

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт морской геологии и геофизики
Дальневосточного отделения Российской Академии наук

На правах рукописи



Романюк Федор Александрович

**«ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ
НА СТРУКТУРУ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
ОТЛОЖЕНИЙ ЛАХАРОВ И СОЛЬФАТАРНЫХ ПОЛЕЙ
НА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ»**

1.5.15 – Экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Христофорова Надежда Константиновна

Южно-Сахалинск – 2023

Содержание

Введение.....	4
1 Растительный покров в условиях современного вулканизма.....	13
(обзор научной литературы)	13
1.1 Современный вулканизм.....	13
1.1.1 Распространение вулканизма на Земле	13
1.1.2 Вулканическая активность	17
1.1.3 Поствулканическая активность.....	19
1.1.4 Вулканизм Курильских островов.....	23
1.2 Динамика растительного покрова. Сукцессии	25
1.3 Растительный покров в условиях вулканической	31
и поствулканической деятельности	31
1.3.1 Растительный покров в условиях вулканической активности.....	33
1.3.2 Влияние поствулканической активности на растительный покров	44
2 Природные условия.....	53
2.1 Остров Матуа	54
2.1.1 Рельеф и геология.....	54
2.1.2 Климат.....	55
2.1.3 Ландшафтная структура.....	56
2.1.4 Флора и растительность.....	58
2.2 Остров Итуруп.....	64
2.2.1 Рельеф и геология.....	64
2.2.2 Климат.....	66
2.2.3 Ландшафтная структура.....	67
2.2.4 Флора и растительность.....	68
3 Объекты и методы исследований	72
4. Результаты исследований.....	77
4.1 Растительный покров юго-восточного склона вулкана Пик Сарычева	77
4.1.1 Растительный покров склона вулкана	77

4.1.2 Растительный покров долины лахара 2009 года	85
4.1.3 Особенности восстановления растительного покрова	93
долины лахара	93
4.1.4 Влияние антропогенной нагрузки на восстановление.....	113
растительного покрова нижней части долины лахара	113
4.2 Растительный покров Старозаводского сольфатарного поля	118
4.2.1 Структура растительного покрова	118
4.2.2 Кластерный анализ результатов описаний растительного покрова...	133
4.2.3 Ординация растительности.....	138
4.2.4 Распределение растительного покрова поля	141
в зависимости от температуры почвы	141
4.2.5 Распределение растительного покрова поля	146
в условиях антропогенной нагрузки	146
4.2.6 Комплексное участие эндогенных и антропогенных факторов	152
в формировании растительного облика сольфатарного поля	152
4.3 Общие закономерности и отличительные особенности формирования..	158
растительного покрова термальных зон	158
и склонов вулканических построек	158
4.4 Значение антропогенного фактора.....	162
в формировании экосистем вулканов.....	162
Выводы	166
Список литературы	168

Введение

Одна из главных комплексных задач наук на стыке геологии, ландшафтоведения и геоботаники – изучение трансформации ландшафтов и слагающих их компонентов под воздействием сил как природного, так и антропогенного характера. Выполнение этой задачи не сводится к определенному в объемах работ и времени комплексу мероприятий, а представляет собой продолжительное систематическое накопление данных, их интерпретацию и сравнительный анализ. Обусловлено это многообразием средообразующих факторов, их неперIODичностью, совершенствованием методов проведения исследований на разных этапах выполнения работ, которые позволяют более полно раскрыть механизмы эволюции ландшафтов. В рамках этой задачи изучаются более конкретные проблемы и вопросы, одна из которых – изучение растительных сукцессий. Решение этой проблемы актуально при ведении сельскохозяйственных и лесных работ, при планировании и проектировке инфраструктуры, организации рекреационных мероприятий и в ряде других отраслей науки и экономики [Ecology and Man, 2003]. Безусловно, все эти мероприятия основываются на научно обоснованных заключениях и выводах, полученных посредством описания растительных сообществ, сравнения их параметров, выявления особенностей их состава, структуры и процессов динамики в формируемых ими экосистемах. Поэтому исследования, направленные на выявление этих механизмов, важны своей теоретической составляющей для геоботаники, главной задачей которой является объяснение механизмов формирования растительного покрова в разных пространственных и временных масштабах.

Вулканизм – одна из ведущих средообразующих сил эндогенного характера. Вынос ювенильного материала из недр Земли сопровождается формированием новых участков суши, тотальным уничтожением и (или) трансформацией прежних ландшафтов, угнетением их почвенно-растительных компонентов. Курильские острова – архипелаг, в пределах которого

наблюдаются современные эруптивные и протекают поствулканические процессы. Изучение растительных сукцессий на территориях, подверженных влиянию современной вулканической активности, сопровождающейся воздействием продуктов газогидротерм, пеплопадов, а также угнетением либо уничтожением компонентов ландшафта в пределах островной суши, является очень важной задачей. Обусловлено это тем, что, ввиду ограниченности островной суши, экосистемы под воздействием эруптивных продуктов зачастую полностью меняют свой облик. В обоих случаях происходят изменения, зачастую необратимые, в ландшафтной структуре [Побережная, 2010], в том числе в структуре растительного покрова. Избежать или предотвратить эти изменения невозможно, однако понимание характера и темпов сукцессионных процессов, регулирующих их механизмов позволяет смоделировать результат и оценить его значение и роль в строении ценозов.

Вопросам влияния вулканизма на растительный покров посвящено большое количество работ отечественных и зарубежных авторов [Griggs, 1918; Tatewaki, 1957; Tagawa, 1964; Atkinson, 1970; Smathers, Mueller-Dombois, 1974; Yoshioka, 1974, 1975; Given, 1980; Манько, 1980, 1989; Frenzen, Franklin, 1985; del Moral, Wood, 1988; Wood, del Moral, 1988; Clarkson, 1990; Velazquez, 1994; Burns, Leathwick, 1995; Burns, 1997; del Moral, Grishin, 1999; Poli Marchese, 2000; Stout, Al-Niemi, 2002; Titus, Tsuyuzaki, 2003; del Moral, Rozzell, 2005; del Moral et al., 2005; Ecological Responses..., 2005, 2018; Gomez-Romero, 2006; del Moral, 2007; Cutler et al., 2008; Vegetation..., 2008; Гришин, 2008, 2009а, 2009б, 2012; Teramoto, Shimokawa, 2010; Мощное извержение..., 2010; Побережная, 2011; Bartoli et al., 2013; Динамика растительного..., 2013; Stress-induced changes..., 2015; Influence..., 2017; и др.]. Растительность, формирующаяся под влиянием вулканизма, хорошо изучена на примере Японии [Numata, 1972; Yoshioka, 1974, 1975], Гавайских [Atkinson, 1970; Smathers, 1974] и Малых Антильских островов [Howard, 1962], Северной Америки [Wood, 1988; Ecological Responses to, 2005; Ecological Responses at, 2018], а также ряда других районов. Необходимость проведения работ по изучению формирования растительности под влиянием

эруптивной деятельности и поствулканической активности продиктована важностью понимания темпов и механизмов формирования фитоценозов вулканогенных территорий, позволяющих реконструировать эволюцию вулканогенных ландшафтов, а также расширить знания о динамике растительного покрова под влиянием экстремальных эндогенных сил. Ввиду разной периодичности и степени воздействия эруптивных и поствулканических продуктов на пространственно-видовую структуру формируемых сообществ исследования растительности каждой территории имеют свою специфику, что обуславливает необходимость регулярного проведения работ на разных этапах сукцессионных процессов. Однако исследований, посвященных оценке и анализу количественных показателей сообществ на разных этапах сукцессионных смен в условиях активного вулканизма, значительно меньше. Интерпретация таких показателей с учетом комплекса параметров среды позволяет наиболее полно и четко отразить картину восстановления растительного покрова после эруптивных событий и специфику его организации в импактных зонах. Одной из показательных работ по применению современных геоботанических приемов при изучении пространственной структуры растительного покрова районов вулканической активности является статья, посвященная многофакторному анализу растительности вулканов Тлалок и Пеладо в Мексике [Velazquez, 1994]. Для территории Сахалинской области и Камчатки данному вопросу посвящены недавние исследования первичных вулканогенных сукцессий растительного покрова Толбачинского дола [Кораблев, 2016], показателей эпифитного лишайникового покрова юга Сахалинской области в условиях современного вулканизма [Ежкин, 2015; Кордюков, 2015], влиянию грязевого вулканизма на компоненты экосистем [Корзников, 2014; 2015] и некоторые другие. Подобных работ по количественной оценке показателей сообществ и их соотношению на разных стадиях сукцессионных процессов, выполненных в районах активного вулканизма на Курильских островах, не опубликовано.

Наличие такого мощного средообразующего фактора, как антропогенный, вносит дополнительно свои коррективы в ход восстановления растительного покрова, в определенной степени искажая общий вектор протекания сукцессионных процессов. Продолжительное по времени действие антропогенного фактора в конечном итоге может привести к формированию на отдельных участках иных, отличных от характерных, почвенно-растительных компонентов ландшафта. Из-за отграниченности островной суши, наличия путей распространения заносных и сорных видов, агрессивной стратегии освоения незанятых территорий некоторыми видами, эрозии совокупное действие эндогенных и антропогенных факторов делает возможным формирование нового комплекса структурных единиц ландшафта, меняющих как ландшафтный облик острова, так и существующие в его пределах экологические связи между компонентами островной экосистемы. Такие процессы наблюдаются на многих объектах Курильских островов – одними из показательных являются Старозаводское сольфатарное поле (влк. Баранского, о. Итуруп) и долина лахара 2009 года на о. Матуа. Учитывая роль антропогенного фактора в трансформации нативных экосистем, необходимо изучить степень его влияния на уязвимые уникальные природные комплексы, а также на характер и темпы сукцессионных процессов в районах современной эруптивной деятельности.

Цель работы: изучить специфику организации и общие закономерности пространственной структуры растительного покрова в условиях влияния природных и антропогенных факторов на примере отложений лахара на вулкане Пик Сарычева (о. Матуа, Средние Курилы) и Старозаводского сольфатарного поля (о. Итуруп, Южные Курилы).

Для достижения цели предстояло решить следующие задачи:

1) описать и сравнить растительность высотного профиля юго-восточного склона и примыкающей долины лахара на вулкане пик Сарычева, характеризовать сообщества отложений лахара в серии сукцессионных смен;

2) изучить пространственную структуру растительного покрова Старозаводского сольфатарного поля на юго-западном склоне влк. Баранского и

проанализировать связи между его основными фитоценоотическими характеристиками;

3) выявить общие черты и специфические особенности пространственно-видовой структуры растительного покрова импактных зон и высотных профилей, подвергшихся воздействию вулканизма;

4) оценить влияние антропогенной нагрузки на восстановление и формирование пространственно-видовой структуры растительного покрова исследуемых территорий.

Научная новизна. В работе впервые представлен наиболее полный список видов флоры Старозаводского сольфатарного поля и перечень сообществ, слагающих его фаций. С использованием ГИС-технологий и методов статистической обработки данных объяснены пространственная структура и мозаичность растительного покрова территории. Показана роль эндогенного и антропогенного факторов в формировании покрова поля. С использованием методов ординации и факторного анализа для описания сообществ долины лахара на вулкане Пик Сарычева объяснены наблюдающиеся тенденции в восстановлении растительного покрова долины. Оценена роль антропогенного фактора в восстановлении растительного покрова в ходе постэруптивных сукцессионных процессов, а также в сложении видов и увеличении биоразнообразия термальных зон. Выявлено сходство роли главенствующих факторов (таких как высота над ур. м. и температура почвогрунтов) в формировании пространственной структуры растительного покрова высотных профилей и импактных зон. Обосновано отнесение растительных сообществ термальных зон к динамически равновесным.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные о закономерностях формирования пространственной структуры и динамики растительного покрова в зависимости от комплекса природных и антропогенных факторов расширяют представления о принципах формирования растительных сообществ. Накопленные материалы, заложенные постоянные площади могут использоваться для мониторинга динамики растительного покрова и пополнения

знаний о видовой и пространственной организации растительных сообществ в условиях эруптивной деятельности и антропогенной нагрузки. Результаты работы могут быть применены при организации исследований, направленных на изучение динамики растительного покрова на территориях современного активного вулканизма, в том числе при организации учебно-полевых практик студентов биологического и географического профилей при изучении сукцессионных процессов. Картирование и описание компонентов ландшафта уникальных природно-антропогенных и природных объектов, таких как Старозаводское сольфатарное поле, с выявлением их уязвимых и ценных в экологическом аспекте участков позволяет сформулировать научно обоснованные рекомендации по урегулированию рекреационной деятельности на территории поля с целью сохранения их целостности.

Положения, выносимые на защиту.

1. Растительные сообщества стабильно функционирующих гидротермальных систем, подобно сформированным сообществам вертикальной поясности, являются динамически равновесными. В то же время, специфика пространственно-видовой структуры растительного покрова гидротермальных зон обусловлена схожестью ее организации с сообществами, формирующимися в первые годы на рыхлых отложениях лахаров, характеризующимися в ряду сукцессионных смен как сложные группировки.

2. Влияние антропогенного фактора на пространственно-видовую структуру растительного покрова неоднозначно: постоянное сильное воздействие приводит к угнетению и деградации почвенно-растительных компонентов ландшафта, в то время как небольшое локализованное влияние вызывает рост биоразнообразия и формирование нового уникального природно-антропогенного комплекса.

Методы исследования. Полевые работы выполнены на основе классических геоботанических методик. Камеральные работы выполнены как по канонам, принятым в геоботанике, так и по модифицированным современным

подходам с применением методов моделирования и визуализации пространственных данных.

Достоверность результатов. Достоверность подтверждается использованием комплекса классических полевых и камеральных методов обработки – в том числе широко применимых в естественных науках методов статистического анализа, соответствием полученных результатов и сформулированных выводов известным в науке сведениям. Обоснованность научных положений диссертационной работы подтверждается привлечением массива научных публикаций по теме исследования, в том числе с большой долей работ зарубежных авторов.

Апробация работы. Результаты исследований и основные положения диссертационной работы были представлены и опубликованы в материалах российских и международных конференций: Всероссийская конференция с международным участием «Геодинамические процессы и природные катастрофы. Опыт Нефтегорска», 26–30 мая, 2015, г. Южно-Сахалинск; Всероссийская научная конференция с международным участием «Прибрежно-морская зона Дальнего Востока России: от освоения к устойчивому развитию», 8–10 ноября, 2018, г. Владивосток; III Всероссийская научная конференция с международным участием «Геодинамические процессы и природные катастрофы» 27–31 мая, 2019, г. Южно-Сахалинск. По теме диссертации имеется 8 публикаций, из которых 4 – статьи в журналах, входящих в перечень ВАК (1 также входит в базы Scopus и WOS), 4 – тезисы и материалы конференций (1 входят в базу Scopus).

Работа выполнена в рамках работ по государственному заданию по темам НИР «Вулканизм Сахалина и Курильских островов: мониторинг, хронология активности, вещественный состав продуктов, гидротермальные системы» (регистр. номер НИОКР ГР 121030100168-3; дата регистрации в ЕГИСУ НИОКТР 24.02.2021; рук. работы А.В. Рыбин) и «Экологическое состояние геосистем Сахалина и Курильских островов в условиях природных и антропогенных стрессовых факторов» (регистр. номер НИОКР ГР

121022500177-6, дата регистрации в ЕГИСУ НИОКТР 24.02.2021; рук. работы А.В. Копанина).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из 4 глав, изложена на 190 страницах, содержит 26 таблиц и 52 рисунка. Список цитируемой литературы содержит 236 источников, в том числе 109 на иностранных языках.

Личный вклад. Диссертант принимал непосредственное участие в полевых работах, сборе материала, камеральной обработке данных, обобщении и анализе результатов исследования, формировании задач и формулировке выводов диссертации, а также в подготовке материалов к публикации.

Благодарности. В первую очередь, автор глубоко признателен научному руководителю, д.б.н., профессору Института Мирового океана ДВФУ Христофоровой Надежде Константиновне, и соавтору выполненных по теме диссертационного исследования работ, к.б.н., ученому секретарю ИМГиГ ДВО РАН, научному сотруднику лаборатории береговых геосистем Кордюкову А.В. За организацию и всестороннюю помощь в проведении экспедиционных работ автор благодарит к.г.-м.н., ведущего научного сотрудника лаборатории вулканологии и вулканопасности ИМГиГ ДВО РАН Рыбина А.В. За ценные советы по камеральной обработке данных автор выражает благодарность к.б.н., ведущему научному сотруднику лаборатории геоботаники Ботанического сада-института ДВО РАН Корзникову К.А. Слова благодарности за помощь в визуализации пространственных данных также адресованы научному сотруднику лаборатории береговых геосистем ИМГиГ ДВО РАН Убе А.В. За критические замечания и корректировку научной составляющей работы, ценные консультации автор благодарит сотрудников лаборатории вулканологии и вулканопасности ИМГиГ ДВО РАН – к.г.-м.н., ведущего научного сотрудника Веселова О.В., к.г.-м.н., старшего научного сотрудника Дегтерева А.В., к.г.н., ведущего научного сотрудника Жаркова Р.В., а также к.б.н., старшего научного сотрудника лаборатории экологии растений и геоэкологии ИМГиГ ДВО РАН Власову И.И., руководителя отдела информационно-аналитического сопровождения научной деятельности ИМГиГ ДВО РАН Кремневу И.П.,

заведующую аспирантурой, к.ф.-м.н., старшего научного сотрудника
лаборатории сейсмологии Андрееву М.Ю.

1 Растительный покров в условиях современного вулканизма (обзор научной литературы)

1.1 Современный вулканизм

Вулканами принято называть сооружения, состоящие из трубообразного или трещинного канала (соединяющего магматический очаг с земной поверхностью), одиночного или с боковыми ответвлениями. Над их выходами периодически накапливаются лава или ее обломки, выносящие из недр и теряющие тепло Земли и принимающие различные морфологические формы, которые зависят в значительной степени от вязкости лавы и типа извержений. Над верхней частью канала (жерлом) находится чашеобразное углубление – кратер [Влодавец, 1984].

Современные вулканы на памяти человечества произвели свыше 2500 извержений. Потухших вулканов, т. е. не обнаруживших в истории человечества своей активности, но сохранивших в какой-то степени свою форму и строение, насчитывается по крайней мере в пять-шесть раз больше, чем действующих. Действующими называют вулканы, извергавшиеся в исторический период времени или в течение голоцена (в последние 10 тысяч лет.). Некоторые активные вулканы могут считаться спящими, но на них ещё возможны извержения [Мархинин, 1985]. Всего на континентах и островах, по данным Влодавца [1973], зафиксировано около тысячи действующих вулканов (рисунок 1.1).

1.1.1 Распространение вулканизма на Земле

Приуроченность многих вулканов к островам, архипелагам и береговым зонам континентов породила в прошлом веке ложную теорию, согласно которой главной причиной вулканической деятельности считался доступ океанической воды к магматическим очагам по глубоким трещинам. В соответствии с данной теорией, вулканические извержения происходили под действием нарастающего давления колоссальных масс пара, который образовывался вследствие

соприкосновения воды с расплавленной магмой. Наличие вулканов на континентах за сотни километров от водных бассейнов, незначительное содержание водяных паров среди газовых выделений некоторых вулканов и множество других фактов впоследствии опровергли эту теорию. В настоящее время общепризнаны зависимость вулканической деятельности от тектонических процессов и обычная приуроченность их к геосинклинальным областям как наиболее подвижным зонам земной коры. В процессе тектонических движений в этих зонах появляются глубокие разломы, обрушения, поднятия и опускания отдельных блоков земной коры, сопровождающиеся складкообразованием, землетрясениями и вулканической деятельностью. Главными областями тектонических движений в наше время являются Тихоокеанская, Средиземноморская, Атлантическая и Индийская зоны. Абсолютное большинство современных вулканов расположено в их пределах [Влодавец, 1973; Мархинин, 1985; Schmincke, 2004].

