 1—1.5), *Solidago spiraeifolia* Fisch. ex Herd. (cop₁, 0.5), *Chamerion angustifolium* (cop₁, 1.2), *Aruncus kamtschaticus* (Maxim.) Rydb. (cop₁, 1.0), *Veratrum oxyspalum* Turcz. (sp-cop₁, 1.0), *Saussurea pseudo-tilesii* Lipsch. (cop₁, 0.3), *Linnaea borealis* L. (cop₁, 0.01), *Trientalis europaea* L., (sp, 0.1), *Rubus arcticus* L. (sp, 0.1), *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl (cop₁, 0.1), *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. (sp, 0.2), *Carex* sp. (sp, 0.8), *Vaccinium vitis-idaea* (sol, 0.05), *Artemisia* sp. (sp, 0.3), *Mertensia kamczatica* (Turcz.) DC. (sp, 0.3), *Pyrola minor* L. (sol, 0.1). Моховой ярус не выражен, покрытие мхами менее 1%. Местами на поверхности видны выходы лавы высотой до 0.5—1 м. По большинству характеристик сообщество вполне сравнимо с островковыми каменноберезняками соседних районов, существующими последние тысячелетия без резких вмешательств вулканической деятельности и сформированными на моренных отложениях.

Если сравнить растительность на лавах 1000- и 1500-летнего возраста, то можно отметить резкое увеличение скорости сукцессии в диапазоне 1000—1500 лет (по сравнению с первым тысячелетием), которое приводит к усложнению структуры растительного покрова. Так, на 1000-летних лавах растительность находится в стадии кедрового стланика и почти не дифференцирована по высотному профилю, а на 1500-летних она отчетливо разделяется на сообщества, которые закономерно меняются на разных высотных уровнях. Помимо ранее существовавших сообществ (кедрового стланика, отчасти ольховника) формируются новые (каменноберезняки, лиственничные редколесья, горнолуговые и горнотундровые сообщества), а некоторые постепенно исчезают (например, петрофильные группировки). Нарастает мощность почвенного профиля, происходит выравнивание вулканогенного микрорельефа. Таким образом, ценопитическая и высотно-поясная дифференциация растительности относится к возрастному интервалу 1000—1500 лет.

Необходимо отметить, что сукцессия осуществляется на фоне постоянных вулканогенных воздействий. Так, перед прорывом Высокая (примерно 1000 лет назад) произошла серия мощных извержений в интервале 100—200 лет — Песчаных гор, Алаида и Клешни. При этом было суммарно выброшено тефры в 2.8 раза больше, чем при извержении Северного прорыва (Брайцева и др., 1981). В результате образовались мощные пеплово-шлаковые поля (поле Магуськина, отчасти поле Веснушки и другие участки на более древних потоках), растительность на которых, несомненно, погибла. Этим участкам было в то время около 500 лет, т. е. растительность на них находилась в стадии кедрового стланика, затем после ее гибели за 1000 лет она восстановилась до нынешнего состояния. Таким образом, 1500-летний отрезок течения сукцессии следует отсчитывать с учетом этого и других, менее мощных извержений. С другой стороны, ускорению темпов сукцессии способствовало в значительной степени перекрытие лавовых потоков тефрой.

В группе п. а. Подгольцовая растительность этой группы (более 2000 лет) на потоках возрастом 2000 и 2500 лет полностью погибла. По ее остаткам можно судить о том, что растительный покров приближался к климаксовой стадии, имел выработанные сообщества с хорошо развитыми деревьями и кустарниками, размеры которых соответствовали их высотному положению. Так, на потоке прорыва Куст на высоте 850 м (точка 13) лиственница была 13 м выс. и до 40 см в диам. (на высоте груди). На потоке прорыва Малыши на высоте 700 м (точка 14) рос развитый березово-лиственничный лес с примесью ели. Береза достигала 25—40 см в диам., 10 м выс. и более, а лиственница — 30—40 см в

⁴ В скобках — обилие по Друде и средняя высота, м.

диам., 20 м выс. и более. Ольховник под пологом леса был 2.5—3, а кедровый стланик — 1.5—2 м выс.

На потоке прорыва Кругленький (возраст приблизительно 4000 лет) преобладает сохранившаяся растительность. Здесь хорошо выражен лиственнично-ольхово-стланиковый экотон. В нижней его части на высоте 890 м (точка 15) размещается слабо сомкнутый лес, состоящий из лиственницы [(до 10—15 м выс. и до 30—50 см в диам. (на высоте груди)] с примесью березы каменной (до 8 м выс. и 25 см в диам.), наполовину погибшей после пеплопада. Лесная растительность покрывает примерно 50% площади, а остальную территорию занимают заросли стлаников (преимущественно ольховника) и куртины кустарниковой ивы *Salix parallelinervis*, чередующиеся с луговинами, значительно пострадавшими при пеплопадах 1975 г. Вулканогенный микрорельеф не выражен, а относительно мощный почвенно-пирокластический чехол эродирован временными водотоками.