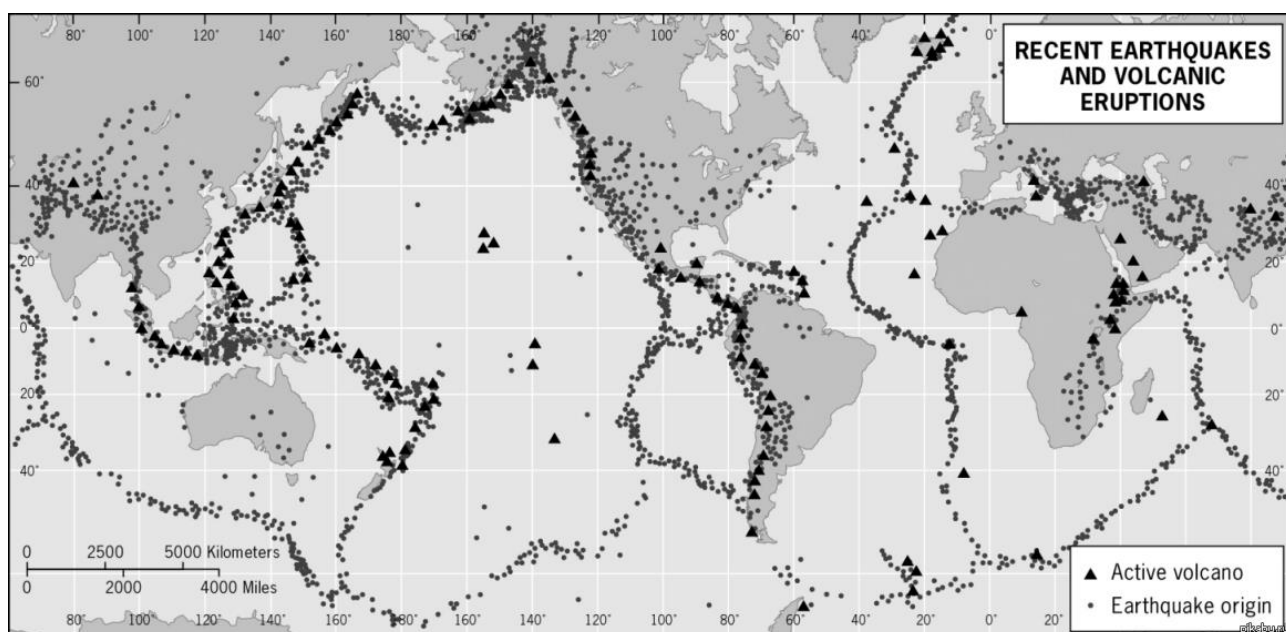


Рисунок 1.1 – Карта зон землетрясений и распространения вулканов.

Вулканы распределяются неравномерно. В северном полушарии размещается значительно больше вулканов, чем в южном, и особенно они распространены в экваториальной зоне. На континентах такие области, как

европейская часть бывшего СССР, Сибирь, Скандинавия, Бразилия, Австралия и другие, почти совершенно лишены вулканов. Другие области — Камчатка, Исландия, острова Средиземного моря, Индийского и Тихого океанов и западное побережье Америки — весьма богаты вулканами [Влодавец, 1973, 1984; Мархинин, 1985].

Вулканические пояса

Большинство современных и четвертичных вулканов расположено в пределах трех глобальных поясов, на их долю приходится около 90% всех ныне действующих вулканов [Чарыгин, 1968].

В пределах **Круго-Тихоокеанского пояса** насчитывается около двух третей всех наземных вулканов мира. Потухшие вулканы неоген-четвертичного возраста сосредоточены во внешних частях пояса, действующие — во внутренних. Пояс расположен в зоне сочленения тонкой земной коры океанского типа с корой континентального типа. На их границе океанская кора поддвигается под континентальную, образуя самые крупные неровности рельефа: со стороны океана протягиваются узкие глубоководные желоба, а со стороны континентов располагаются высокие горные цепи островов (островные дуги) на западном побережье океана и горные системы Кордильеров и Анд на восточном. С этим движением также связано частичное плавление океанской коры на глубине с образованием базальтовой магмы либо выделением флюидов, которые способствуют плавлению вышележащей мантии, а иногда коры с образованием вулканических очагов.

Средиземноморско-Индонезийский протягивается в широтном направлении грубопараллельно экватору. В нем располагается около 150 вулканов, большинство из них сосредоточено в районе островов Индонезии и на островах Средиземного моря. В настоящее время этот пояс находится в основном на заключительной стадии развития, когда образуются горные хребты, но на отдельных участках (в западном и восточном Средиземноморье, в Индонезийском архипелаге и некоторых других) сохранились активные вулканы, главным образом пирокластовой категории в западной части (Везувий,

Этна) и взрывчатой – в восточной (Кракатау, Тамбора). В средней части пояса вулканизм находится на стадии затухания (вулканы Карпат, Кавказа, Ирана, Афганистана, Тибета, хотя для последнего отмечен один действующий).

Атлантический пояс вытянут в меридиональном направлении вдоль Атлантического океана. В нем сосредоточено множество вулканов островных, наземных и особенно подводных, располагающихся в пределах срединно-океанического хребта, вдали от берегов. В отличие от Тихоокеанского пояса вулканы на побережьях материков здесь практически отсутствуют. Вулканы пояса, как и некоторые вулканы Индийского океана (например, о-вов Сен-Поль и Амстердам), тоже связаны с океанской рифтовой системой, поэтому состав магмы здесь базальтовый, но несколько иного типа, с малым содержанием щелочей, особенно K_2O , а очаги лежат на очень небольшой глубине, под тонкой корой.

Остальные 10% вулканов относятся к Африканскому матерiku и составляют локальный **Восточно-Африканский** пояс меридионального направления. Пояс связан с рифтовой системой, вулканы в его пределах извергают разнообразные лавы – производные глубинной щелочно-базальтовой магмы. Несколько действующих вулканов находятся на островах Индийского океана, группы потухших – в Сибири, Забайкалье и Прибайкалье. Внепоясными также являются многочисленные вулканы Тихого океана, большинство из которых подводные; в то же время группа вулканов Гавайских островов действует как надводная – островная: вулканы этих островов так же, как и подводные, извергают базальтовую лаву [Чарыгин, 1968].

1.1.2 Вулканическая активность

Процесс извержения вулканов, или эруптивный процесс, может протекать спокойно, но чаще он сопровождается мощными взрывами освобождающихся из магмы газов с одновременным выбросом в атмосферу попутно захваченных распыленных частиц лавы и раздробленных взрывом обломков минералов и горных пород, преграждавших путь магме и газам, а также захваченных со стенок канала, по которому двигались магма и газы. Вокруг выхода канала на поверхность при этом накапливаются нагромождения излившейся и застывшей лавы и обломочного материала, образующие возвышенности в рельефе в виде куполовидных и конусообразных вулканических гор внушительной высоты [Мелекесцев, 1980].

Названия типам вулканических извержений дают, как правило, по названиям известных вулканов, на которых в исторический период было зафиксировано и описано характерное извержение. Извержения некоторых вулканов в течение определённого периода проявляют только один тип активности, в то время как другие могут демонстрировать целую последовательность типов извержений. Несмотря на то, что существуют различные классификации, выделяются общие для всех типы извержений. Ниже представлена краткая характеристика каждого типа наземных извержений.

Гавайский тип. Извержения данного типа могут возникать вдоль трещин и разломов, как при извержении вулкана Мауна-Лоа на Гавайях в 1950 году [Macdonald, 1954]. Они также могут проявляться через центральное жерло, как при извержении в кратере Килауэа Ики вулкана Килауэа (Гавайи) в 1959 году [Macdonald, 1960].

Данный тип характеризуется излияниями жидкой, высокоподвижной базальтовой лавы, формирующей огромные плоские щитовые вулканы. Пирокластический материал практически отсутствует. В ходе извержений через трещины фонтаны лавы выбрасываются через разломы в рифтовой зоне вулкана и растекаются вниз по склону потоками небольшой мощности на десятки километров. При извержении через центральный канал лава выбрасывается

вверх на несколько сотен метров в виде жидких кусков типа «лепёшек», создавая валы и конусы разбрызгивания. Эта лава может скапливаться в старых кратерах, формируя лавовые озёра.

Впервые вулканы такого типа были описаны в Исландии (вулкан Крабла на севере Исландии, расположенный в рифтовой зоне [Tryggwason, 1994]. Тип извержения вулкана Питон-де-ла-Фурнез на острове Реюньон очень близок к гавайскому [Chevallier, 1981; Longpre, 2007]. Близкое к гавайскому и Большое трещинное Толбачинское извержение [Федотов и др., 1976].

Стромболианский тип (от вулкана Стромболи на Липарских островах к северу от Сицилии) извержений связан с более вязкой основной лавой, которая выбрасывается разными по силе взрывами из жерла, образуя сравнительно короткие и более мощные лавовые потоки [Francalanci, 1989]. При взрывах формируются шлаковые конусы и шлейфы кручёных вулканических бомб.

Плинианский тип (вулканический, везувианский). Характерной особенностью этого типа извержений являются мощные, нередко внезапные взрывы, сопровождающиеся выбросами огромного количества тefры, образующей пемзовые и пепловые потоки. Плинианские извержения опасны, так как происходят внезапно, часто без предварительных предвещающих событий. Крупные извержения плинианского типа, такие как извержения вулкана Сент-Хеленс 18 мая 1980 года [Ecological Responses to, 2005; Ecological Responses at, 2018] или извержение Пинатубо на Филиппинах 15 июня 1991 года [Fall vs flow, 2001], могут выбрасывать пепел и вулканические газы на десятки километров в атмосферу. При таком типе извержений часто возникают быстродвижущиеся пирокластические потоки.

Пелейский тип извержений характеризуется образованием грандиозных раскалённых облачных лавин (эруптивное облако или «палящая туча»), а также ростом экструзивных куполов чрезвычайно вязкой лавы. Эруптивные облака в виде конвективной колонны с хорошо развитой турбулентностью являются источником инфразвуковых и длинноволновых возмущений в атмосфере [Инфразвуковые волны, 2013].

Своё название этот тип извержений получил от вулкана Монтань-Пеле на острове Мартиника в группе малых Антильских островов [The recent Plinian, 2013]. Подобное извержение произошло 30 марта 1956 года на Камчатке, где взрывом была уничтожена вершина вулкана Безымянного. Туча пепла поднялась на высоту 40 км, а по склонам вулкана сошли раскалённые лавины, которые, растопив снег, дали начало мощным грязевым потокам [Скрипко, 1956].

Газовый (фреатический) тип извержений (бандайский, бандайсайский тип), при котором выбрасываются в воздух обломки твёрдых, древних пород (новая магма не извергается), обусловлен либо магматическими газами, либо связан с перегретыми грунтовыми водами. Фреатическая активность обычно слаба, но бывают сильные проявления, такие как извержение вулкана Тааль на Филиппинах в 1965 году [Moore, 1966] и вулкана Суфриер на острове Бас-Тер Boudon, 1989].

Исландский тип характеризуется выбросами очень жидкой базальтовой лавы с содержанием пирокластического материала. Как правило, образуют плоские щитовые вулканы. Извержение происходит по трещинам (например, вулкан Гекла, Исландия [Thorarinsson, 1972]. Историческим примером извержения исландского типа было извержение Лаки в Исландии в 1783 году [Мелекесцев, 1980; Якушова, 1988].

1.1.3 Поствулканическая активность

После извержений вулкана, когда его активность либо прекращается навсегда, либо он "дремлет" в течение неопределенного периода, на самом вулкане и в его окрестностях сохраняются процессы, связанные с остыванием магматического очага и называемые поствулканическими [Короновский, 1991]. К их числу относятся фумаролы, термы, гейзеры и горячие грязевые вулканы.

По Влодавцу [1984], **фумаролы** – небольшие отверстия и трещинки, по которым поднимаются струи горячих газов (H_2O , HCl , HF , SO_2 , CO_2 , CO , H_2S , H_2 и др.), выделяющихся из магмы (первичные фумаролы) и из ещё не остывших лавовых потоков и пирокластических отложений (вторичные, безкорневые

фумаролы). Они подразделяются на сухие высокотемпературные, кислые, щёлочно-нашатырные, сернистые или сероводородные (сульфатары), углекислые (мофеты) [Короновский, 1991]. Горячие (650–1000°C) сухие фумаролы содержат незначительное количество водяного пара, а выделяемые ими газы содержат сублиматы щелочных галогенидов (NaCl, KCl и других) [Геологический словарь, 1978]. Выходы большинства остальных фумарол содержат большое количество водяного пара, основным источником которого являются грунтовые воды, разогретые лежащими близко к поверхности слоями магмы и высокотемпературными фумарольными газами [Preliminary study, 2013; Geochemistry of recent, 2006; Scolamacchia, 2015]. Также через фумаролы выделяются углекислый газ, всевозможные оксиды серы, сероводород, галогеноводороды и другие химические соединения [Plate Tectonics, Volcanoes, 2010]. Сульфатарная деятельность характерна для большого количества вулканов: согласно Гущенко [1979], данный вид поствулканической активности отмечен для 252 вулканов из 933 зарегистрированных. На сульфатарных полях – территориях скопления выходов серных и сернистых газов температурой от 90 до 300 °C – формируются сульфатарные постройки и образования натечной серы [Геологический словарь, 1978].

Термальные источники. Согласно Ивановой [1974], термальным принято называть источник, температура которого выше среднегодовой температуры данной местности. По Уайту [1957], термальные воды должны на 5–8,5° превышать среднегодовую температуру подземных вод района. Термальные источники широко распространены в областях современного и новейшего (плиоцен-четвертичного) вулканизма [Castenholz, 1969].

Во многих вулканических областях – Йеллоустон (США), Италия, Новая Зеландия, Камчатка, Кавказ – термальные источники обладают изменчивыми составом воды и температурой вследствие смешивания грунтовых вод в разной пропорции с вулканическими газами и различных реакций с вмещающими породами, через которые они просачиваются на глубину [Короновский, 1971]. Воды бывают натриево-хлоридными, кислыми сульфатно-хлоридными,

кислыми сульфатными, натриево- и кальциево-бикарбонатными и другими. В некоторых термальных водах содержится много радиоактивных веществ, в частности радона. Термы в зоне выхода гидротермально изменяют породы, откладывая в них окислы и сульфиды железа и преобразуя их до глины, которая затем превращается в кипящую грязь, образуя многочисленные булькающие грязевые «котлы» с температурами около +100°C. Часто вокруг источников накапливаются отложения кремниевой накипи или туфа, а если вода содержит карбонат кальция, то откладывается известковый туф [Побережная, 2010; Жарков, 2014].

Гейзеры. Гейзерами принято называть горячие источники, из которых с определенными промежутками извергается в виде взрыва столб горячей воды и пара [Holmes, 1965; Дрознин, 1977]. Гейзеры, в отличие от постоянно кипящих термальных источников, весьма редки: на сегодняшний день известно около 1000 гейзеров, большая часть из которых находится в пределах трёх крупных гейзерных полей: Йеллоустоун в штате Вайоминг (США), Долина Гейзеров на Камчатке (Россия) и Эль Татио в Альтиплано (Чили) [Bryan, 1995].

Выбрасываемая гейзером вода слабо минерализованная (1–2 г/л), хлоридно-натриевая или хлоридно-гидрокарбонатно-натриевая, содержит много кремнезёма, из которого у выхода канала и на склонах образуется близкая к опалу порода – гейзерит [Дрознин, 1977].

Было предложено несколько моделей функционирования и периодичности извержений гейзеров [Дрознин, 1982; Ingebritsen, 1993; Lu, 2005; Wang, 2009]. Все они разработаны на основе двух различных типов строения питающих систем гейзеров. Первый предложен Маккензи [MacKenzie, 1811] и включает в себя большую подземную полость (так называемая «ловушка для пара»), соединенную с земной поверхностью сильно изогнутым каналом в форме перевернутого сифона. Накапливающийся под давлением пар периодически прорывается наружу (извергается) через заполненный водой сифон. Второй тип питающей системы был предложен Бунсеном [Bunsen, 1847], согласно которому кипящий источник имеет простой вертикальный канал, периодически

извергающийся при определённых условиях. В работе Белоусова [2014] на примере Долины Гейзеров (Камчатский п-ов) было показано, что гейзеры данного региона, а возможно и всех трех, имеют строение питающей системы по типу «ловушка для пара», в пользу чего свидетельствует комплекс аналогичных уникальных геологических условий трех районов сосредоточения гейзеров [Белоусов, 2014].

Грязевой вулканизм. Грязевые вулканы – это геологические образования, представляющие собой малые пологие конусы, возникающие в результате выбрасывания глинистых масс, минерализованных вод и газов на дневную поверхность или морское дно [Влодавец, 1984; Dimitrov, 2003]. Подразделяются на горячие (разновидность мааров), связанные с магматическими вулканами, и холодные, приуроченные к нефтяным районам [Влодавец, 1984]. Под грязевым вулканизмом в широком смысле принято понимать холодный вулканизм, генетически не связанный с магматическими вулканами, в то время как горячий грязевой вулканизм принято рассматривать вкуче с гидротермальной деятельностью. Тем не менее, во многом принцип воздействия на почвенно-растительные компоненты ландшафтов обоих природных явлений весьма схож.

Грязевые вулканы представляют собой более или менее крупные возвышенности, часто плоскоконической формы, поднимаются над окружающей местностью на высоту до 400 м и более; диаметр их основания имеет размеры от 100 м до 4 км [Якубов, 1978; Холодов, 2002], а объединения грязевых полей крупных эруптивных центров могут достигать площади в 100 км² и более. Суммарный объем твердых выбросов в период извержения вулкана может составлять порядка 2400 млн м³ [Dimitrov, 2002].

Холодов [2002] выделил 4 морфогенетических типа грязевых вулканов: диапировые образования; грязевые конусовидные сопки; вулканы образующие полужидкий покров; вдавленные синклинали, центральная часть которых занята пузырящейся от поступающих из недр газов. Разные типы грязевых вулканов могут являться разными стадиями развития единого процесса. Корф [Korff, 2002] рассматривает два морфологических варианта грязевых вулканов: с

образованием значительных положительных форм рельефа («грязевой холм») и без образования значительных положительных форм рельефа («грязевой пирог»). К числу условий, необходимых для формирования грязевых вулканов, он относит наличие мощных отложений осадочных пород, тектонических нарушений и образование в недрах метана из захороненного органического вещества. Основными источниками движущей силы грязевых вулканов являются углеводороды, поступающие из осадочных песчано-глинистых образований, а тектонические нарушения и трещиноватость пород служат благоприятными путями для их миграции, что позволяет сделать вывод об экзогенной природе активности грязевых вулканов [Сырык, 1970; Якубов, 1980; Холодов, 2002; Long-term in situ, 2009; Manga, 2009].

1.1.4 Вулканизм Курильских островов

Современный рельеф Курильских островов образовался преимущественно в результате проявлений грандиозных вулканических процессов. За последние 45 тыс. лет произошло как минимум 12 мощных кальдерообразующих извержений эксплозивного типа, выбросивших в общей сложности около 720 км³ пирокластики. В ходе этих извержений формировались пемзовые туфовые покровы, происходила перестройка ландшафтной структуры островов [Late palaeogene emplacement, 2016]. Масштабы этих извержений превосходили извержения вулканов Тамбора в 1815 году [Stothers, 1984; Degens, 1989], Кракатау в 1883 году [Simkin, 1983], Катмай в 1912 году [Fierstein J, 1992]. В течение последних 300 лет на Курильских островах произошло 28 сильных и катастрофических извержений. Наиболее серьезные последствия, связанные с материальными потерями и человеческими жертвами, повлекли за собой извержения вулканов Райкоке (1778), Сивергина (о. Харимкотан, 1933), Пик Сарычева (о. Матуа, 2009), Тятя (о. Кунашир, 1973), Иван Грозный (о. Итуруп, 1989). С течением времени вулканическая активность на Курильских островах не уменьшалась, что не исключает вероятности мощных эруптивных событий в будущем [Атлас Курильских островов, 2009].

На Курильских островах насчитывается 68 действующих и потухших наземных вулканов, из числа которых 36 активных; кроме того, в акватории вдоль Курильских островов находится около 100 подводных вулканов. Для вулканов характерны извержения эксплозивного типа с образованием палящих туч, пирокластических и грязекаменных потоков. Слабые извержения на Курильских островах происходят примерно раз в 1–5 лет, умеренной силы – раз в 11 лет, средней силы – один раз в 22 года и сильные – один раз в 33 года [Атлас Курильских островов, 2009].

Современная активность вулканов Курильских островов проявляется в нескольких формах: извержения разных типов, струи горячих сернистых газов и сольфатар, термальные воды разнообразного состава [Атлас Курильских островов, 2009]. Деятельность многих вулканов на сегодняшний день в основном связана с проявлениями сольфатарной и гидротермальной активности. К таковым относится вулкан Баранского (о. Итуруп), в пределах постройки которого находятся два крупных сольфатарных поля – Верхнее и Старозаводское, а также множество участков выходов газогидротерм; вулкан Берутарубе (о. Итуруп), в вершинной части которого сосредоточен ряд мелких выходов сольфатарных газов и три крупных участка, а также несколько сильнокислых термальных источников [Мархинин, 1977; Состояние вулкана Берутарубе, 2018]; вулкан Руруй (о. Кунашир), на западном склоне которого находится несколько термальных источников, к числу которых относятся Нескученские, а также зафиксирована фумарольная активность; вулкан Тятя (о. Кунашир), в вершинной части которого фиксируется слабая фумарольная активность, а также ряд других вулканов [Жарков, 2014].

Основные эруптивные события последних 45 лет связаны с вулканами Алаид (2012, 2015) [Активизация вулкана Алаид, 2012; Активность вулканов Камчатки, 2016а], Эбеко (1987–1991, 2009, 2010–2011) [Меняйлов, 1992; Котенко, 2007; Извержение вулкана Эбеко, 2010; Siebert, 2011; Эруптивная активность вулкана, 2012], Чикурачки (2008, 2015, 2016) [Гирина, 2008; Извержение вулкана Чикурачки, 2016б], Чиринкотан (1979–1980, 2004, 2013–

2015, 2016) [Гущенко, 1979; Действующие вулканы Камчатки, 1979; Monitoring of active, 2004; Siebert, 2011], Тятя (1973) [Белоусов, 2017], Сноу (1982, 2012–2016) [Состояние действующих вулканов, 1984; Полевые вулканологические, 2015; Спутниковый мониторинг, 2016], Пик Сарычева (1976, 2009) (Извержение вулкана Пик, 1978; Дегтерев, 2011), Кудрявый (1999, 2014, 2017) [Гущенко, 1979; Siebert, 2011; Вулканическая активность, 2017a], Иван Грозный (2012–2013) [Жарков, 2013]. Извержения этих вулканов сопровождались излияниями жидких лав, в том числе с образованием новых территорий в пределах острова (вулканы Алайд, Сноу, Пик Сарычева), прохождением по склонам вулканических построек пирокластических потоков разной мощности, зачастую полностью меняющих ландшафтный облик местности (вулканы Иван Грозный, Пик Сарычева, Сноу), а также пеплопадами и образованием парогазовых облаков (Рыбин, 2017б; 2018).

1.2 Динамика растительного покрова. Сукцессии

Изучение вопросов организации и динамики растительного покрова в условиях современной эруптивной и гидротермальной активности невозможно без рассмотрения основных понятий и закономерностей формирования и эволюции ценозов в пространстве и времени. Поэтому в этом разделе приведены основные сведения о динамике растительного покрова и его особенностях в зависимости от комплекса внешних и внутренних факторов.

Фитоценозы с течением времени никогда не остаются одинаковыми. Это обусловлено рядом причин: сменой условий существования растительности, вызывающей изменения покрова, трансформацией самого покрова независимо от внешних факторов в ходе онтогенетических изменений, эволюцией видов, образующих растительные сообщества, и многими другими. В совокупности эти процессы поддерживают динамику растительного покрова (Миркин, Розенберг, 1983). По данным Александровой [1964], в растительном сообществе можно выделить следующие типы изменений: 1) суточные, связанные с суточной ритмикой жизнедеятельности растений, образующих фитоценоз; 2) сезонные,

определяемые особенностями ритма развития видов, образующих фитоценоз и позволяющие существовать совместно большему числу видов растений, чем если бы они развивались одновременно (весной – ранние эфемероиды, летом – позднелетние травы, кустарники, деревья) 3) погодичные или разногодичные (флюктуационные), связанные с различиями в условиях среды обитания фитоценоза в разные годы, т.е. с изменением метеорологической обстановки по годам; 4) возрастные, вызываемые изменением возрастной структуры популяций растений, образующих фитоценоз, в частности эдификаторов; 5) возобновительные, определяемые непрерывно идущими процессами замены отмирающих особей другими, развивающимися, что приводит к изменению сочетаний отдельных видов и микроценозов в пределах фитоценоза; 6) обусловленные микроэволюцией видов растений, связанные с непрерывным естественным отбором и видообразованием, в результате которого изменяется и структура, и другие характеристики фитоценоза. При определенных условиях вышеперечисленные изменения выходят за рамки одного фитоценоза, что приводит к его смене другим. Это могут быть разногодичные изменения при увеличении амплитуды колебаний условий среды, массовое возобновление того или иного вида при гибели большей части материнских особей, а также накопление изменений видов в ходе микроэволюции в пределах одного фитоценоза.

Все смены растительного покрова делят на ненаправленные и направленные. Ненаправленные, или флюктуации, представляют собой углубление процесса погодичных (разногодичных) изменений в пределах фитоценоза, характеризующихся обратимостью, в то время как направленные смены, или сукцессии, представляют собой необратимые изменения растительного покрова, при которых одни сообщества сменяются другими. Следует особо подчеркнуть, что необратимость процесса – обязательное свойство любой сукцессии, так же как обратимость – флюктуации [Василевич, 1983].

По Работнову [1974], флюктуациями принято называть обратимые изменения в фитоценозе, при которых основные компоненты сохраняются, хотя бы в латентном состоянии. Они могут вызываться как погодичными изменениями метеорологических и гидрологических условий, так и антропогенным воздействием. Предельным сроком отнесения обратимых изменений к флюктуациям принято считать длительность одиннадцатилетних циклов солнечной активности. По его данным [1992], в зависимости от степени выраженности различают три типа флюктуаций: скрытые, не имеющие существенного значения для жизни фитоценозов; краткосрочные – длительностью 1–2 года, проявляются в изменениях соотношений компонентов и продукции; дигрессионно-демутационные – более продолжительные (3–10 лет), вызываемые глубокими изменениями условий и обязательно сопровождающиеся массовым отмиранием нескольких видов и разрастанием видов-эксплерентов с сохранением, при этом, флористического состава.

Сукцессией, по Миркину и Розенбергу [1983], называют последовательный ряд смены серийных растительных сообществ на конкретной территории после выведения экосистемы из состояния динамического равновесия. Термин сукцессия введен в 1901 году американским ботаником Г. Каульсом. Развитие учения о сукцессии связано с именами его соотечественников Ф. Клементса и Д. Уивера. Детально изучали сукцессии английские ботаники во главе с А. Тенсли, ученые франко-швейцарской школы, руководимые Ж. Браун-Бланке. В России изучение сукцессий лесов было начато Г.Ф. Морозовым и продолжено В.Н. Сукачевым, Е.М. Лавренко, П.Д. Ярошенко и другими лесоводами, а исследование смен растительности на степных залежах и выгонах – И.К. Пачоским, Г.Н. Высоцким, Л.Г. Раменским и другими исследователями [Александрова, 1964; Онипченко, 2013].

Всю сукцессию в целом называют серией. Каждое сообщество, которое в процессе сукцессии сменяет другое, называют стадией этой сукцессии, или серийным сообществом. На завершающей стадии сообщество достигает своего устойчивого состояния и приходит в динамическое равновесие со средой

обитания. Эту стадию геоботаники называют климаксовой, или узловым сообществом. Климаксовое сообщество принято также называть коренным. Такое сообщество существует до тех пор, пока не изменятся климат, рельеф, гидрологический режим, либо не произойдет какая-либо катастрофа, что вновь инициирует сукцессионные процессы [Онипченко, 2013]. В связи с этим А. Тенсли предлагал классифицировать все климаксовые сообщества, в зависимости от сдерживающего фактора, на эдафические, физиографические биотические. С.М. Разумовский предлагал делить климаксы на рецидивные (возникающие при повторении одних и тех же нарушений, которые отбрасывают биоценоз назад на одну или несколько стадий по уже пройденному пути смены), ретардационные (возникающие при крайнем замедлении смены под влиянием постоянно действующих факторов, не вызывающих нарушение сообщества) и диаспорические (не связан, по сравнению с двумя другими типами, с непосредственным действием внешних факторов на биоценоз или сообщество, а определяется отсутствием вида-эдификатора — то есть вида-строителя, чаще всего доминанта, играющего определенную роль в строительстве сообщества) [Разумовский, 1981].

В зависимости от природы инициирующих сукцессию механизмов выделяются два типа смен фитоценозов: эндодинамический, происходящий в результате постепенного развития самого фитоценоза, меняющего среду и при этом изменяющегося, и экзодинамический, возникающий под непредвиденным воздействием внешних факторов [Sukachov, 1928; Ярошенко, 1961]. По типу и стратегии развития растительного покрова сукцессии различают на первичные и вторичные [Александрова, 1964].

Первичная сукцессия – это процесс развития и смены экосистем на участках, лишенных растительного покрова и не сохранивших диаспор. А.Г. Воронов [1973] выделяет в первичной сукцессии растительности две фазы: заселение территории и формирование пионерного фитоценоза и последовательная смена одного сформировавшегося фитоценоза другим. В соответствии с этим, он выделяет 4 стадии развития фитоценоза в ходе

первичной сукцессии: пионерная группировка, простая группировка, сложная группировка и стадия замкнутого фитоценоза. Похожую классификацию стадий формирования растительного покрова в ходе первичной сукцессии предложил Сукачев [1964]. Под пионерной стадией понимается случайное сочетание растений, характеризующееся отсутствием сомкнутого покрова, слабым воздействием на среду и отсутствием существенного взаимовлияния между особями. Растительный покров простой группировки отличается большим обилием особей с хорошо заметным взаимовлиянием. Следующая за простой стадия сложной группировки характеризуется не вполне постоянным видовым составом, незамкнутостью сообщества, «зачатками» ярусов, а также более заметным взаимным влиянием растений, обычно представленных несколькими видами различных жизненных форм. Наконец, стадия замкнутого фитоценоза отличается крайне затрудненным проникновением в него новых видов и равномерным распределением особей разных видов. В зависимости от типа растительности эта стадия может быть представлена двумя формами: зарослями, развивающимися в сильно ограниченных условиях существования (засоленные, чрезмерно сухие и влажные почвы и пр.), и многоярусными ценозами, развивающимися не в столь суровых условиях и представляющими собой все типы лугов и лесные сообщества.

Восстановление на местах разрушенных сообществ, где сохранились почва и часть организмов когда-то существовавшей экосистемы, либо смена одного (коренного) фитоценоза другим (производным, вторичным) является **вторичной сукцессией**. Она обычно протекает быстрее первичной, поскольку на территории сохранилась биологическая база, необходимая для обмена веществ со средой. По Урусову [1988], выделяют три типа вторичных сукцессий: антропогенная, стихийная (зоогенная и фитогенная) и вызванная природными катастрофами.

По длительности сукцессии подразделяются на кратковременные и вековые [Ярошенко, 1961]. Экзо- и эндодинамические смены составляют группу кратковременных. Вековые протекают значительно медленнее и охватывают

территорию, занимаемую не одним или немногими связанными друг с другом фитоценозами, а обширные территории, поэтому в результате кратковременных смен вырабатываются растительные ассоциации и формации в пределах географических зон, а в результате вековых смен растительность одной зоны сменяется растительностью другой. Также, выделяют отдельно возникновение и эволюцию различных типов растительности, или эволюционную динамику.

Принято разделять смены биогеоценозов на прогрессивные и регрессивные. Прогрессивными являются смены, связанные с увеличением продуктивности и усложнением строения фитоценоза (заселение растительностью территории в ходе первичной сукцессии), регрессивные, соответственно, с уменьшением запасов растительной массы и упрощением строения фитоценоза (заболачивание лесов, иссушение степей).

Многообразие типов растительности и фитоценозов, изменения комплекса факторов внешней среды в совокупности обуславливают непостоянство количества стадий, которые претерпевает растительный покров в ходе сукцессии. Кроме того, продолжительность каждой стадии зависит от стратегии освоения биотопа набора видов, присущим каждому серийному сообществу. В связи с этим, смена сообществ происходит в соответствии с одной, либо чередованием трех моделей: стимуляции, толерантности и ингибирования. При стимуляции улучшение условий среды идет за счет биотической трансформации биотопа, а каждая предшествующая стадия улучшает условия среды для наступления следующей. Модель толерантности характеризует заселение более толерантными видами последующих стадий в результате изменения комплекса внешних факторов. При ингибировании пионерные виды максимально продолжительное время конкурируют с видами более поздних стадий, в конечном итоге уступая им [Connel, 1977].

Массив накопленных знаний о динамике растительного покрова в ходе сукцессий позволил установить, что, вне зависимости от типов и моделей смен растительного покрова, климаксовые сообщества хоть и не отличаются по сравнению с предшествующими наибольшими видовым разнообразием и

показателями биомассы, представляют собой устоявшиеся ценозы, в пределах которых взаимное существование видов и их жизнедеятельность в целом наиболее целесообразны на занимаемых ими биотопах [Миркин, 2012]. В ходе макроэволюций зональный растительный покров может сменяться сообществами, характерными для других зон, множественность путей расселения растений и изменения условий рельефа, климата и ряда других приводят к пространственной и временной динамике ценозов. Пополнение знаний о механизмах становления растительности на разных стадиях и в условиях влияния различного комплекса факторов, в том числе экстремальных, существенно дополняет представление о функционировании и эволюции экосистем.

1.3 Растительный покров в условиях вулканической и поствулканической деятельности

В 1883 году произошло катастрофическое извержение вулкана Кракатау, в результате которого была уничтожена большая часть острова между островами Верлатен и Лэнг, и образовался новый остров Раката, который впоследствии был заселен растительностью [Simkin, 1983; Онипченко, 2013]. Это эруптивное событие вызвало особый интерес ботаников к вулканогенному фактору как одному из оказывающих наиболее сильное влияние на растительный покров и экосистемы в целом [Манько, 1980; Volcanic Hazards, 1989]. Разнообразие продуктов и характеров извержений, а также множественность путей и механизмов воздействия эруптивных продуктов – как прямого, так и опосредованного – на растительность обуславливают широкий спектр видов влияния вулканизма. Это может быть уничтожение растительного покрова лавовыми и пирокластическими потоками, пеплопадами и кислотными дождями, трансформация компонентов ландшафта и угнетение растительности газогидротермами, аккумуляция различных элементов тканями растений и некоторые другие [Environmental Effects, 2000; Schmidt, 2013]. Все эти виды воздействия в основном связаны со стадиями функционирования вулканических

систем, поэтому влияние вулканической активности (как периодических явлений) и поствулканических процессов (относительно продолжительных) рассматривают отдельно. В совокупности эти явления поддерживают динамику растительного покрова вулканически активных районов [Манько, 1989].

Влияние различных типов проявлений вулканизма на компоненты экосистем условно делят, как уже было упомянуто выше, на прямое и опосредованное [Environmental Effects, 2000]. Под прямым воздействием понимают повреждение и (или) уничтожение ландшафтов и биоты, в частности растительного покрова, лавовыми и пирокластическими потоками, взрывными выбросами, отложениями игнимбритов, угнетение пеплами и иной аэралью пирокластикой, в том числе вследствие закупоривания ассимиляционного аппарата, а также повреждение особей термами и парогазовыми эмиссиями. При опосредованном влиянии происходит изменение параметров среды, таких как метеорологические и почвенно-гидрологические условия, газовый состав атмосферы, электромагнитный и радиоактивный фон. В результате комплексного опосредованного влияния вулканизма на растительность происходит нарушение сложившихся в экосистемах экологических связей. Из-за более продолжительного характера опосредованного влияния в отличие от прямого, этот путь приводит к необратимым изменениям в составе и структуре растительного покрова таких территорий. Из-за неравномерного изменения ландшафтов заселение трансформированных биотопов происходит видами с разной экологической приуроченностью, формируя растительные группировки и комплексы, резко отличные друг от друга [Манько, 1989; Нешатаева, 2009].

Специфика состава и структуры растительного покрова Курильского архипелага свидетельствует о ряде вулканических катастроф. На многих Курильских островах структура и функционирование экосистем по-прежнему определяется современной вулканической активностью. Вулканогенный фактор обуславливает мозаичность ландшафтов, неравномерное распределение растительного покрова вдоль высотных профилей на определенных стадиях

сукцессионных процессов и способствует образованию новых растительных сообществ, ранее не занимавших биотоп. В пределах островной суши вулканическая деятельность является главной движущей силой, определяющей пространственную и видовую динамику растительного покрова [Нешатаева, 2009; Гришин, 2012].

1.3.1 Растительный покров в условиях вулканической активности

При изучении воздействия эруптивной деятельности на растительный покров, в результате которого инициируются сукцессионные процессы, целесообразно отдельно рассмотреть влияние основных эруптивных продуктов – лавовых потоков, пирокластических потоков и тефры вследствие большой разницы как масштабов и степени поражения, так и стратегий в расселении видов.

Лавы. Эффузивные и смешанные типы извержений (такие как эксплозивно-эффузивное) сопровождаются излиянием лав из кратеров и трещин вулканических построек. При прохождении лавовых потоков полностью уничтожаются и захораниваются исходные ландшафты, угнетаются граничащие с потоком сообщества, в результате чего образуются территории, лишенные почвенного и растительного покрова [White, 1979]. Обычно площадь лавовых потоков сравнительно невелика и составляет десятки квадратных километров, реже сотни. Наибольшая площадь, погребенная лавой в ходе одного эруптивного события среди всех известных, составляет около 970 км² и является результатом извержения стратовулкана Баурдарбунга в Исландии 8600 лет назад [Гущенко, 1979; Fink, 1990].

Главным отличием лавовых потоков от остальных эруптивных видов воздействия на растительный покров является невозможность восстановления погребенных почв и растительности. На формирование субстрата и заселение растениями лавовых потоков влияет ряд факторов, важнейшими среди которых являются характер поверхности лавы, вулканическая активность, уклон и

условия микрорельефа [Манько, 1989; Aplet, 1998; Poli Marchese, 2000; Гришин, 2009б].

1. Характер поверхности лавы. По Влодавцу [1984], лавы, изливающиеся на поверхности, разделяют на шлаково-обломочные (aa) и волнистые (пахойхой). На глыбовых и плоскоглыбовых лавах быстро поселяются эпилитные мхи и лишайники, однако они наименее благоприятны для поселения растений, вследствие чего даже спустя 1000 лет растительный покров может быть представлен лишь разреженными группировками эпилитных лишайников [Кораблев, 2014; 2016]. Активно расселение высших растений происходит на волнистых лавах, которые отличаются сложной структурой поверхности, способствующей удержанию и накоплению мелкозема. Однако если поверхность волнистых лав гладкая, то картина восстановления растительного покрова схожа с таковой на крупноглыбовых [Кораблев, 2016].

2. Вулканическая активность. Существенный вклад в развитие субстрата вносят аэральные отложения, привносимые на лавовые потоки в ходе извержений. Безусловно, на стадии развития уже относительно сформировавшегося комплекса растительных группировок положительный эффект от привнесения большого количества пирокластического материала сменяется угнетающим, однако на начальных стадиях аэральные отложения не только существенно ускоряют процесс формирования фрагментарных почв, но и делают возможным поселение на них высших растений [Манько, 1989; Walker, 2003].

3. Уклон. Зачастую лавовые потоки берут свое начало из вершинного или бокового кратера вулканической постройки. В этом случае верхняя часть потока по сравнению с нижними участками простирается под большим уклоном. Естественно, что с верхних участков большая часть рыхлого и обломочного материала сносится на нижние, из-за чего восстановление почвенного и растительного покрова на участках выше по склону происходит существенно медленнее. Аналогичная картина наблюдается и при каскадном профиле склона,

когда крутые участки чередуются с выровненными площадками [Кораблев, 2016].

4. Условия микрорельефа. При прохождении и неравномерном остывании лав иногда образуются различные микродепрессии и возвышенности. В различных понижениях процесс восстановления покрова происходит наиболее быстрыми темпами из-за скопления рыхлого материала, влаги, большей защищенности от ветровой и склоновой эрозии. Впоследствии в таких местах наблюдается наибольшая мощность почв, сравнительно благоприятные эдафические условия и, как следствие, высокая продуктивность растений [Манько, 1989; del Moral, 2005].

В связи с разнообразными сочетаниями вышеперечисленных факторов, темпы зарастания лавовых потоков также варьируют в достаточно широких пределах [Манько, 1989]. Этим, возможно, объясняются различия в оценках разных авторов. Так, по данным Ефремова [1973], высшие растения отсутствуют на лавах возрастом меньше 200 лет; Трасс [1962] говорит о появлении высших растений через 100–150 лет после извержения монолитных лав и 70–80 после извержения глыбистых лав; Кораблев и Нешатаева [2016] установили, что появление высших растений на глыбовых и гладких волнистых лавах может произойти лишь спустя 1–1,5 тыс. лет, а на волнистых лавах со сложной поверхностью травы поселяются уже в первые годы, деревья – в первые десятилетия. Вместе с тем, для заключительных этапов становления растительного покрова на разных типах лав отмечено определенное сходство, что объясняется нивелированием различий между подстилающими породами в результате увеличения мощности почвенно-пирокластического чехла [Манько, 1989; Гришин, 1992].