VI группа. К ней относится поток, возраст которого более 7500 лет (точка 16). Он представлен фрагментом около языка потока 1975 г. На абсолютной высоте 450 м на нем растет зрелый лиственничный лес из крупных деревьев до 20 м выс. и более, от 25—40 см до 60 см в диам., они стройные, прямые, на стволах есть следы недавнего пожара. В подлеске растут рябины, березы; подрост лиственницы образует ярус (до 6—10 м выс. и в среднем до 8 см в диам.). Ольховник (4—5 м выс.) господствует среди кустарников, покрывающих 80% площади. В их составе *Ribes triste*, *Lonicera caerulea*, *Spiraea beauverdiana*, *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem., *Rosa acicularis* Lindl. Мощность выпавшей тefры составила здесь 10—11 см, что привело к частичной гибели кустарникового яруса и значительному повреждению травяного яруса, который разрежен и покрывает 60% площади (*Solidago spiraeifolia*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex* sp., *Equisetum sylvaticum* L., *Rubus arcticus*).

Приведенные материалы позволяют предположить, что в данных условиях начиная с этапа 1500-летнего развития растительность по многим показателям приближается к климатическому климаксу (если за эталон его принять растительность смежных районов), но из-за постоянных вулканических воздействий достичь его не может; такое состояние по Климентсу называется субклимаксом. Детальный анализ субклимаксовой и климаксовой стадий, вероятно, возможен по флористическим и структурным критериям, но для этого необходимо изучать неповрежденную растительность.

Особенности сукцессии определяются в значительной мере характером лавового покрова и накопления на нем рыхлого субстрата. На лавах *пахоехе* заселение гладких монолитных поверхностей идет сверхзамедленно, и даже за 1000 лет литосерия часто не продвигается дальше стадии накипных лишайников. Высшие растения заселяют рыхлый субстрат в микродепрессиях и трещинах на лаве, т. е. фактически начинается псаммосерия. Даже закрепившись, они не в состоянии вовлечь всю поверхность лавового покрова в биогеоценологический процесс, и дальнейший ход сукцессии зависит от пространственного соотношения литосерии и псаммосерии. На лаве *aa* это соотношение быстрее изменяется в сторону псаммосерии, что ведет к более ускоренному ходу сукцессии. Это справедливо для всех вулканических районов, и W. A. Egger (1971) даже определил, что сукцессия на лаве *aa*, состоящей из «мелких и средних кусочков», идет в 16 раз успешнее, чем на «плотной, невыветрелой, тягучей» лаве *пахоехе* (сравнивался уровень накопления биомассы на лавах вулкана Килауэа на Гавайских о-вах). Финальные стадии сукцессии на разных типах лавы, вероятно, характеризуются схожестью, поскольку постепенно образуется мощный почвенно-пирокластический чехол, сглаживающий особенности подстилающей породы.

Другой важный фактор скорости сукцессии — климатические условия. В исследованном районе растениям для достижения субклимакса требуется в 2—3 раза больше времени, чем в приокеанических субтропиках Японии, где, по данным

Н. Tagawa (1964), на лавах вулкана Сакурадзима сукцессия длится лишь 500—700 лет.

На протяжении тысячелетий, требующихся для становления климаксовой растительности, действуют и другие факторы, препятствующие или способствующие сукцессии. Главнейшие из них: пожары, климатогенные смены растительности, а главное — пеплопады, повреждающие или уничтожающие растительность. За последние 2000 лет на Толбачинском долу произошло до 10 извержений; крупнейшие из них сравнимы с извержением 1975 г. (Брайцева и др., 1981). В этот же период здесь отлагалась тефра извержений вулканов Шивелуча, Ключевской сопки, Безымянного. Насколько разрушительны крупные пеплопады, показали события 1975 г. Так, подгольцовые каменноберезняки погибли при отложениях тefры более 20 см, а лиственничники — при отложениях тefры более 30—40 см. Меньшие «дозы» приводили к гибели заросли подгольцовых кустарников, горные луга и тундры. После выпадения тefры возможен вариант вторичной сукцессии, которая будет зависеть от степени поражения растительности. Последующие умеренные пеплопады стимулируют ускорение первых этапов сукцессии, превращая ее в псаммосерию.

В заключение следует отметить наиболее существенные черты сукцессии на лавах *aa* в условиях Толбачинского дола. Основываясь на имеющейся периодизации, можно условно выделить 5 стадий сукцессии.

1. Инициальная стадия. Состав и количество внедрившихся видов-пионеров, соотношение жизненных форм, а также объем пространства (поверхности), захваченного ими, зависят от особенностей лавы, наличия рыхлого субстрата на ней, близости источников обсеменения и других причин. В благоприятных условиях в первые же годы поселяются десятки видов высших растений. Продолжительность стадии — до нескольких десятков лет.