Количество сукцессионных смен в ходе полного цикла восстановления растительного покрова и продолжительность сукцессии напрямую зависят как от вышеперечисленных факторов, так и от климатических условий, флористического богатства района и преобладающего типа растительности, характерного для конкретного биотопа. Для лав вулканов Японии это может

быть последовательная смена из шести этапов, начиная от мохово-лишайникового и следующего и частично с ним перемежающегося травяного до сомкнутых древостоев по истечению 500-700 лет [Tagawa, 1964]. На лавах вулканов Камчатки смена проходит в пять этапов, но для достижения субклимаксового состояния растительности в экотоне верхней границы леса требуется вдвое, а то и втрое больше времени, что объясняется более северным положением полуострова, субконтинентальным климатом и относительно высокогорным положением границы экотона [Манько, 1989].

В районах с суровыми климатическими условиями значительную долю в формировании растительного облика играют низшие растения. Схема восстановления растительного покрова таких территорий также занимает продолжительное время, однако, в отличие от классической схемы первичной сукцессии, заключается в основном лишь в увеличении видового разнообразия и биомассы [Cutler, 2008].

Пирокластические потоки. Высокотемпературные потоки существенно обломочного материала, называемые пирокластическими [Влодавец, 1984], являются одним из факторов, влияние которых на растительность сопоставимо с лавовыми. Во многом сравним с пепловым потоком, существенное отличие от которого заключается только в том, что отложения пирокластического потока могут содержать более 50 вес.% обломков больших размеров, чем частицы пепла [Smith, 1960; Aramaki, 1963].

На Курильских островах мощность пирокластических потоков при извержениях невелика по причине сравнительно малых размеров вулканов. Извержение вулкана Пик Сарычева на о. Матуа летом 2009 года сопровождалось, пожалуй, наиболее мощной серией сходов пирокластических потоков на Курилах за последние годы. Тогда был уничтожен растительный покров северной части острова, представляющей собой склон собственно вулканической постройки, общая площадь отложений не превышала, однако, 10 км² [Гришин, 2012]. Образовавшаяся пустошь, однако, по данным спутниковых снимков спустя 10 лет после извержения частично занята пятнами растительного

покрова, предположительно в ходе инициирования вторичной сукцессии, так как все они приурочены в основном к надувам и периферийным частям потоков, где мощность отложений существенно ниже.

Гораздо большей мощности достигают пирокластические потоки при извержении вулканов Камчатского полуострова. Сами вулканические постройки здесь в среднем существенно выше, а объем извергаемой пирокластики может достигать $0,5 \text{ км}^3$ (индекс силы извержения $VEI = 4$). Одно из таких извержений произошло зимой 2005 года на вулкане Шивелуч, в ходе которого по долине р. Байдарная сошел мощный пирокластический поток, перекрыв и сильно расширив ее – со 100–200 м до 1000–2000 м. Протяженность пирокластического потока составила около 25 км, площадь отложений $31,5 \text{ км}^2$, а мощность отложений до 20 м, что в целом сопоставимо с потоками крупнейших извержений Камчатки последних десятилетий на вулканах Безымянный (1956 год) и Шивелуч (1964 год) [Carter, 2010]. Поток уничтожил лесную растительность долины, лес в полосе шириной 100–200 м вдоль бортов новообразованной долины, по опушке поля отложений 1964 года и в оставшихся островках леса усох, стволы, кроны, ветви, хвоя засыпаны пеплоподобной массой, погребены нижние ярусы сообществ. В целом, лес был уничтожен на территории около 25 км^2 , а суммарная площадь усохшего леса составила около 10 км^2 . [Гришин, 2008].

В первое после извержения лето в зоне усыхания леса и стлаников наблюдались процессы вторичной сукцессии. В мертвом хвойном лесу некоторые травянистые растения перенесли погребение и ожили благодаря перекрытию семян и почек слоем снега. Из растений в ельнике дали рост *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *CLinnaea borealis* L., *Empetrum nigrum* L., отдельные экземпляры подроста ели. Растительность на отложениях потока начала появляться только в 2007 году, вдоль опушек леса, представленная небольшими побегами иван-чая. В том же году на ветвях и стволах мертвых берез появились древоразрушающие черные грибы-сапрофиты *Daldinia loculata* (Lév.) Sacc., на обугленной древесине

хвойных на обломках стволов и пнях на краю вулканической пустыни *Pholiota highlandensis* (Peck) Quadr. & Lunghini. На опушках погибшего каменноберезового леса по отложениям тонкого пепла заселились мхи *Funaria hygrometrica* Hedw., образовав к августу 2007 года сомкнутые красочные полянки в мертвом ландшафте, со стороны погибшего леса окаймленные куртинами цветущего иван-чая [Гришин, 2008].

По данным Гришина [2012], в 2008 году отмечено появление нового комплекса видов сосудистых растений на потоке. В 2009 году на отдельных участках были встречены главным образом иван-чай, *Poa malacantha* Kom., *Betula ermanii* Cham., местами *Salix udensis* Trautv. & C.A. Mey., *Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf., *Chamaenerion latifolium* (L.) Sweet, *Calamagrostis* sp., *Artemisia opulenta* Pamp., *Stellaria eschscholtziana* Fenzl.. Дальнейшее восстановление растительности начнется с заселения древесно-кустарниковой растительностью, в которой будут доминировать быстрорастущие лиственные – ивы и тополь. На стабилизированных участках после смыкания почвенного яруса поделятся ольха, береза, лиственница, а на дальнейшем этапе – ель. Процесс формирования лесных сообществ, аналогичных уничтоженным, может занять сотни лет. Восстановление растительного покрова в полосе мертвого леса пройдет через процесс распада погибшего древостоя в ходе преимущественно вторичной сукцессии, вследствие чего завершится быстрее, чем на голых отложениях. При этом нижние ярусы сообществ, включая подлесок, сомкнутся за 20–30 лет, но смена господствующего древесного яруса потребует гораздо больше времени – до 200 лет [Гришин, 2008].

Наиболее разрушительное воздействие пирокластических потоков на растительный покров и ландшафты в целом произошло в результате извержения в 1980 году стратовулкана Сент-Хеленс, расположенного в Каскадных горах в США [Ecological Responses..., 2005, 2018]. Это извержение стало одним из наиболее разрушительных и самым разрушительным в истории штатов. Взрыв вулкана вызвал огромный оползень, крупнейший в истории человечества, преодолевший 12 км вниз по реке Тутл. По пути он смешался с газонасыщенной

магмой, которая быстро расширилась и вызвала боковой направленный взрыв, образовавший пирокластический поток. Раскаленные газы, камни и пепел спустились по склонам и, сметая все на своем пути, промчались 15 км менее чем за 7 минут. По пути они сносили деревья, выжигали растительность, опустошив 300 кв. км старовозрастных лесов. Площадь распространения пирокластики составила 500 км², мощность отложений местами достигала нескольких десятков метров.

Большое количество работ, посвященных исследованию восстановления растительного покрова после извержения, было выполнено Роджером дель Морелем и его коллегами [The 1980 eruptions, 1981; Wood, 1988; del Moral, 1988 и др.]. По результатам их исследований в 2005 и 2018 годах было выпущено два сборника научных трудов, в которых были приведены данные о последствиях извержения вулкана спустя первые десятилетия, а также после повторных исследований спустя 35 лет после извержения [Ecological responses to, 2005; Ecological responses at, 2018].

Как и в долине реки Байдарная на вулкане Шивелуч, сосудистые растения на маломощных отложениях пирокластического потока Сент-Хеленса проросли уже в первый месяц после извержения. Среди первых растений, поселившихся на отложениях, были отмечены *Erythronium montanum* S. Watson, а также некоторые другие травянистые растения, в том числе представители папоротников [Foxworthy, 1982]. Первым доминантом на отложениях стал *Lupinus lepidis* Douglas ex Lindl, что объясняется способностью семян переживать погребение горячим субстратом. Примечательно, что показатели биологического разнообразия в ходе последующих этапов сукцессии были существенно выше на площадках с участием люпина благодаря обогащению первичного субстрата азотом [Clarkson, 1990; del Moral, 2005]. Ввиду недостаточной влажности мхи появились значительно позже многих других видов сосудистых растений, однако впоследствии на отдельных участках стали выступать содоминантами [del Moral, 2007].

В течение двадцати лет после извержения наблюдалось постепенное увеличение числа видов, видового разнообразия и проективного покрытия растений, при этом закономерно быстро увеличивалось видовое богатство и разнообразие растительных сообществ. По мере развития растительного покрова встречаемость пионерных видов, являвшихся доминантами на ранних стадиях сукцессионных процессов, снизилась ввиду вытеснения их более конкурентоспособными видами [del Moral, 1993; 2007]. Люпин перестал быть единственным доминантом, и на некоторых участках его сменил *Agrostis pallens* Trin, в ряде случаев же был полностью вытеснен. Развитие получил лишайниковый покров: на разных участках отмечалось в среднем от 12 до 15 макролихенов, общее видовое разнообразие составило 21 вид, из них 10 эпифитов. [Lichen Community Development, 2018]. Примерно через 25 лет после извержения видовая и пространственная структуры сообществ стабилизировались, и дальнейшая сукцессия стала протекать преимущественно за счет накопления биомассы и увеличения покрытия особями занимаемых биотопов.

Таким образом, главным отличием влияния на растительный покров пирокластических потоков от лавовых является степень поражения. Если лавовые потоки инициируют на погребенных территориях процессы первичной сукцессии, то на пирокластических отложениях малой мощности может протекать вторичная [del Moral, 1999]. Рыхлый материал способствует сравнительно более быстрому формированию почвенного и растительного покрова, в результате чего разница в расселении одновозрастных потоков лав и пирокластики наблюдается уже в первом десятилетии после извержения. Наиболее благоприятными местами на начальных этапах зарастания, как и на лавовых потоках, являются защищенные микродепрессии и карманы, в которых накапливается мелкозем, а также пустоты между пемзовидными андезитовыми валунами [Манько, 1989]. Кроме того, при небольшой мощности пирокластического покрова возможно прорастание погребенных растений сквозь толщу пирокластики, при этом значительно эффективнее протекает оно

на склонах вследствие эрозии пирокластического материала [Ecosystem responses to, 1985].

Тефра. Степень воздействия и характер поражения растительного покрова, как и последующие процессы восстановления, при рассмотрении влияния аэральнoй пирокластической пыли на растительный покров во многом схожи с пирокластическими потоками [Манько, 1989]. В обоих случаях, в отличие от захоронения исходных ландшафтов лавовыми потоками, зачастую происходит лишь частичное погребение компонентов ландшафта, которые со временем, вследствие эрозии и переноса рыхлого материала, могут быстро обнажиться и дать начало довольно быстрому восстановлению покрова. Некоторые виды способны прорасти через маломощные отложения, тем самым создав впоследствии условия для сравнительно быстрого восстановления исходных ценозов. Кроме того, обнаруживается сходство в стратегиях расселения видов растений на отложениях пирокластической пыли: наиболее жизнеспособные виды с широкой экологической валентностью и различными способами преодоления ограничивающих факторов занимают участки с маломощными отложениями, постепенно формируя субстрат для образования уже в первые годы пятен растительности. Однако в обоих случаях мощные, нестабилизировавшиеся отложения пирокластического материала иногда не позволяют сформироваться растительному покрову, вследствие чего лавовые потоки того же возраста могут демонстрировать по сравнению с ними более интенсивные процессы восстановления [Динамика растительного покрова, 2013].

Сходства восстановления растительного покрова после его уничтожения пирокластикой двумя путями – аэральным и в виде потоков – прослеживается при сравнении таковых в работах Роджера дель Мореля и иных авторов на вулкане Сент-Хеленс и в исследованиях Gomez-Romero и ее коллег [2006], посвященных изучению зависимости темпов и стратегии восстановления растительности от мощности отложений тефры после извержений вулкана Парикутин (штат Мичоакан, Мексика) в 1943-1952 годах. Установление некоторых видов на голых отложениях затруднено из-за недостатка органических веществ, размера частиц

и других факторов, таких как высокие температуры поверхности в сухой сезон [Eggler 1959; Zobel, 1991; Titus, 2003]. Спустя более пятидесяти лет после извержения вулкана Парикутин растительный покров заселил менее 10% пораженной территории и отличался неоднородностью распределения. Большинство пятен растительности были приурочены к участкам отложений тефры менее 39 см, что обусловлено ограничивающим действием их мощности на восстановление и рост растений, так как ее толщина препятствует достижению корней погребенного субстрата [Titus, 2003]. Глубина тефры является барьером для восстановления и роста, например, для *Eupatorium glabratum* Kunth, вида, неспособного к прорастанию, если размер частиц пироклаستيки, контактирующих с семенами, сравнительно большой (более 2 мм). На отложениях мелкозернистой тефры он дает достаточно хорошие всходы, однако также сильно увеличивается смертность и резко снижается рост по мере увеличения ее глубины вследствие переноса материала на заселенные участки. Как и на отложениях пироклаستيки вулкана Сент-Хеленс, представитель бобовых, *Lupinus elegans* Kunth, являлся одним из пионеров и доминантов, прорастая как на крупно-, так и мелкозернистой тефре, демонстрируя гораздо лучшее выживание и рост в любых условиях вследствие более крупных семян и азотфиксирующей способности.

Ограничивающее действие мощности тефры на выживание и рост растений также было установлено и при изучении процессов восстановления покрова на отложениях Сент-Хеленса. Frenzen и Franklin [1985], преследуя цель установить причины неравномерного расселения хвойных видов на отложениях со схожей поверхностью, сравнивали их восстановление на двух участках. Результаты этих исследований показали, что более интенсивными темпами восстановление происходило на участках весьма неглубокой тефры (примерно до 7 см). Другими авторами [del Moral, 1999] также было отмечено, что, как и на аэральных отложениях Парикутина, наибольшее видовое богатство и разнообразие жизненных форм характерно для тех участков, толщина слоя стабилизировавшейся тефры на которых минимальная. Зависимость темпов

восстановления растительного покрова на отложениях пироклаستيки от ее мощности отмечали и ряд других авторов [Griggs, 1918; Динамика растительного покрова, 2013].

Достаточно подробно стратегии расселения растений на отложениях тефры разной мощности рассмотрены в работе Гришина и его коллег, посвященной изучению динамики растительности Толбачинского дола (Камчатка) (2013). Летом 1975 года произошло трещинное извержение в 18 км к юго-западу от кратера активного вулкана Плоский Толбачик, в ходе которого было выброшено 0,7 км³ тёмной базальтовой тефры. Пеплопад покрыл территорию площадью 470 км² слоем мощностью 10 см и более, растительность погибла на площади 400 км² [Большое трещинное Толбачинское, 1984].

Как и на рассмотренных выше территориях, на отложениях тефры Плоского Толбачика пионерами выступали виды из числа многолетних трав с сильно разветвлёнными корневищами, закрепляющие субстрат, а также виды кустарничковых ив (*Salix sphenophylla* A., *S. arctica* Pall.). Впоследствии виды из числа ассекаторов (по Воробьеву [Лесная энциклопедия, 1985], свойственных конкретному сообществу, но мало влияющих на его структуру и создание микроклиматических и других условий в нём) поселяются в куртинах видов-пионеров или по их окраинам, образуя со временем на месте разрозненных дерновин многовидовое сомкнутое сообщество. В инициальной фазе также важную роль играют бобовые, в данном регионе это остролодочники. Ввиду сравнительно малого участия остролодочников на отложениях Толбачика по сравнению с другими вулканами Камчатки, здесь особенно обилён псаммофит *Leymus interior* (Hulten) Tzvelev [Динамика растительного покрова, 2013].

Изучение корреляций между участием видов на исследуемых площадях с мощностью слоя тефры позволило выделить две группы растений с разной стратегией заселения отложений. К первой относятся, согласно Гришину, «истинные» пионерные виды, произрастающие в условиях ослабленной конкуренции и отличающиеся выносливостью к агрессивным факторам среды. Это виды *Artemisia glomerata* Ledeb., *Campanula lasiocarpa* Cham., *Dianthus*

repens Willd., *Ermania parryoides* (Cham.) Botsch., *Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf., *Saxifraga funstonii* (Small) Fedde и *Stellaria eschscholtziana* Fenzl. Благодаря наличию стержневых корневых систем и розеточности побегов они надёжно закрепляются в рыхлом подвижном субстрате и отличаются хорошей выживаемостью, из-за чего проявляют малую корреляцию с мощностью слоя тефры. Ко второй группе относятся *Leymus interior* (Hulten) Tzvelev и *Poa malacantha* Kom., которые пронизывают относительно небольшие толщи тефры высокоподвижными корневищами, стабилизируя его и образуя монодоминантные группировки [Динамика растительного покрова, 2013].

Расселение растений на отложениях в целом происходит за счет районов, не подвергшихся воздействию эруптивных продуктов и сохранивших растительный покров. Заселение растениями-пионерами тефры, создание ими благоприятных условий для поселения видов других экологических групп приводят к формированию сообществ с необычной флористической композицией, состоящими из видов, которые принадлежат разным стадиям сукцессии [Кораблев, 2014]. Эрозия нестабилизировавшейся тефры, низкая влагоемкость отложений, высокие температура их поверхности и толщи в течение вегетационного периода значительно замедляют сукцессию на определенных участках, что с течением времени проявляется в неоднородности и мозаичности растительного покрова. При этом, в отличие от стабильных лавовых потоков, заселение подвижных участков тефры может не происходить достаточно длительное время [Манько, 1989].

1.3.2 Влияние поствулканической активности на растительный покров

Особенностью влияния поствулканической активности на растительный покров по сравнению с эруптивными событиями является их продолжительное воздействие. Этим определяется ряд специфических особенностей организации жизни растений и, соответственно, принципов их изучения. Ввиду регулярного поступления грязевулканического материала, длительного функционирования и перераспределения терм, состав и структура растительного покрова

обусловлены эволюцией поствулканических систем, которая определяет перераспределение видового состава в течение всей своей деятельности. По этой причине, в отличие от восстановления растительного покрова после эруптивных событий, которое имеет четко выраженный вектор сукцессионных процессов, при изучении влияния терм на растительность (за исключением случаев образования новых поствулканических систем) принято говорить о динамике растительного покрова и специфике распределения в их пределах видов с различной экологической валентностью.

Особенности распределения растительности термальных зон.

Неоднородность распределения выходов терм обуславливает различные формы микропоясности растительности. При линейном характере распределения терм наблюдается параллельная микропоясность, вокруг термальных полей концентрическая; в случае же хаотичного распределения терм отмечается эксцентрическая и особо сложная мозаичная [Самкова, 2016].

Многие исследователи выделяют целый ряд факторов, обуславливающих тот или иной вид микропоясности растительности в пределах функционирования терм. К их числу относятся температурный режим почв, их мощность и степень гидротермального изменения, увлажнение субстратов, химизм терм, влияние (возможное) химического состава почв и скорость заселения растениями прогретых зон [Given, 1980; Burns, 1995; Нешатаева, 2013 и др.]. В то же время, не все факторы могут играть главенствующую роль. Исследования Самковой и ее коллег [2016], направленные на установление причин микропоясности растительного покрова Больше-Банного термального поля (Камчатка), позволили установить, что смена растительных фаций в пределах поля связана в первую очередь с изменением температурных характеристик почвы, установленных по результатам промеров на глубине 0,5 м. Такие факторы, как щелочно-кислотные условия почв и увлажнение, определяли дифференциацию растительного покрова внутри зон различной тепловой интенсивности.

Очень часто, наряду с высокой температурой, влияние на пространственную структуру растительности оказывает низкий рН среды. В

результате работ чешских исследователей [Vegetation at the limits, 2008], выполненных на одном из крупнейших геотермальных полей центральной Италии (геотермальная зона Сассо Пизано – Монтеротондо-Мариттимо, Южная Тоскана), было установлено, что температура и pH почвы выполняют функцию строгого «экологического контроля» состава сообществ и видового богатства на участках, подвергающихся воздействию комплекса экстремальных условий. Прочие факторы, однако, и в этом случае определяли лишь отдельные отличия между схожими сообществами, не коррелируя при этом с характером их распределения в целом.

Нельзя не отметить факт первостепенной роли эндогенных факторов в формировании пространственной структуры растительного покрова термальных полей. В результате работ польских исследователей [Stress-induced changes, 2015], посвященных выявлению главенствующих и определяющих расселение видов экстремальных факторов термальных полей центральной Италии, было выявлено, что микропоясность растительности с физическими и химическими особенностями почвы, определяемыми эндогенными силами, при этом неблагоприятные климатические условия имели второстепенное значение. К аналогичному выводу пришли и Нешатаева и ее коллеги в ходе изучения растительности термальных полей кальдеры вулкана Узон (Камчатка) [Нешатаева, 2013]. На прогретых участках кальдеры наблюдалась инверсия растительных поясов: благодаря круглогодичному подогреву почвы подземным теплом в субальпийском поясе стлаников встречались «островки» каменноберезняков.

Специфическая среда обитания, значительно отличающаяся от зональных фоновых условий, является причиной существенных отличий растительных сообществ термальных зон от окружающих. Этим объясняется сравнительно более высокое видовое богатство и разнообразие сообществ термальных полей высоких широт и низкое в теплых районах по сравнению с зональными [Vegetation at the limits, 2008].

Адаптивные механизмы растений термальных зон. Растения, как и любые живые организмы, обладают способностью адаптироваться к условиям среды. В засушливых условиях развиваются различные по способу преодоления ограничивающего их существования фактора растения-ксерофиты, глубоководные водоросли способны к захвату света практически всей видимой части спектра для фотосинтетических процессов и пр. Однако, в процессе изучения экологии отдельных видов удается установить их значительно большую толерантность по отношению к тем или иным факторам. Для других те пороговые значения факторов, которые определяют существование большинства видов, напротив, являются единственно приемлемыми. Это относится, в первую очередь, к видам, адаптировавшимся к существованию в агрессивных условиях, таких как термальные вулканические системы, поскольку их активность и трансформирующее влияние на окружающую среду определяет широкий спектр адаптивных механизмов произрастающих в зоне непосредственного контакта видов.

Основные способы адаптаций растений, произрастающих в условиях влияния терм, можно условно разделить на физиологические, анатомические и симбиотические.

Особенностью **биохимической** адаптации растений к условиям газогидротерм является их возможность вовлекать продукты терм в обменные процессы. Ярким примером среди низших растений является представитель мохообразных *Solenostoma vulcanicola* (Schiffner) Nyushko. В местах разгрузки грязевулканического материала и гидротерм этот вид способен сплошным ковром покрывать субстрат, зачастую частично гидротермально измененный [Потемкин, 2011]. Приуроченность к термальным выходам обусловлена его высокой толерантностью к кислым и прогретым влажным субстратам, что делает его своего рода индикатором зон разгрузки терм.

Среди высших растений также встречаются особи, способные использовать продукты гидротерм, обнаруживая при этом зависимость от них и неспособность произрастать в иных условиях. Таковым является *Dichanthelium*

lanuginosum var. *thermale* (Bol.) Spellenb – представитель злаков, являющий эндемичной формой фумарольных и гейзерных полей Сереной Америки. Благодаря высокому водному потенциалу особей этого вида (1,5 мПа), растения способны использовать в процессе метаболизма минерализованную воду гейзеров. В непосредственной близости от гидротерм представители других видов не способны поддерживать такие значения водного потенциала, поэтому здесь злак является, по большому счету, единственным таксоном. В то же время, он не способен произрастать в удалении от гидротерм, поскольку более низкие значения приводят к падению тургорного давления в листьях, а при падении до 0,2 мПа не происходит открытие устьиц, что блокирует фотосинтетические процессы. В связи с этим, данный вид может развиваться только в гидротермальных условиях, характеризующихся особыми водными и термическими режимами и химизмом субстрата [Pavlik, 2001; Stout, 2002]. Подобную приуроченность демонстрирует другой представитель злаков *Miscanthus sinensis* Andersson, встречающийся на сольфатарных полях Курильских островов. Термальные биотопы не являются его единственной средой жизни, однако он способен формировать сомкнутый и хорошо развитый травостой в непосредственной близости от выходов гидротерм и на участках рассредоточенного парения.

В отличие от физиологических адаптаций, **анатомические** изменения особей различных таксонов, как правило, не обнаруживают видоспецифичности в отклике на воздействие факторов. Общий характер воздействия на анатомию коры растений столь специфичных факторов аналогичен другим, таким как свет, влага и загрязнение [Побережная, 2011]. У растений *Calluna vulgaris* (L.) Hull на геотермальных полях Сассо-Пизано (Италия) такие признаки, как толщина кутикулы и лигнина, вдоль градиента факторов геотермальной активности с их ростом увеличиваются [Morpho-physiological plasticity, 2013]. Подобные же изменения количественного характера наблюдаются и в анатомическом строении стеблей растений сольфатарных полей Курильских островов, таких как *Hydrangea paniculata* Siebold, *Aralia elata* (Miq.) Seem. и *Pinus pumila* (Pall.) Regel.

По мере приближения к местам выходов газогидротерм отмечаются изменения толщины слоя флоэмы, утолщение клеток колленхимы, изменения числа кристаллоносных клеток и ряда других показателей [Ерёмин, 2007; Копанина, 2008; Побережная, 2011].

Зачастую существование различных видов в условиях гидротермальной деятельности, близких к экстремальным, возможно благодаря их **симбиотическим** ассоциациям с представителями отдела *Glomeromycota*, с которыми они образуют так называемую арбускулярную микоризу. Образование микоризы в целом характерно для подавляющего большинства высших растений – всех голосеменных, около 70% однодольных и 80–90% двудольных. Однако в отличие от эктомикоризы, при образовании арбускулярной не происходит существенных изменений корневой системы растения [Koltai, 2010]. Известны многочисленные случаи образования микоризы одним мицелием с различными растениями и обмена веществом между ними, наиболее интересным вариантом из которых являются «мицелиальные мосты» между бесхлорофилльными гетеротрофными растениями и фотосинтезирующими автотрофами, перенос веществ между которыми на 2010 год научно не доказан [Burns, 1997].

Биологические показатели растений, такие как их рост, выживаемость и биомасса, существенно увеличивается на почвах гидротерм, если они ассоциированы с грибами [Clark, 1999; Cuenca, 2001; Koltai, 2010]. Это обусловлено тем, что гифы гриба способны влиять на уровень pH в занимаемых микроразонах, влияя на подвижность питательных веществ, снижать токсическое воздействие ионов алюминия, лимитирующим развитие растений на сильно кислых почвах [Clark, 1997; Peterson, 2004].

В научной литературе есть ряд подробно описанных примеров проявления толерантных по отношению к гидротермальной среде признаков различных видов растений, образующих **эндомикоризу**, или арбускулярную микоризу. Так, рассмотренный в качестве примера биохимической адаптации представитель злаков *D. lanuginosum* по сравнению с другими видами демонстрировал значительно более высокие показатели покрытия и биомассы на кислых почвах

близ термальных выходов Йеллоустонского национального парка (США) [Stout, 2002]. В то же время, число колониобразующих единиц (КОЕ-индекс) представителей *Curvularia protuberata* Nelson – вида, образующего арбускулы – было значительным именно в тех местах, где произрастал злак [Fungi from Geothermal, 1999; Fungi in Yellowstone's, 2005]. Аналогичные результаты получили и китайские исследователи [Diversity of fungi, 2015], изучавшие способность эдномикоризников повышать термотолерантность растений-хозяев. Гриб *Curvularia crepinii* (Westend.) Boedijn, выделенный из корней растения *Hedyotis diffusa* Willd, значительно улучшил термотолерантность растений в лабораторных условиях: смертность особей, инфицированных эндофитами, была существенно ниже.

Толерантность некоторых видов растений термальных зон может объясняться симбиотическими взаимоотношениями с грибами, образующими **эктомикоризу**. Изучение флоры грибов в сообществах сосны *Pinus contorta* Douglas ex Loudon Йеллоустонского национального парка американскими исследователями [Cullings, 2001] показало, что видовой состав термальных и фоновых биотопов существенно различается, сходство флор незначительно. Возможность успешной колонизации сосны участков с повышенной геотермальной активностью обусловлена, по данным авторов, симбиотическими взаимоотношениями с представителями специфичного набора видов грибов, в частности микоризе корней дерева и гастеромицета *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker & Couch. Этот же вид грибов обусловил термотолерантность вида *Kunzea ericoides* var. *microflora* – эндемика термальных полей Новой Зеландии [Moyersoen, 2004].

Таким образом, на основе обзора научной отечественной и зарубежной литературы по теме исследования можно сделать ряд заключений.

Современный вулканизм является одной из основных движущих эндогенных сил, поддерживающих динамику растительного покрова. Множественность типов и путей поступления эруптивных продуктов,

периодичность извержений и эволюция вулканических систем обуславливает неравномерное распределение растительного покрова, образование локальных экосистем, ведущее к увеличению биоразнообразия регионов и усложнению экологических связей биосистем.

Сукцессионные процессы на отложениях вулканического материала характеризуются как общими чертами, так и различиями. На обломочных лавах и незакрепленном пирокластическом материале растительный покров может не сформироваться и за сотни лет, в то время как на волнистых лавах и стабилизировавшихся отложениях тефры и пирокластических потоков сукцессионные процессы отмечаются уже в первый вегетационный период. В обоих случаях возможна вторичная сукцессия, которая приурочена к различным надувам, трещинам и микродепрессиям, в которых накапливается рыхлый обломочный материал. Однако большая поверхность лавы претерпевает полный цикл восстановления растительности от низших растений до зонального древостоя ввиду полного захоронения исходных ландшафтов, в то время как на отложениях пирокластики малой мощности одни виды способны прорасти сквозь толщу будучи погребенными, либо поселившись на поверхности. На более мощных стабилизировавшихся отложениях, очевидно, восстановительные процессы происходят гораздо дольше, однако благодаря рыхлому субстрату и, как следствие, более интенсивным процессам эрозии сукцессия на пирокластических отложениях происходит значительно быстрее, чем на лавовых потоках.

Растительный мир реагирует на воздействие эруптивных продуктов по-разному. Большая часть отличается приуроченностью к определенным эдафическим условиям, таким как термический режим, почвенная влага, уровень рН и минеральное питание, вследствие чего формируется комплекс сообществ, характерных для каждого отличного биотопа. Размещение в пространстве отложений продуктов эрупции и неравномерная локализация выходов терм обуславливает формирование различных типов микропоясности – от линейной в случае трещинного выхода до мозаичной при хаотичном распределении. Другие

виды отличаются наличием различных адаптивных механизмов, позволяющих им преодолевать накладываемые термами ограничения и колонизировать в условиях отсутствия конкуренции термальные биотопы.

2 Природные условия

Работы по исследованию динамики растительного покрова под влиянием современной вулканической активности и в условиях антропогенной нагрузки, а также особенностей его формирования и восстановления в импактных зонах были выполнены на двух участках: 1) юго-восточный склон вулкана Пик Сарычева (о. Матуа, Центральные Курилы), одна из долин которого пострадала от схода лахара в ходе извержения в 2009 года; 2) Старозаводское сольфатарное поле, расположенное на нижних участках западного склона вулкана Баранского (о. Итуруп, Южные Курилы) (рисунок 2.1). Комплекс природных условий районов каждого объекта исследований приведены в следующих разделах.

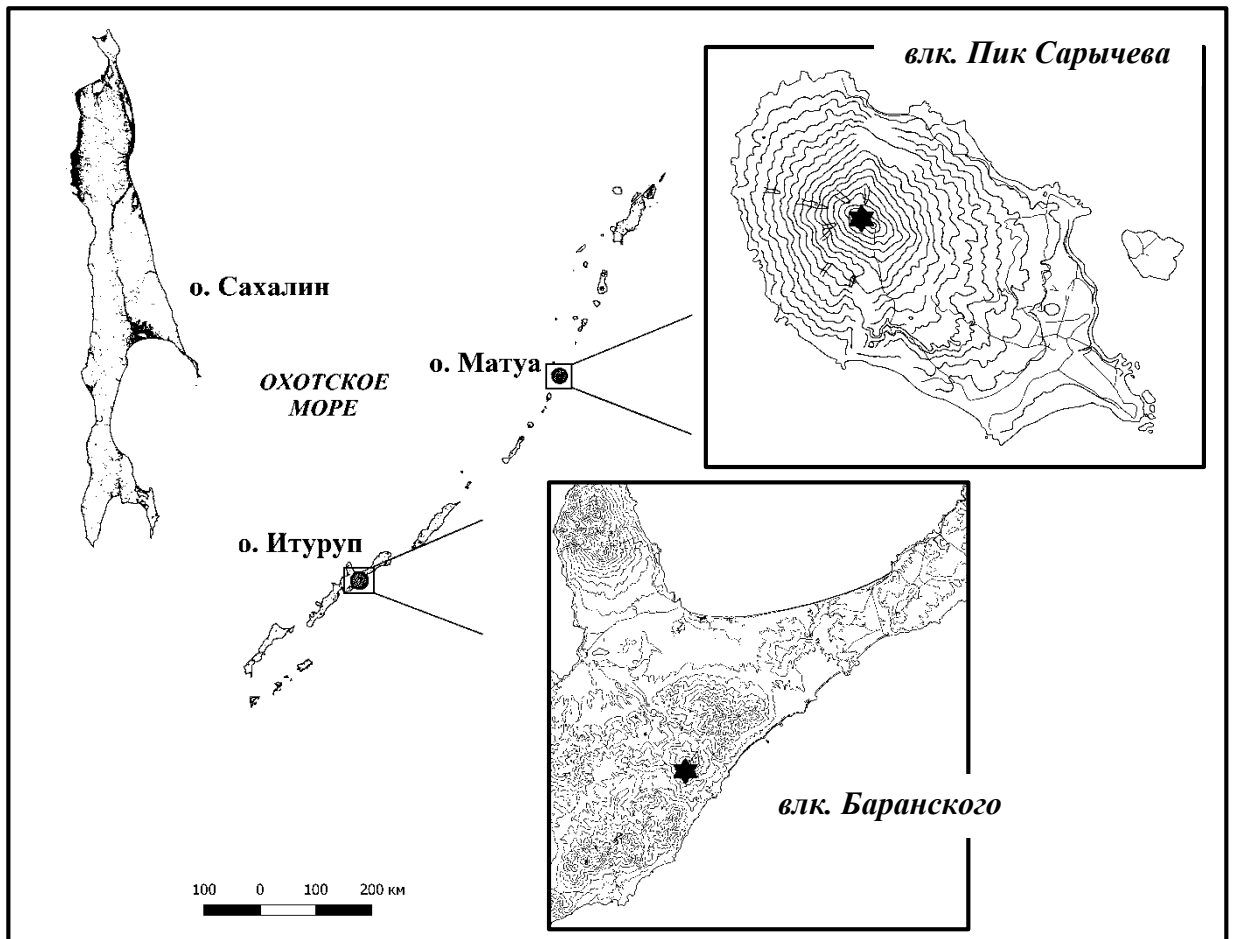


Рисунок 2.1 – Географическое положение районов исследований.

2.1 Остров Матуа

2.1.1 Рельеф и геология

Матуа ($48^{\circ}05'$ с. ш. $153^{\circ}13'$ в. д.) – остров средней группы Большой гряды Курильских островов. В плане остров имеет вид неправильного овала размером 12×6 км, вытянутого в северо-западном направлении, площадь – 50 км^2 . Юго-восточная часть острова представляет довольно плоскую поверхность высотой $50\text{--}100$ м над ур. м., а в северо-западной части возвышается действующий конус – Пик Сарычева ($48^{\circ}05'26''$ с. ш. $153^{\circ}12'05''$ в. д.). На расстоянии $1,3$ км к востоку от Матуа через пролив Двойной находится небольшой плоский островок Топорковый (площадь 1 км^2 , максимальная высота 70 м), который, несомненно, ранее составлял единое целое с Матуа. Между мысами Клюв и Юрлова расположена бухта Двойная, на юго-востоке острова слабо выраженная бухта Айну. Отделен проливом Головнина от острова Райкоке, расположенного в 18 км севернее, а также проливом Надежды от острова Расшуа в 28 км к юго-западу [Горшков, 1967].

Основным рельефообразующим фактором на Курильских островах является четвертичный вулканизм и абразионная деятельность моря. Влияние на формирование тектонических, денудационных, аккумулятивных и других процессов существенно затушено. На всей гряде преобладает низко- и среднегорный рельеф с высотами до 1500 м [Южные Курильские острова, 1992].

Остров Матуа имеет довольно сложное строение. Молодые пирокластическая и лавовые потоки в значительной мере перекрывают и маскируют более древние части фундамента острова, в котором залегают третичные породы. Юго-восточную половину острова Матуа формируют остатки вулкана Матуа, являющегося по отношению к Пикку Сарычева соммой. Поверхность юго-восточной части соммы перекрыта мощными потоками лавы, которые, в свою очередь, покрыты отложениями шлаков. Северо-западную часть острова занимает центральный конус Пик Сарычева. При наблюдении с северо-запада конус имеет очень правильную форму со слабо усеченной вершиной. Западные склоны конуса спускаются непосредственно к Охотскому морю, восточные –

примыкают к сомме, в значительной мере перекрывая ее. Диаметр кратера вулкана приблизительно равен 250 м; юго-восточный край его гребня значительно выше остальных участков и достигает 1497 м над ур. м., что является наивысшей точкой острова. Стенки кратера вертикальные, местами даже нависающие; на дне кратера хорошо виден слабо выпуклый щит твердой лавы, покрытый сетью характерных трещин [Горшков, 1967; Комплексные исследования, 2017].

На острове наблюдаются два комплекса лавовых потоков: относительно древние потоки (более 1000 лет), спускающиеся по юго-восточному склону старой постройки, и молодые (до нескольких сотен лет) потоки современного вулканизма. По характеру извержения вулкана эксплозивные, часто эффузивно-эксплозивные, продукты извержения – андезибазальты. Сильные эксплозивные извержения сопровождались образованием пирокластических потоков, мощные отложения которых вскрываются на побережьях острова [Мархинин, 1964; Горшков, 1967]. К крупнейшим за исторический период относятся извержения, произошедшие приблизительно в 1760, 1930, 1946 [Горшков, 1946; 1967] и 2009 годах. [Комплексная экспедиция, 2009; Мощное извержение вулкана, 2010; Экспедиция, 2010], менее мощные эруптивные события происходили в 1960 [Мархинин, 1964] и 1976 годах [Извержение вулкана Пик, 1978].

2.1.2 Климат

Для острова Матуа характерен холодный климат северных Курил, с высоким количеством осадков, преобладанием облачности и частых туманов (до 205 дней в год), постоянных и сильных ветров [Справочник по климату СССР, 1970]. Несмотря на то, что зима сравнительно мягкая (среднемесячная температура января равна лишь -6.3°C), лето холодное – температура наиболее теплого месяца (август) составляет всего $+10.9^{\circ}\text{C}$. Показатели теплообеспеченности в вегетационный период очень низкие: сумма среднесуточных температур выше 10°C равна 406° (наиболее низкий показатель для Курил), а тепловой индекс Т. Кира равен 13.8°C . Это говорит о

том, что условия для роста деревьев находятся здесь ниже предельно возможных ($K_{kira} = 15 \text{ }^\circ\text{C}$) [Гришин, 2012]. Осадков выпадает 1223 мм/год, при этом в теплый период (июль–октябрь) их среднее количество (129 мм/мес.) значительно выше, чем в остальные месяцы (89 мм/мес.).

2.1.3 Ландшафтная структура

На острове, как территории современного активного вулканизма, в формировании почв и процессах почвообразования принимают два сильных фактора – вулканогенный и биогенный [Ивлев, 1982]. Под влиянием вулканизма происходит постоянное обновление литогенной основы, сопровождающееся прерывистостью процессов почвообразования. Роль биогенного фактора заключается в накоплении органических остатков вследствие высокой продуктивности растений. Совместное действие этих двух факторов находит отражение в строении почвенных профилей и свойствах почв. Почвенный покров территорий, особенно сильно подверженных воздействию продуктов эруптивной деятельности, отличается четко выраженной слоистостью, которая создается чередованием пепловых прослоек и погребенных гумусовых горизонтов [Захарихина, 2011]. Особенности минерального состава изверженного материала определяют своеобразие вулканических почв: на андезитовом, андезибазальтовом и базальтовом пирокластическом материале, в составе которого преобладают среднее и основное стекло, а также полевые шпаты, развиваются охристые почвы [Камчатка. Курильские, 1974].