2. Стадия становления первичного растительного покрова. В течение этой стадии большую часть доступной поверхности осваивает кедровый стланик, присутствуют также единичные, крайне угнетенные, мало-рослые лиственницы. На этой стадии появляется фрагментарно выраженная примитивная почва. Продолжительность стадии — сотни лет (условно — до 500 лет).

3. Стадия начальной дифференциации растительного покрова. На этой стадии появляются ольховник и береза, но господствует по-прежнему кедровый стланик. В течение стадии происходит развитие мало-мощного, но относительно сомкнутого почвенного покрова. Продолжительность стадии — до 1000 лет.

4. Стадия глубокой (ценотической и высотно-поясной) дифференциации растительного покрова. На этой стадии осуществляется развитие климатогенной структуры растительности подгольцовой полосы, сочетающей в себе лесные, редколесные, стланиковые, кустарниковые, горнолуговые и горнотундровые сообщества. Одновременно происходит увеличение мощности почвенного горизонта, нивелировка вулканогенного микрорельефа. Продолжительность стадии — до 1500 лет.

5. Стадия субклимакса. На этой стадии растительные сообщества подгольцовой полосы по флористическим и структурным критериям приближаются к растительности климатического климакса. Происходит уменьшение числа серийных сообществ, нарастание мощности почвенно-пирокластического чехла и частичная нивелировка вулканогенного мезорельефа. Продолжительность стадии — неопределенно длительная, до 2000 лет и более.

Ход сукцессии можно изобразить в виде гипотетического хроноклина (рис. 4), который отражает наиболее вероятный из многочисленных вариантов смен, происходящих при комбинировании многообразных условий, начиная с момента образования ювенильного субстрата. Несмотря на то что исследуемый район неповторим по своим условиям (единственное место новейших лавовых излияний

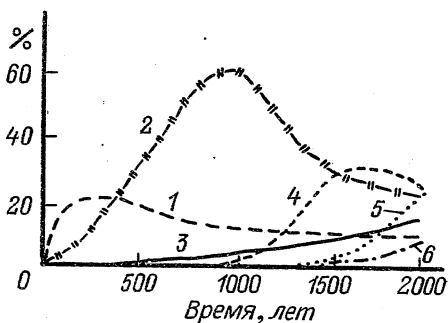


Рис. 4. Обобщенный хроноклин изменения участка растительных сообществ в составе растительного покрова подгольцовой полосы, %, в процессе сукцессии, лет (реконструкция).

1 — травяно-кустарничковые группировки; 2—6 — сообщества: 2 — *Pinus pumila*, 3 — *Larix kamtschatica*, 4 — *Duschekia kamtschatica*, 5 — *Betula ermanii*, 6 — лугов субальпийского типа.

в лесном поясе «хвойного острова» Камчатки), подтверждение верности изложенной схемы хода сукцессии было найдено; на примере ближайших лавовых потоков удалось решить обратную задачу — по

растительности достаточно точно оценить возраст ряда потоков лавы Ключевской сопки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большое трещинное Толбачинское извержение (1975—1976 гг., Камчатка). М.: Наука, 1984. 638 с. — Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Пономарева В. В. и др. Тейхронологические 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. — Влодавец В. И. Справочник по вулканологии. М.: Наука, 1984. 340 с. — Гришин С. Ю. О динамике верхней границы леса в районе вулкана Толбачик // Вулканизм и связанные с ним процессы. Тез. докл. VI Всес. вулканол. совещ. Петропавловск-Камчатский, 1985. Вып. 3. С. 218—220. — Гришин С. Ю. Верхняя граница леса в Ключевской группе вулканов (Камчатка) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. С. 193—201. — Гущенко И. И. Извержения вулканов мира (каталог). М.: Наука, 1979. 476 с. — Манько Ю. И., Сидельников А. Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. 184 с. — Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981. 412 с. — 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. — Сосудистые растения советского Дальнего Востока // Отв. ред. С. С. Харкевич. Л.: Наука, 1985—1989. Т. I—IV. — Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — Atkinson I. A. E. Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes, Hawaii // Pacif. Sci. 1970. Vol. 24. N 3. P. 387—400. — Egger W. A. Quantitative studies of vegetation on sixteen young lava flows on the island of Hawaii // Trop. ecol. 1971. N 12(1). P. 66—100. — Poli E. Vegetationsgrenzen in vulkangebieten // Archivio Botanico e Biogeographico Italiano. 1970. Vol. 46. Ser. 4. N 15. Fasc. I—II. P. 1—24. — Tagawa H. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, South-West Japan. I. Dynamics of vegetation // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E(Bot.). 1964. Vol. 3. N 3-4. P. 165—228. — Weaver J. E., Clements F. E. Plant ecology. 2 ed. N. Y.; London: McGraw-Hill Book Co., 1938. 601 p.