До извержения 2009 года почти 19% площади острова занимали ландшафты крутых и средней крутизны склонов стратовулканических конусов с пирокластическим материалом, которые спускались от вершины вулкана на северных склонах до 450 м, а на южных до 800-750 м. Доминировали на острове ландшафты крутых и средней крутизны склонов лавовых потоков, которые «опоясывали» стратовулканический конус со всех сторон, а на севере, востоке и западе достигали побережья. На юге они спускались к юго-восточной равнинной части острова до высоты 90-110 м. Ландшафты лавовых потоков формировали

также островок Топорковый. Юго-восточную часть острова занимали ландшафты субгоризонтальных поверхностей абразионно-аккумулятивных и аллювиально-морских террас и равнин (14,93% площади острова), почвы – буроземы темные глееватые, местами лугово-дерновые. Северо-восточнее и южнее экструзивного купола выделялись ландшафты расчлененных обрывов с обнажениями андезитов и базальтов. Вдоль всей прибрежной полосы островов Матуа и Топорковый были представлены ландшафты абразионно-денудационных уступов с маломощными дерновыми, часто сильно опесчаненными почвами [Ганзей, 2010].

Поступление большого количества вулканического материала во время извержения 2009 года привело к существенной перестройке ландшафтной структуры. Полная перестройка ландшафтов произошла в пределах вулкана Пик Сарычева, что связано с прохождением пирокластических потоков, оказавших на их компоненты тепловое и механическое воздействие. Почвенный покров в пределах существовавших ПТК был полностью уничтожен. Вершинную часть вулкана стали занимать ландшафты стратовулканического конуса с мощным чехлом пирокластических отложений. Доминирующее положение на склонах вулканического конуса теперь имеют ландшафты крутых и средней крутизны склонов, покрытых слаболитифицированными пирокластическими отложениями (32.76% площади острова). Местами сохранились ландшафты крутых и средней крутизны склонов лавовых потоков (23.55% площади острова) и расчлененных обрывов. Наименьшему вулканическому преобразованию подверглись ландшафты террасовидных поверхностей в юго-восточной части острова. ПТК остались в прежних границах, выпадение вулканического пепла не оказало существенного воздействия на почвенный покров. До извержения вдоль всего побережья острова был распространен ландшафт абразионно-денудационных уступов с валунно-галечным пляжем и штормовыми валами, с лугово-дерновыми почвами (8.31% площади острова). Прохождение пирокластических потоков до побережья вызвало уничтожение данных ПТК в

северной половине острова (0.89% площади острова). Площадь острова увеличилась примерно на 1.1 км² (2.09%).

В начальную стадию извержения со склонов вулкана сошло несколько лахаров, следы их прохождения сохранились в восточной и юго-восточной частях острова. Наиболее мощный и протяженный поток сошел по южному склону вулкана до старой взлетно-посадочной полосы на расстояние 2.4 км. Ширина зоны воздействия лахаров не превышала 10–15 м, в зоне прохождения лахара полностью уничтожен почвенный покров. Также, на восточном склоне сошли несколько лавовых потоков, не достигших пляжей, однако, протянувшихся на расстоянии до 2,5 км [Гришин, 2012].

2.1.4 Флора и растительность

В соответствии с районированием архипелага остров Матуа относится к Среднекурильскому району Южно-Камчатско-Северокурильского округа Охотско-Камчатской провинции Циркумбореальной флористической области (Баркалов, 2002). Ограниченность и удаленность Средних Курил от крупных участков суши, суровые климатические условия являются причиной их сравнительно невысокого таксономического разнообразия по сравнению с Северными и Южными Курильскими островами. Кроме того, на формирование флоры острова Матуа существенное влияние оказала антропогенная деятельность из-за длительной милитаризации острова и использования его для базирования советских, а после и российских военных и пограничных частей [Самарин, 2019а, 2019б].

Первое наиболее подробное описание флоры острова Матуа приведено японским ботаником Tatewaki [1957]. Согласно имеющимся на тот момент данным, на острове насчитывалось 140 видов сосудистых растений. Первое значимое уточнение списка флоры было выполнено Баркаловым в 2002 году (Баркалов, 2002), а всего несколькими годами позже более полный список флоры приведен им же в работе, посвященной изучению флоры курильской дуги [Баркалов, 2009]. Количество видов с учетом сборов Tatewaki на 2009 год

составило 214 (18 заносных), которыми было представлено 51 семейство, 138 родов (7 заносных). В ходе экспедиции на остров летом 2010 года Гришиным с соавторами [Гришин, 2012] были проведены исследования флоры острова, которые позволили пополнить список на 17 видов. После экспедиций РГО в 2016 и 2017 гг. группой ученых (Флора..., 2020) был составлен первый атлас-определитель для острова Матуа, куда, помимо прочей биоты, были включены 112 видов сосудистых растений. Всего на сегодняшний день флора острова Матуа насчитывает 231 вид сосудистых растений (21 заносный), которыми представлены 53 семейства, 149 родов.

В целом, структура и состав растительного покрова острова опосредованно связаны с вулканизмом. Критическими факторами для растительности являются суровые климатические условия, в первую очередь – низкая теплообеспеченность, а также контрастность и нестабильность режимов среды в целом, неблагоприятные молодые вулканогенные эдафотопы и катастрофическое воздействие современного вулканизма [Гришин, 2000; 2008; 2009].

Для флоры острова характерно преобладание видов циркумполярного и азиатско-американского типов ареалов, в то время как во флоре Курильских островов в основном доминируют виды с восточноазиатским типом ареала. Кроме того, доля общеазиатских видов острова составляет всего 28%, что существенно ниже, чем на Средних Курилах (36%) и Курильских островах в целом (60%) [Баркалов, 2009]. Этот свидетельствует о том, что южные элементы флоры с трудом продвигаются на север, не находя подходящих экотопов на небольших островах. Высокое число видов северотихоокеанской группы ареалов на острове демонстрирует процесс интенсивного распространения этих видов вдоль морских побережий в южном направлении [Гришин, 2012]. К американо-северотихоокеанской группе относятся всего три вида – *Calamagrostis inexpana* A. Gray, *Vahlodea flexuosa* (Honda) Ohwi, *Veronica Americana* (Rafin.) Schwein. ex Benth. Небольшое количество видов этой группы вполне обосновано: растения

имеют основное распространение на Американском континенте, и лишь краем ареала достигают Курильских островов.

Другие типы ареалов представлены на о-ве Матуа незначительным числом видов, лишь в камчатско-курильско-японской группе азиатского типа ареалов находится существенное количество видов – 22, так как территория острова расположена в центре данной группы ареалов. Так как Курильские острова характеризуются низким уровнем эндемизма в связи со своей относительной молодостью, то и на о-ве Матуа курильских эндемиков немного: *Minuartia kurilensis* Ikonn. et Barkalov, *Oxytropis retusa* Matsum., *Taraxacum ketojense* Tatew. et Kitam., *Taraxacum shimushirense* Tatew. et Kitam.

Лесной комплекс включает 28,4% видов от местной флоры, что соответствует показателям по средним Курилам, но распределение по эколого-ценотическим группам отличается от таковых: на о-ве Матуа больший процент видов относится к лугово-лиственно-лесной группе и меньший – к широколиственно-лесной. Заросли *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar образуют мощный, фактически единственный четко выраженный пояс растительности на острове (рисунок 2.2). Он располагается от склонов прибрежных террас (несколько метров над уровнем моря) до 400–500 м над ур. м.; отдельными куртинами ольховник встречается до высоты 700 м. Имея такое широкое распространение и произрастая в разных экологических условиях, ольховник меняет свой облик: в неблагоприятных условиях это приземистый, не выше 0,5 м низкий кустарник, а в хорошо увлажненных, но достаточно дренированных и защищенных от ветра местах это высокие, до 5 м. К ольховнику часто добавляется *Sorbus sambucifolia* Cham. et Schlecht., особенно в верхней части пояса. Наиболее представительные виды данного комплекса: *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Senecio cannabifolius* Less., *Circaea alpina* L., *Dryopteris expansa* (C. Presl.) Fras.-Jenk. et Jermy, *Petasites japonicus* (Siebold et Zucc.) Maxim., *Fragaria nipponica* Makino. Из 33 семейств ведущими являются: Rosaceae, Asteraceae, Poaceae, Orchidaceae. Растительный покров выше 450 м становится разреженным и проективное

покрытие обычно не превышает 60–70%. Выше по склону стланиковая растительность сменяется на несомкнутые, как правило, травяно-кустарничковые сообщества. Здесь можно встретить как кустарничковые сообщества, так и луговинные тундры, а также горные разнотравные луга, причем последние по площади преобладают. Для них характерны разнотравные и разнотравно-злаковые сообщества. На этой территории часто встречаются пятна стелющихся кустарников: *Salix hidakamontana* Н. Нара, *Lonicera caerulea* L., *Rhodiola rosea* L. При дальнейшем поднятии по склону (выше 600 м) наблюдается довольно резкое изменение растительного покрова: на крутых осыпях удерживаются небольшими пятнами представители травяно-кустарничкового яруса, но проективное покрытие быстро падает до 10% и ниже, хотя на более плоских участках может достигать 50%. На высоте 870 м произрастают только отдельные экземпляры субальпийской растительности.



Рисунок 2.2 – Заросли ольховника шеломайникового на юго-восточном склоне влк. Пик Сарычева.

Среди растений высокогорного комплекса больше всего видов семейств Ericaceae, Asteraceae, Poaceae. Всего флора представлена 30 семействами. Наиболее типичными видами являются: *Tilingia ajanensis* Regel et Til., *Solidago*

paramuschirensis Barkalov, ольховник, *Carex flavocuspis* Franch. et Savat., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Phyllodoce aleutica* (Spreng.) Heller, *Arctericia nana* (Maxim.) Makino, *Gaultheria miqueliana* Takeda, *Rhododendron aureum* Georgi, *Parageum calthifolium* (Menz.) Nakai et Hara, *Pennellianthus frutescens* (Lamb.) Crosswhite, остролодочник. Распределение видов по эколого-ценотическим группам происходит следующим образом: преобладают собственно высокогорные виды, затем следуют монтанные, гипарктомонтанные и тундрово-высокогорные.

Показатели процентного количества видов лугово-болотного комплекса в целом примерно одинаковы для острова Матуа, средних Курил и Курильских островов. Исключение составляет группа водно-болотных растений – для острова Матуа численность видов этой группы невелика в связи, с одной стороны, с отсутствием настоящих болот, а с другой – с воздействием на приморские террасы цунами, разрушающих имеющиеся фитоценозы. Наибольший процент видов в комплексе, как и во флоре острова в целом, занимает луговая группа, что свидетельствует о существенном участии лугового типа растительности в растительном покрове о-ва Матуа. Всего здесь отмечены представители 23 семейств; чаще всего встречаются виды из Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Ranunculaceae.

На острове хорошо представлен приморский комплекс видов растений – в процентном отношении он превосходит таковой для средних Курил и Курильских островов в целом. Это превосходство происходит за счет видов группы лугово-приморской и скально-приморской группы, относящихся к 13 семействам. Растительность приморских террас имеет относительно богатый видовой состав и представлена комплексом различных ассоциаций. На песчаных и галечных пологих аккумулятивных берегах, вдоль полосы прибоя чаще всего произрастают сообщества (нередко фрагментарно выраженные – в виде куртин, пятен, полос) с доминированием *Honckenya oblongifolia* Torr. et Gray и участием *Mertensia maritima* (L.) S.F. Gray, сменяющиеся полосой *Senecio pseudoarnica*

Less. и *Leymus mollis* (Trin.) Pilger. Затем на береговых валах разной высоты встречаются чистые заросли колосняка [Гришин, 2012].

2.2 Остров Итуруп

2.2.1 Рельеф и геология

Остров Итуруп ($45^{\circ}00'00''$ с. ш. $147^{\circ}53'00''$ в. д.) – второй с юга остров на Большой гряде и крупнейший из островов всей Курильской гряды [Горшков, 1967]. Его протяженность составляет 200 км, ширина от 7 до 27 км. Площадь – 3174,71 км². Длина береговой линии достигает 581,9 км. Крайними точками острова являются: на севере – м. Тепта ($45^{\circ}33'$ с. ш., $148^{\circ}47'$ в. д.), на юге – м. Рикорда ($44^{\circ}25'$ с. ш., $146^{\circ}56'$ в. д.), на западе – м. Гневный ($44^{\circ}27'$ с. ш., $146^{\circ}52'$ в. д.), на востоке – м. Илья Муромец ($45^{\circ}31'$ с. ш., $148^{\circ}53'$ в. д.). Остров имеет своеобразные очертания с обилием крупных заливов, полуостровов и мысов, из которых наиболее крупный – полуостров Медвежий. На охотоморском побережье выдаются к западу полуострова Чирип, Пржевальского, Атсонупури, Челюсть и Клык. В сушу врезаны и хорошо оконтурены заливы Львиная Пасть, Доброе Начало, Одесский, Курильский, Простор. На восточной стороне вулканические массивы подходят вплотную к побережью, и поэтому береговые обрывы зачастую круто погружаются в море. Здесь обособляются заливы Рока, Касатка, бухта Медвежья. Остров отделен проливом Фриза от острова Уруп, расположенного в 40 км к северо-востоку; проливом Екатерины — от острова Кунашир, расположенного в 22 км к юго-западу. [Южные Курильские острова, 1992].

Рельеф острова Итуруп представляет весьма пеструю разнообразную мозаику, в которой сочетаются горные хребты, одиночные вулканические конусы, равнинные перешейки и разноуровневые террасы [Курильские острова, 2004]. Значительную площадь на острове занимают породы третичного фундамента. В основном остров состоит из вулканических массивов и горных кряжей. Можно выделить 8 горных групп и изолированных вулканов. Всего на острове насчитывается до 40-48 вулканов, из них 9 – действующие: Кудрявый (986 м), Меньший Брат (562 м), Чирип (1589 м), Богдан Хмельницкий (1585 м), Баранского (1134 м), Иван Грозный (1159 м), Стокап (1634 м), Атсонупури (1205 м), Берутарубе (1223 м) [Горшков, 1967; Южные Курильские острова, 1992]. На

острове множество водопадов, в том числе один из самых высоких в России водопад Илья Муромец (141 м), находящийся на полуострове Медвежий, озёра, горячие и минеральные источники.

Вулкан Баранского, в пределах которого были проведены исследования, расположен в северо-восточной части хребта Грозный и представляет собой довольно сложное сооружение. Он поднимается в виде изолированного, сильно усеченного конуса высотой 1132,7 м над ур. м., по морфогенетической классификации относится к «кустовым» (многовыходным) стратовулканам. Вулкан возник в позднем плейстоцене и проявил смешанную деятельность – с эксплозиями и излияниями лав. Лавовые потоки вулкана спускаются на 4-5 км к юго-востоку до берега океана; на такое же расстояние они протягиваются в противоположном направлении, занимая участок 6×9 км. Склоны конуса, за исключением северного сектора, сложенного молодыми лавами, сильно эродированы, и вулкан при наблюдении с юга имеет довольно старый облик. Некоторые потоки образуют выступающие в море мысы, например, близ ручья Водопадного. Старый вершинный кратер сильно разрушен, в нем находится пологий пирокластический внутренний конус. Кратер последнего несколько сдвинут в северном направлении, его гребень в северной части полностью уничтожен, и кратер широко открыт к северо-северо-западу. Многочисленные лавовые потоки, связанные с внутренним кратером, покрывают значительный сектор в северной и восточной частях конуса. На дне кратера в виде пологого щита поднимается экструзивный купол. Невысокие, крутые склоны его переходят в широкую, слабовыпуклую вершину. Диаметр купола около 500 м, высота над дном кратера около 40-50 м. Северная часть купола взорвана, здесь расположена цепочка из нескольких небольших эксплозивных воронок, образованных, по неподтвержденным данным, в 1951 году, и большой глубокий эксплозивный колодец. От этой взорванной части купола по северо-западному склону спускается самый молодой лавовый поток; ширина его в истоках достигает 500 м, в нижней части около 1 км, длина до 2 км, а мощность 50-60 м [Горшков, 1967; Федорченко, 1989].

На юго-западном склоне конуса влк. Баранского на высоте около 750 м расположен амфитеатр эруптивного происхождения, на дне которого имеются пять крупных парогазовых выходов и термальные источники (Верхнее сольфатарное поле). Ниже по склону, в долинах ручья Старозаводского (территория ГеоТЭС «Океанская») и р. Кипящей, также расположены сольфатарные поля с выходами газогидротерм разного химического состава и температурой более 100 °С. На этих участках наблюдаются современные процессы образования форм микрорельефа, связанные с сольфатарно-гидротермальной деятельностью: рост сольфатарных построек, формирование грязевых котлов и воронок термальных источников, эрозионные процессы на поверхности гидротермально измененных пород [Жарков, 2010; 2014].

2.2.2 Климат

В целом климат острова Итуруп относится к умеренному морскому, с признаками муссонного и существенным различием в микроклимате между охотоморской и тихоокеанской частью. Эти различия обусловлены тем, что охотоморское побережье согревают тёплые воды течения Соя, в то время как тихоокеанское подвержено влиянию холодного течения Оясио, из-за чего тихоокеанское побережье заметно холоднее [Власова, 2004]. На охотоморском побережье острова меньше туманов, поэтому количество ясных и теплых дней в году заметно выше, чем на тихоокеанском.

Среднегодовая температура воздуха на острове составляет 4,3°С, относительная влажность воздуха 74,7%. Средняя скорость ветра около 6,9 м/с. Количество осадков в среднем немногим более 1000 мм/год. Осадки распределяются по месяцам довольно равномерно, но все же осенью и зимой их выпадает несколько больше, чем весной и летом: осенью и зимой около 600 мм, а весной и летом – около 435. В целом лето на острове влажное и довольно прохладное. Из-за повышенной влажности самым тёплым месяцем года является август, когда среднемесячные температуры достигают +16°С. Это выше чем на Уруппе, но немного прохладней чем на Кунашире. Сумма активных температур

на Итуруп составляет 1350°C по сравнению с 1700°C на Кунашире, 1650°C на Шикотане и 700°C на Уруп. Зимы на острове значительно мягче, чем на континенте, характеризуются частыми снегопадами и оттепелями. Среднемесячная температура самого холодного месяца – февраля – достигала – 7,2°C [Добрынин, 2000]. Благодаря огромным запасам снега в холодный период успешно выживают многие южные растения, а летом тающие снежки поддерживают оптимальное водоснабжение влаголюбивых видов [Справочник по климату СССР, 1970].

2.2.3 Ландшафтная структура

Ландшафтная структура острова Итуруп как крупнейшего из всех Курильских островов отличаются наибольшим разнообразием. Здесь насчитывается 6 основных типов ландшафтов: 1) ландшафты крутых и средней крутизны склонов стратовулканических конусов; 2) ландшафты крутых и средней крутизны склонов древних вулканов с лавовыми потоками, сложенные андезитами, базальтами и туфами; 3) пологие, холмисто-западинные поверхности моренных отложений; 4) ландшафты склонов и днищ временных и постоянных водотоков; 5) субгоризонтальные поверхности вулканических плато, сложенные андезитами, базальтами и туфами; 6) ландшафты крутых и средней крутизны склонов лавовых потоков [Ганзей, 2010].

В распределении почв на территории острова, как и Южных Курил в целом, прослеживается высотная поясность. На приморских и приозерных террасах, а также в долинах ручьев и рек почвы слабо дренированы и обычно заболочены, торфянисто-глеевые. На возвышенных участках преобладают дерново-луговые почвы, а на склонах вулканических построек распространение получили горно-лесные кислые пропитанно-многогумусовые оподзоленные почвы.

Для хребта Грозный, в пределах которого находится вулкан Баранского, также характерна высотная поясность в распределении почв. Ландшафты крутых и средней крутизны склонов стратовулканических конусов венчают

большинство вулканических массивов острова (4,05% от общей площади). На хребте Грозный они представлены на вершинах и привершинных участках вулканов Баранского, Тебенькова, Дракон и Иван Грозный, горе Монотопури. В их средних пределах сформированы сухоторфянистые, местами слоисто-пепловые, перегнойно-иллювиально-гумусовые почвы, а на нижних участках охристо-подзолистые почвы, местами перегнойно-иллювиально-гумусовые.

Доминируют на острове ландшафты крутых и средней крутизны склонов древних вулканов с лавовыми потоками, сложенные андезитами, базальтами и туфами (40,73%). Они формируют всю площадь хребта Грозный, занимая склоны, расположенные ниже стратовулканических конусов. На склонах, прилегающих к стратовулканическому конусу, преобладают сухоторфянистые почвы, а также широкое распространение имеют охристо-подзолистые почвы, местами перегнойно-иллювиально-гумусовые. Охристые типичные и перегнойно-охристые почвы приурочены к средним и нижним частям склонов [Ганзей 2010]. Территории сольфатарных и fumarольных полей зачастую лишены почвенного покрова, либо они находятся на начальном этапе формирования [Ивлев, 1982].

2.2.4 Флора и растительность

Согласно геоботаническому районированию, Южные Курильские острова относятся к Дальневосточной хвойно-широколиственной лесной подобласти и особому Курило-Сахалинскому округу Японо-Корейской океанической провинции [Воробьев, 1963]. Это район темнохвойных и смешанных лесов с большим количеством южных элементов. Основу растительного покрова здесь образуют представители охотоморской флоры при значительном участии элементов маньчжурского и особенно северояпонского флористических комплексов [Баркалов, 2003; Еременко, 2009]. Всего на острове насчитывается 872 вида, 11 из которых заносные. Ими представлено 424 рода (51 заносный) и 124 семейства (4 заносных) [Баркалов, 2009].

На острове Итуруп Южно-Курильский район Дальневосточной хвойно-широколиственной лесной подобласти представлен двумя подрайонами: Центральным (Кунаширо-Итурупским) и Северным (Итуруп-Урупским).

Центральный район занимает большую часть острова, до п-ова Медвежьего. Это подрайон господства хвойных лесов. В центральной части острова леса пихты сахалинской перемежаются с небольшими массивами и отдельными группами *Larix kurilensis* Mayr и широколиственными лесами с господством *Quercus crispula* Blume. Лиственница встречается на морских террасах, в заболоченных долинах рек и в горах на высоте от 350–400 до 600 м над ур. м. В лиственничных и лиственнично-дубовых лесах особенно хорошо развивается *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata. Для пихтовых лесов характерно обилие *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc., лазящей формы *Toxicodendron orientale* Greene и *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. Местами, особенно на океанском берегу, на каждом стволе имеется одно из этих растений, а кое-где и все три вида сразу. В этом подрайоне проходит северная граница распространения на Курилах очень многих видов, в том числе *Picea microsperma* (Lindl.) Carr., *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt, лиственницы курильской, *Juniperus Sargentii* (A. Henry) Takeda ex Koidz., *Populus Maximoviczii* A. Henry, *P. jezoensis* Nakai, дуба курчавенького, *Ulmus propinqua* Koidz., *U. Laciniata* (Trautv.) Mayr, *Padus ssiiori* (Fr. Schmidt) C.K. Schneid., *Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom., *C. Maximoviczii* (Rupr.) Kom., *Kalopanax septemlobum* (Thunb. ex Murray) Koidz., *Aralia elata* (Miq.) Seem., *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz., *Toxicodendron trichocarpum* (Miq.) O. Kuntze, *Ilex crenata* Thunb., *I. sugerokii* Maxim., *Lespedeza bicolor* Turcz., *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch., актинидии коломикта, *Hydrangea paniculata* Siebold, *Celastrus strigillosa* Nakai, *Eubotryoides grayana* (Maxim.) Hara, *Menziesia pentandra* Maxim., *Rubus sachalinensis* Levl., *Acer tschonoskii* Maxim., *Micromeles alnifolia* (Siebold et Zucc.) Koehne, *Rosa marretii* Levl., *Cardiocrinum glehnii* (Fr. Schmidt) Makino, *Diphylleia grayi* Fr. Schmidt, *Convallaria keiskei* Miq.

Северный подрайон господства своеобразных редкостойных лесов из *Betula ermanii* Cham., обычно имеющей сильно искривленные стволы. Из других

пород здесь постоянны *Duschekia maximoviczii* (Call. ex C.K. Schneid.) Pouzar, *Sorbus commixta* Hedl. и *Cerasus kurilensis* (Miyabe) Czer. В этих редкостойных лесах всюду имеется бамбучок курильский, часто образующая мощные заросли в 2–2,5 м высоты. В них находят убежище как ряд южных видов, так и видов, характерных для темнохвойных лесов. К ним прежде всего относятся кустарниковая форма *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc., сумах восточный, *Euonymus striata* (Thunb.) Loes., вечнозеленые кустарники *Ilex rugosa* Fr. Schmidt и *Skimmia repens* Nakai, *Plagiogyria matsumurana* Makino, *Crawfordia japonica* Siebold et Zucc., *Mitchella undulata* Siebold et Zucc., *Ehippianthus schmidtii* Reichenb. fil. и др. В наиболее защищенных от ветров участках встречаются *Acer mayrii* Schwer., *A. Ukurunduense* Trautv. et Mey, *Euonymus macroptera* Rupr., *Botryostege bracteata* (Maxim.) Stapf., *Diervilla middendorffiana* Carr., *Sambucus Buergeriana* Blume и ряд травянистых растений (*Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa, *Clintonia udensis* Trautv. et Mey., *Aralia cordata* Thunb. и др.). Пояс каменноберезовых лесов с курильским бамбучком сменяется здесь отчетливо выраженным поясом мощных зарослей *Pinus pumila* (Pall.) Regel, у верхней границы которых встречаются небольшими участками субальпийских (гольцовых) лужаек фрагменты верещатиков. Наиболее высокие вершины заняты гольцами с фрагментами верещатиков и лишайниками, главным образом накипными [Воробьев, 1963].

В районе исследования, юго-западном склоне вулкана Баранского в пределах территории Старозаводского сольфатарного поля и ГеоТЭС «Океанская» (рисунок 2.3) уцелевшие от антропогенной трансформации участки заняты преимущественно зарослями бамбучка, в понижениях и в непосредственной близости от водотоков и выходов гидротерм сменяющиеся фрагментами верещатиков, разнотравья и злаков. Здесь встречаются единичные особи березы каменной (с запада Старозаводское сольфатарное поле обрамляет каменноберезовый бамбучковый ценоз), лиственницы курильской. Гидротермально измененные участки либо полностью лишены растительного покрова, либо заняты небольшими пятнами лишайников. Места разгрузки

многих грязевых котлов и терм обрамляют сплошные ковры из мха (*Solenostoma vulcanicola* (Schiffn.) Nyushko).



Рисунок 2.3 – Старозаводское сольфатарное поле.

На заднем плане – ГеоТЭС «Океанская».

3 Объекты и методы исследований

Исследования растительного покрова были выполнены в июле 2013 и 2014 годах на Старозаводском сольфатарном поле на юго-западном склоне вулкана Баранского (45°06'12" с. ш. 148°00'56" в. д., о. Итуруп, Южные Курилы) и в июне 2017 года на юго-восточном склоне вулкана Пик Сарычева (48°05'26" с. ш. 153°12'05" в. д., о. Матуа, Центральные Курилы).

Полевые работы на Старозаводском сольфатарном поле. Описание растительного покрова на Старозаводском сольфатарном поле производилось после предварительного его деления на компоненты, отличающиеся преимущественно, аспектом и общим сложением видов, а в отдельных случаях и эдафическими условиями. Границы фаций картировали при помощи спутникового навигатора Garmin GPSMAP 64s. При таком подходе, безусловно, учетные площадки сильно отличались друг от друга по площади, что нетипично для стандартизированных методик выполнения геоботанических описаний [Корчагин, 1964; 1972; Ипатов, 2008]. Однако ввиду специфики комплекса условий изучаемого объекта, определяемых неравномерностью распределения в его пределах участков повышенной вулканической активности, закладка учетных площадок случайным или же линейным образом (методом трансект) нецелесообразна.

В итоговый анализ вошли описания 39 выделенных фаций. На каждой учетной площади был выявлен видовой состав сосудистых растений, проективное покрытие каждого вида (абсолютное), жизненность особей.

Геоботаническое описание растительного покрова каждой условно выделенной фации сопровождалось измерениями температур почвы на глубине 50 см, поскольку с ней связана характеристика границы рассредоточенного парения [Гидротермы Кошелевского, 1976], которые выполняли при помощи электронного термометра Digitron-T200КС с термопреобразователем КТХА 01.02Р (диапазон рабочих температур термопары от –200 до +1350 °С, точность измерения 0,1 °С). На той же глубине грязевых выходов в пределах поля и

выходов сольфатар также выполнялись промеры температур. Данные промеров привязывали к географическим координатам. Всего для составления карты температур почвы в пределах сольфатарного поля было использованы результаты измерений температур с 244 точек – 119 выходов терм и 125 контрольных фоновых.

Полевые работы на влк. Пик Сарычева. В целях выявления пространственного (высотного) распределения видов и смены сообществ в ходе полевых работ проведено описание растительного покрова на учетных площадках 1×1 м (в углах и в центре участков площадью 100 м^2 с последующим получением средневзвешенного значения для каждого участка; далее в работе используется обозначение $a \times 5$, где a – число участков площадью 100 м^2) по всей протяженности лахара с высоты 530 до границ прежних сообществ ольховника на высоте около 100 м над ур. м. Для описания яруса ольховника закладывались площадки 10×10 м. Длина трансекты составила 2900 м. Выбор мест расположения учетных площадок сделан исходя из аспекта, а также общего видового состава сменяющихся сообществ по всей протяженности долины лахара. Конечная нижняя точка описаний соответствует зоне окончания движения лахара, дальше которой следует небольшой луг, заканчивающийся нетронутым ольховником. Описывались видовой состав, покрытие (в процентах) и высота каждого вида, а также суммарное покрытие площадки всеми видами. Кроме того, отмечались орографические условия и степень антропогенного вмешательства со стороны техники, которой доставляются группы людей в том числе по лахару. Площадки привязывали к географическим координатам при помощи GPS-навигатора, указывалась их высота над ур. м.. Подобный же комплекс мероприятий был проделан и вдоль лахара 2009 года на юго-восточном склоне вулкана с целью последующего сравнения двух трансект – фоновой и новообразованной – на предмет общности их видового состава и пространственной структуры, а также с целью выявления особенностей стратегии расселения видов [Корчагин, 1964; 1972; Ипатов, 2008]. Длина этой

трансекты составила 3300 м, в промежутке между высотами 770 и 130 м над ур. м.

Камеральные работы. Результаты описаний площадок заносились в матрицу вида «виды/площадки» с указанием покрытия, выраженного процентах. Ввиду невозможности обработки геоботанических данных с нечисловыми выражениями было принято решение в матрицах показатель покрытия «менее 1%» усреднить и заменить на 0,5. Также, была выполнена конвертация процентов в баллы согласно неравнодистанционной шкале Б.М. Миркина (+ – <1%, 1 – 1-5%, 2 – 5-15%, 3 – 15-25%, 4 – 25-50%, 5 – 50–100%) [Миркин, 1983]. Уточнение и определение видов сосудистых растений проводилось с использованием определителей сосудистых растений [Ворошилов, 1982; Определитель высших сосудистых, 1974]. Названия видов и жизненные формы даны по Баркалову [2009].

Для оценки биоразнообразия растительного покрова были применены следующие показатели: флористическое богатство (общее число видов сосудистых растений сообщества), флористическая насыщенность (число видов сосудистых растений на учетной площади), проанализированы спектры жизненных форм, а также вычислены значения индексов Шеннона [Шеннон, 1963] (1), доминирования Симпсона [Simpson, 1949; Миркин, 1983; 1989] (2) и выравненности Пилоу [Pielou, 1966; 1975] (3). Вычисление производилось по следующим формулам:

$$H = - \sum_{i=1}^n \ln p_i \times p_i \quad (1),$$

$$S = \sum_{i=1}^n p_i^2 \quad (2),$$

$$E = H / \ln N \quad (3),$$

где p_i – доля проективного покрытия вида от общего покрытия всех видов на учетной площади, N – число видов на учетной площади.

Меру сходства парциальных флор устанавливали посредством вычисления коэффициента Серенсена–Чекановского по формуле:

$$S = 2c/(a + b),$$

где c – число видов, общих для двух флор, a и b – число видов каждой из двух флор [Макаревич, 1967; 1971; Миркин, 1983].

Картирование. Создание карт растительного покрова Старозаводского сольфатарного поля было выполнено в ПО QGIS. Термокарта выполнена в ПО Surfer (Gridding method – Kriging, Filter – Gaussian 3x3), и затем перепривязана и выведена в ПО QGIS. Необходимость перепривязки объяснялась переводом координат из угловой системы в метрическую и обратно по причине работы двух ПО в разных системах координат.

Кластерный анализ данных. При анализе распределения растительного покрова было проведено разделение получившихся площадок на кластеры методом Уорда в ПО Statistica (Joining (tree clustering), Ward's method, Euclidean distances) [Ward, 1963]. В отличие от других методов кластерного анализа, для оценки расстояний между кластерами здесь используются методы дисперсионного анализа. Выделение групп кластеров было произведено на основе видовых особенностей и показателей покрытия видов. Получившиеся в результате кластеризации группы были интерпретированы как отдельные сообщества, названия которых приведены в соответствии с аспектом и доминированием одного (двух) видов с суффиксом, характеризующим их полог.

Статистическая обработка. Результаты описаний площадок в виде таблицы «виды/площадки» с указанием проективного покрытия были использованы для построения непрямой ординации. Непрямая ординация визуально показывает вариабельность данных, существующие в них структуры и тренды [Новаковский, 2008]. Сходства и различия видового состава учетных площадок при непрямой ординации используются алгоритмом для отражения влияния комплекса внешних факторов вдоль осей варьирования (Миркин и др., 2001). Для построения ординации растительного покрова Старозаводского сольфатарного поля был использован метод неметрического многомерного

шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling – NMS) в ПО PC-ORD, а результаты кластеризации служили для графического отображения распределения групп площадок по осям варьирования [McCune, 2002]. Этот метод, по сравнению с прочими, дает наиболее адекватные результаты в блоках с сильными шумами (случайными отклонениями) [Prentice, 1977; Kenkel, 1986; Minchin, 1987; Clarke, 1993; Шитиков, 2003], чего следовало ожидать при анализе мозаичной структуры растительного покрова поля. Для расчетов была задана функция «Jaccard» (расчет коэффициента Жаккара), которая определяла расстояние между учетными площадками на графике (величина расстояния между площадками обратно пропорциональна сходству между геоботаническими описаниями).

При выводе ординации покрова лахара и высотного профиля на влк. Пик Сарычева был использован бестрендовый анализ соответствия (DCA, Detrended Correspondence Analysis). Несмотря на то, что данный метод иногда непреднамеренно уничтожает информацию, имеющую экологическую ценность [Pielou, 1984], для построения градиентов на линейных участках его использование оправдано. Для получения более точного распределения площадок по осям варьирования при выводе ординации этим методом не использовалась функция уменьшения значимости редких видов («Downweight rare species»).

Результаты интерпретации ординаций были подтверждены градиентными одно- и многофакторными анализами и анализом корреляционных связей, выполненными в программной среде R!. Также была выполнена оценка степени корреляции между различными показателями биоразнообразия и факторами среды с использованием коэффициента корреляции Пирсона (при $p < 0,001$).

Для вывода графических изображений по результатам обработки геоботанических данных использовались средства визуализации в программах MS Excel, PC-ORD, R!, Statistica.

4. Результаты исследований

4.1 Растительный покров юго-восточного склона вулкана Пик Сарычева

4.1.1 Растительный покров склона вулкана

Трансекта на фоновом ландшафте была ориентирована параллельно руслу лахара на высотах приблизительно от 770 до 130 м, общая его протяженность составила порядка 3 300 м. На этом отрезке было заложено 625 (125x5) учетных площадок площадью 1 м² для описания травянисто-кустарничковой растительности, а также 15 площадок площадью 100 м² для описания растительности яруса крупных кустарников. Всего вдоль трансекты было отмечено 45 видов, принадлежащих 44 родам и 27 семействам, которые формировали выраженные пояса растительности (таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Список видов сосудистых растений сообществ высотного профиля юго-восточного склона влк. Пик Сарычева параллельно долине лахара

№ п/п	Вид
Alliaceae	
1.	<i>Allium ochotense</i> Prokh.
Apiaceae	
2.	<i>Tilingia ajanensis</i> Regel et Til.
Asteraceae	
3.	<i>Anaphalis margaritaceae</i> (L.) Benth. et Hook. fil.
4.	<i>Artemisia unalaskensis</i> Rydb.
5.	<i>Cirsium kamtschaticum</i> Ledeb. ex DC.
6.	<i>Saussurea riederi</i> Herd.
7.	<i>Senecio cannabifolius</i> Less.
8.	<i>Taraxacum ceratophorum</i> (Ledeb.) DC.
Athyriaceae	
9.	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth: Takeda
Betulaceae	
10.	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar
Caprifoliaceae	
11.	<i>Lonicera caerulea</i> L.
Caryophyllaceae	
12.	<i>Stellaria fenzlii</i> Regel
13.	<i>Stellaria ruscifolia</i> Pall. ex Schlecht.

Convallariaceae	
14.	<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.
Cyperaceae	
15.	<i>Carex flavocuspis</i> Franch. et Savat.
Dryopteridaceae	
16.	<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl.) Fras.-Jenk. et Jermy
17.	<i>Polystichum braunii</i> (Spenn.) Fée: Takeda
Empetraceae	
18.	<i>Empetrum sibiricum</i> V. Vassil.
Ericaceae	
19.	<i>Arctica nana</i> (Maxim.) Makino
20.	<i>Cassiope lycopodioides</i> (Pall.) D. Don
21.	<i>Gaultheria miqueliana</i> Takeda
22.	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.
23.	<i>Phyllodoce aleutica</i> (Spreng.) Heller
24.	<i>Rhododendron aureum</i> Georgi
Fabaceae	
25.	<i>Oxytropis retusa</i> Matsum.
Hypericaceae	
26.	<i>Hypericum kamtschaticum</i> Ledeb.
Onagraceae	
27.	<i>Circaea alpina</i> L.
28.	<i>Epilobium hornemannii</i> Reichenb.
Orchidaceae	
29.	<i>Dactylorhiza aristata</i> (Fisch. Ex Lindb.) Soó
Poaceae	
30.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> Trin.
31.	<i>Glyceria alnasteretum</i> Kom.
Polygonaceae	
32.	<i>Rumex crispus</i> L.
Primulaceae	
33.	<i>Primula cuneifolia</i> Ledeb.
34.	<i>Trientalis europaea</i> L.
Ranunculaceae	
35.	<i>Aconitum maximum</i> Pall. ex DC
Rosaceae	
36.	<i>Aruncus dioicus</i> (Walt.) Fern.
37.	<i>Filipendula camtschatica</i> (Pall.) Maxim.
38.	<i>Parageum calthifolium</i> (Menz.) Nakai et Hara
39.	<i>Sorbus sambucifolia</i> Cham. et Schlecht.

Rubiaceae	
40.	<i>Galium kamtschaticum</i> Stell. ex Schult. et Schult. fil.
Salicaceae	
41.	<i>Salix hidakamontana</i> H. Hara
Saxifragaceae	
42.	<i>Saxifraga merkii</i> Fisch. ex Sternb.
Scrophulariaceae	
43.	<i>Pennellianthus frutescens</i> (Lamb.) Crosswhite
Trilliaceae	
44.	<i>Trillium camschatcense</i> Ker-Gawl.
Violaceae	
45.	<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie

Поскольку пояса растительности склона представляют собой последовательность сменяющих друг друга сообществ, было принято решение проводить их описание по результатам кластерного анализа (рисунок 4.1).

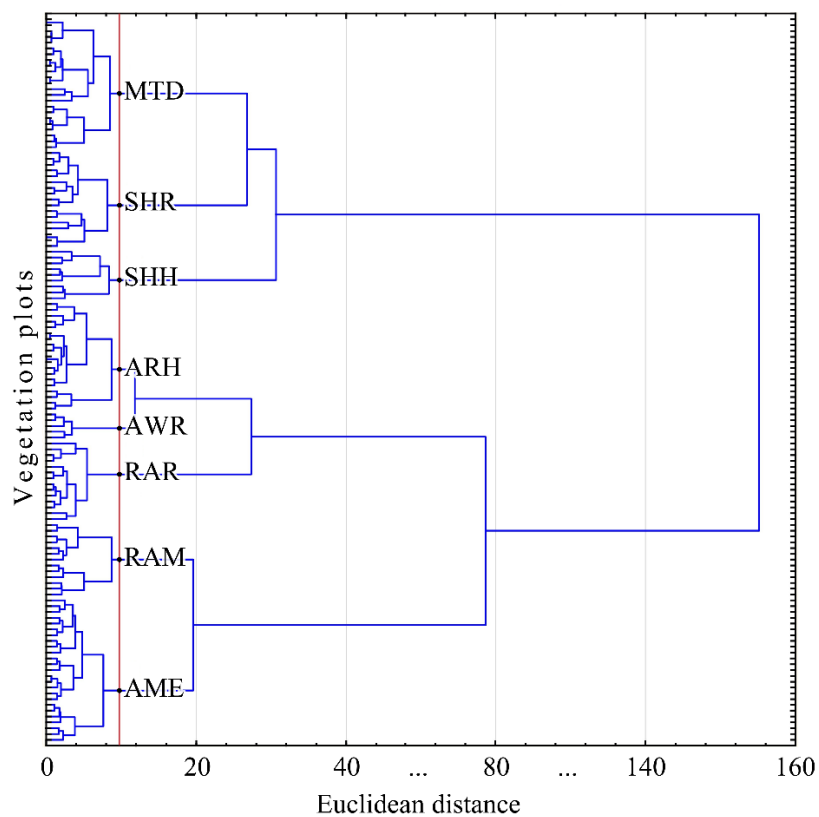


Рисунок 4.1 – Дендрограмма растительного покрова высотного профиля юго-восточного склона влк. Пик Сарычева Красная линия – пороговое значение Евклидова расстояния.

Все описания, исходя из анализа евклидовых расстояний и принятой достоверно объясняющей различия величины, примерно равной 10, были разделены на 8 кластеров (таблица 4.2).

Таблица 4.2 – Высотное распределение растительных сообществ фоновой трансекты юго-восточного склона влк. Пик Сарычева

№ п/п	Название кластера (по аспекту)	Условное сокращение	Высота над ур. м., м
1.	Горные тундры	MTD	760-680
2.	Кустарниковый	SHR	680-650
3.	Кустарниковый разнотравный	SHH	460-440
4.	Ольхово-вейниково-разнотравный	ARH	650-570
5.	Ольхово-ивовый вейниково-разнотравный	AWR	570-460
6.	Ольховник рябиновый вейниково-разнотравный	RAR	410-370
7.	Ольховник рябиновый шеломайниково-вейниковый	RAM	370-310
8.	Ольховник шеломайниковый	AME	310-130

1 Пояс **горных тундр** занимает самые верхние участки профиля – в диапазоне высот от 760 до 680 м над ур. м. Выше встречаются лишь единичные особи *Pennellianthus frutescens*, *Carex flavocuspis* и *Saxifraga merkii*. Данный пояс характеризуется незначительным проективным покрытием видов – лишь на отдельных участках оно приближается к 30%, в основном же составляя около 15–20%. Среди видов отмечено преобладание *Pennellianthus frutescens*, *Carex flavocuspis* и *Oxytropis retusa* (покрытие до 20%), а также *Parageum calthifolium* (до 10%). Менее представлены, зачастую и вовсе единичны виды *Calamagrostis langsdorffii*, *Salix hidakamontana*, *Saxifraga merkii*, *Tilingia ajanensis* – менее 1% покрытия каждого вида от общей площади.

2 **Кустарниковый** пояс расположен ниже по склону до высоты 650 м над ур. м. Аспект в этом поясе дает *Salix hidakamontana* (до 40% покрытия). Значительно участие видов-доминантов верхнего пояса *Pennellianthus frutescens*, *Carex flavocuspis* (до 15%), *Oxytropis retusa*, *Rhododendron aureum* (5%). На довольно крутых и отвесных участках удерживаются особи *Sorbus sambucifolia*,

Arctica nana, *Loiseleuria procumbens*. Единичны и слабо представлены виды *Calamagrostis langsdorffii*, *Stellaria ruscifolia*, *Tilingia ajanensis*.

3 Кустарниковый разнотравный пояс по большому счету представляет собой переходный пояс между смешанными кустарниково-разнотравными сообществами и широким поясом ольховников на высотах от 460 до 440 м над ур. м. Поскольку верхнюю кромку пояса ольховников формируют заросли рябины бузинолистной, о чем свидетельствуют также данные Гришина с коллегами (2012), преимущественно аспект на этой территории формируют довольно высокие (до 1,7 м) особи *Sorbus sambucifolia* с покрытием вида до 40% (25% в среднем). Довольно велико участие в формировании аспекта *Duschekia fruticosa* (также до 2 высотой) и *Lonicera caerulea* (1–1,5 м), на долю которых приходится до 35% покрытия (порядка 20% территории). Из наиболее представленных видов травянистого яруса можно отметить *Pennellianthus frutescens*, *Rumex crispus*, *Anaphalis margaritacea*, *Calamagrostis langsdorffii* (до 10% покрытия). Меньшее участие характерно для *Artemisia unalaskensis*, *Carex flavocuspis* (до 5%). Единичны особи *Viola selkirkii*, *Taraxacum ceratophorum*, *Dactylorhiza aristata*, *Cirsium kamtschaticum*, *Saussurea riederi*, *Primula cuneifolia*.

4 Ольхово-вейниково-разнотравный пояс расположен в диапазоне высот между 650 и 570 м над ур. м. Характеризуется пояс аспектом *Duschekia fruticosa* (местами до 45% покрытия), к которому метами добавляется *Sorbus sambucifolia* (до 10%). По сравнению с расположенным выше поясом возросло участие *Calamagrostis langsdorffii* (10% покрытия). Менее представлены виды *Carex flavocuspis* и *Gaultheria miqueliana* (до 5%). Единичны особи *Parageum calthifolium*, *Stellaria ruscifolia*, *Phyllodoce aleutica*, *Hypericum kamtschaticum*, *Primula cuneifolia*.

5 Ольхово-ивово-вейниково-разнотравный пояс расположен на ветроударном участке между высотами 570 и 460 м над ур. м. В силу более суровых условий ветрового режима сообщества на этих участках перемежаются типичными для пояса **кустарников**. В силу этого аспект весьма сложный, однако для большей части территории характерны пятна *Duschekia fruticosa*

высотой до 1,65 м (против 0,8–1 м в верхних поясах), но с численно меньшим участием – до 35% покрытия. Достаточно часты особи *Salix hidakamontana*, *Calamagrostis langsdorffii* и *Empetrum sibiricum* (до 10–15% покрытия), встречаются поодиночке и небольшими группами *Lonicera caerulea*, *Rhododendron aureum* (5–10%). Единичны формирующие сложный и пестрый флористический ансамбль в пределах пояса особи *Rumex crispus*, *Dactylorhiza aristata*, *Cirsium kamtschaticum*, *Saussurea riederi*, *Lonicera caerulea*, *Anaphalis margaritacea*, *Hypericum kamtschaticum*, *Tilingia ajanensis*, *Oxytropis retusa*, *Carex flavocuspis*, *Pennellianthus frutescens* (до 5%).

6 Сразу после распадка, следующего за кустарниковым разнотравным поясом, начинается единственный наиболее выраженный и протяженный пояс собственно ольховника. Данный пояс с высоты 410 м и до 370 м над ур. м. представляет собой сообщество **ольховника рябинового вейниково-разнотравного**. Среднее покрытие *Duschekia fruticosa* на всем протяжении характеризуется значительным покрытием, в среднем составляющим 60–70% (до 80) при высоте особей до 3 м. Аналогичной высоты достигают и особи *Sorbus sambucifolia*, однако покрытие вида редко превышает 20–25% (лишь в отдельных случаях до 40). В травянистом ярусе доминирует *Calamagrostis langsdorffii* (до 15% покрытия) и *Glyceria alnasteretum* (до 10%), довольно часто встречаются единично и группами особи *Cirsium kamtschaticum* (до 5 %). Отмечено незначительное участие *Carex flavocuspis*.

7 Пояс **ольховника рябинового шеломайниково-вейникового** уже во многом схож со следующим за ним и занимающим практически всю нижнюю часть склонов ольховнику шеломайниковому. Он занимает промежуток между высотами 370–310 м над ур. м. Покрытие ольховника составляет 70%, местами доходя до 85, при высоте 3 м. Участие рябины уже незначительно по сравнению с верхними поясами – в среднем ее покрытие составляет около 10%, лишь местами достигая 20%. Достаточно представительным видом травянистого яруса становится *Filipendula camtschatica*, покрытие которого составляет в среднем 15% (до 25). Постепенно выпадает из травостоя *Calamagrostis langsdorffii* – его

покрытие в пределах пояса составляет порядка 5%. Менее представлены, но многочисленны в общей своей массе виды *Artemisia unalaskensis*, *Cirsium kamtschaticum*, *Glyceria alnasteretum*, *Athyrium filix-femina*, *Aruncus dioicus*, *Dryopteris expansa*, *Polystichum braunii*, *Galium kamtschaticum* (до 5% покрытия вида). Встречаются особи *Primula cuneifolia*, *Viola selkirkii*.

8 Самый нижний пояс, который был описан нами до высоты 130 м, представляет собой, по сути, двухвидовое сообщество **ольховника шеломайникового** с незначительным участием широкого спектра видов. Ольховник здесь характеризуется большим числом возрастных особей (около 70 лет), средняя высота особей составляет около 3–3,5 м при покрытии вида порядка 80% (до 95). Покрытие шеломайника доходит до 60% при высоте около 1–1,5 м. Покрытие каждого из остальных видов – *Cirsium kamtschaticum*, *Viola selkirkii*, *Aruncus dioicus*, *Galium kamtschaticum*, *Allium ochotense*, *Trillium camschatcense*, *Streptopus amplexifolius*, *Circaea alpine*, *Epilobium hornemannii*, *Stellaria fenzlii*, *Senecio cannabifolius*, *Trientalis europaea*, *Aconitum maximum* – не превышает 10%.

Для визуализации распределения растительного покрова была выполнена ДСА-ординация. Результаты ординации представлены на рисунке 4.2. Коэффициент корреляции Пирсона между координатами оси *ox* ординации и высотой над ур. м. составил $\approx 0,91$, что также отражает четкую закономерность распределения растительных сообществ с высотой. Незначительные отклонения от абсолютного показателя вполне нормальны и могут как объясняться различными условиями увлажнения и рельефа, так и являться остаточными свидетельствами неравномерного заселения растительностью склона в ходе сукцессионных процессов после нарушений как эндогенного, так и антропогенного характера. Следует отметить, что с уменьшением высоты минимизируется разброс координат площадок по оси *oy*, что свидетельствует о снижении дисперсии на нижних участках склонов. Это хорошо отражает реальную картину: до высот порядка 200-300 м над ур. м. склоны заняты исключительно сомкнутыми сообществами *Duschekia fruticosa*. С увеличением же высоты, со снижением мощности почв и осложнениями мезо- и микрорельефа

комплекс орографических и эдафических условий становится весьма разнообразным, вследствие чего число растительных группировок средних, а особенно верхних участков склонов значительно возрастает. Однако по причине неравномерного чередования разноувлажненных участков, а также ввиду отсутствия каких-либо других средообразующих или же ограничивающих развитие растительного покрова факторов, не коррелирующего тесно с высотой над ур. м. (таких как мощность почвенно-плодородного слоя или показатели микроклимата высотных поясов), выявить статистически значимые корреляции координат оси *ou* с другими факторами среды (таких как уклон поверхности, степень увлажнения почв описываемого участка) не удалось.

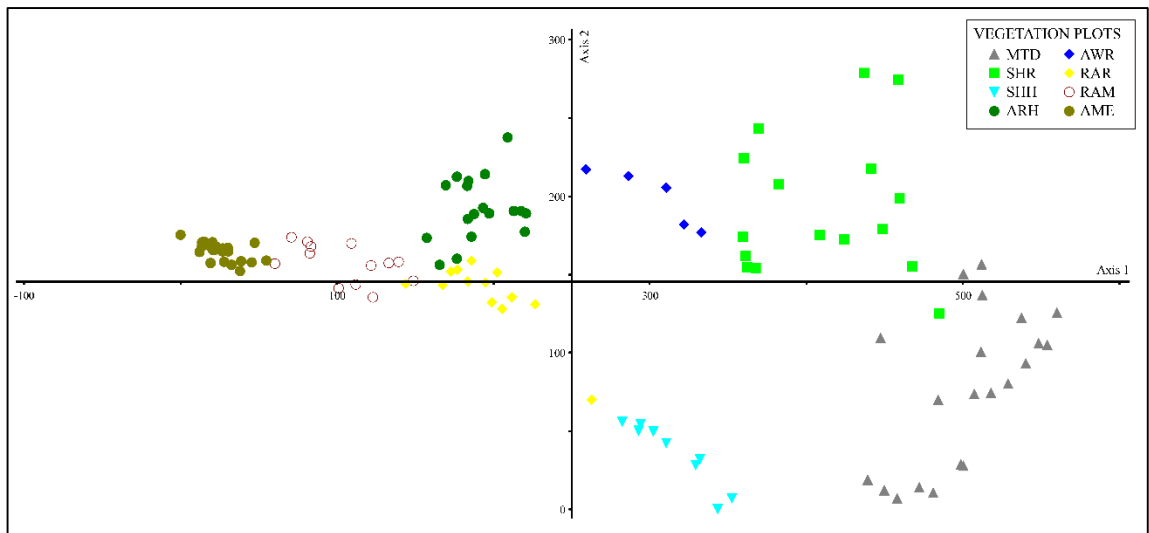


Рисунок 4.2 – DCA-ординация описаний растительности юго-восточного склона вулкана Пик Сарычева вдоль долины лахара. Слева направо – увеличение высоты над ур. м. Ось 1: длина градиента 5,60 стандартных отклонения, собственное значение оси (λ) 0,78; ось 2: длина градиента 2,79 стандартных отклонения, собственное значение оси (λ) 0,29.

Анализ растительных сообществ в кластерах на предмет основных его слагающих и доминирующих видов, а также приуроченности к определенным диапазонам высот с небольшими оговорками соответствует как общему характеру распределения растительных сообществ вдоль высотного профиля,

так и описанию растительных поясов вулкана в работе Гришина С.Ю. с соавторами [2012]. Это отражает нормальную картину распределения сообществ с высотой как результат длительного (с учетом отсутствия яруса деревьев) по времени формирования растительного покрова – порядка 70 лет для зарослей ольховника, о чем свидетельствуют предварительные результаты анализа осевых спилов возрастных особей *Duschekia fruticosa*, выполненных в июне 2017 года.

4.1.2 Растительный покров долины лахара 2009 года

Трансекта вдоль долины лахара была заложена с высоты начала его движения (около 530 м над ур. м.) до устьевой зоны на высоте 100 м над ур. м., общая его протяженность составила порядка 2 900 м. На этом отрезке было заложено 450 (90x5) учетных площадок площадью 1 м² для описания травянисто-кустарничковой растительности, а также 25 площадок площадью 100 м² для описания яруса ольховника. Всего вдоль трансекты было отмечено 30 видов, участвующих в сложении поясов растительности, принадлежащих 30 родам и 18 семействам (таблица 4.3).

Таблица 4.3 – Список видов сосудистых растений долины лахара

№ п/п	Вид
Apiaceae	
1.	<i>Angelica gmelinii</i>
2.	<i>Heraclium lanatum</i>
3.	<i>Pleurospermum uralense</i>
4.	<i>Tilingia ajanensis</i> Regel et Til.
Asteraceae	
5.	<i>Anaphalis margaritaceae</i> (L.) Benth. et Hook. fil.
6.	<i>Artemisia unalaskensis</i> Rydb.
7.	<i>Cirsium kamtschaticum</i> Ledeb. ex DC.
Betulaceae	
8.	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar
Brassicaceae	
9.	<i>Barbarea orthoceras</i>
Cyperaceae	
10.	<i>Carex flavocuspis</i> Franch. et Savat.

Dryopteridaceae	
11.	<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl.) Fras.-Jenk. et Jermy
Ericaceae	
12.	<i>Arctericia nana</i> (Maxim.) Makino
13.	<i>Phyllodoce aleutica</i> (Spreng.) Heller
14.	<i>Rhododendron aureum</i> Georgi
Onagraceae	
17.	<i>Epilobium hornemannii</i> Reichenb.
Poaceae	
18.	<i>Agrostis gigantea</i>
19.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> Trin.
20.	<i>Festuca rubra</i>
Polygonaceae	
21.	<i>Rumex longifolius</i>
Primulaceae	
22.	<i>Primula cuneifolia</i> Ledeb.
Rosaceae	
23.	<i>Aruncus dioicus</i> (Walt.) Fern.
24.	<i>Filipendula camtschatica</i> (Pall.) Maxim.
25.	<i>Parageum calthifolium</i> (Menz.) Nakai et Hara
26.	<i>Sorbus sambucifolia</i> Cham. et Schlecht.
Salicaceae	
27.	<i>Salix hidakamontana</i> H. Hara
Saxifragaceae	
28.	<i>Saxifraga merkii</i> Fisch. ex Sternb.
Scrophulariaceae	
29.	<i>Pennellianthus frutescens</i> (Lamb.) Crosswhite
Violaceae	
30.	<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie

Как и при анализе высотной поясности растительных сообществ склона вулканической постройки, изучение смены сообществ с высотой в пределах долины лахара обнаружило определенную последовательность. В связи с этим описание сообществ было принято проводить также по результатам кластерного анализа (рисунок 4.3).

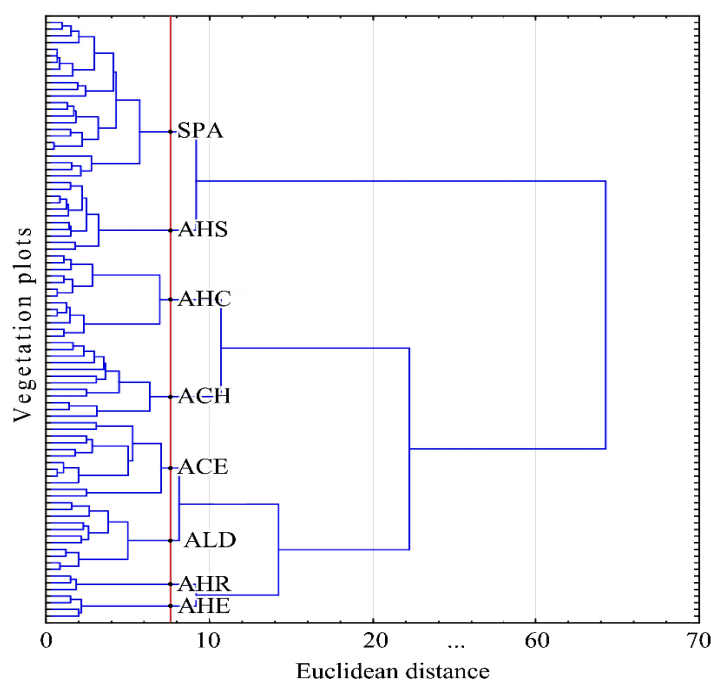


Рисунок 4.3 Дендрограмма растительного покрова долины лахара. Красная линия – пороговое значение Евклидова расстояния.

По результатам анализа евклидовых расстояний было принято решение в качестве определяющего деление на кластеры значения выбрать величину расстояния, примерно равную 8, в результате чего были получены 8 кластеров (таблица 4.4). Ниже приводится описание их растительного покрова.

Таблица 4.4 – Высотное распределение растительных сообществ отложений лахара юго-восточного склона влк. Пик Сарычева

№ п/п	Название кластера (по аспекту)	Условное сокращение	Высота над ур. м., м
1.	Ольхово-разнотравно-осоковый разреженный	SPA	530-410
2.	Ольхово-разнотравный разреженный	AHS	410-350
3.	Ольхово-разнотравно-злаковый разреженный	AHC	350-280
4.	Ольховник злаково-разнотравный	ACH	280-220, 170-160
5.	Ольхово-разнотравно-злаковый	ACE	120-100
6.	Ольховник разнотравный	ALD	220-170
7.	Ольховник разнотравно-вейниковый	AHR	160-140
8.	Ольховник разнотравно-злаковый	AHE	140-120

1 Самый верхний пояс растительности лахара до высоты 410 м над ур. м., представлен сильно **разреженными ольхово-разнотравно-осоковыми** сообществами. Ольховник здесь выступает аспектирующим видом весьма условно, поскольку высота его здесь не превышает 0,4 м, а покрытие едва достигает 10–15%. Чуть менее представлены хаотично рассосредоточенные группами и отдельные особи *Rhododendron aureum*, *Oxytropis retusa*, *Salix hidakamontana* с покрытием вида до 10%. Гораздо меньшее участие в формировании растительного покрова пояса принимают виды *Carex flavocuspis*, *Anaphalis margaritaceae*, *Pennellianthus frutescens*, покрытие каждого из которых не превышает 5%. Единичны особи *Arctericia nana*, *Phyllodoce aleutica*, *Saxifraga merkii*, *Festuca rubra*, *Parageum calthifolium*, *Primula cuneifolia*.

2 Пояс **ольхово-разнотравный разреженный** находится ниже по склону, до высоты примерно 350 м над ур. м. Ярус ольховника существенно не отличается от верхнего пояса, в то время как набор и соотношение травянистых видов позволили отнести пояс в самостоятельный. Для яруса характерно выпадение кустарниковых видов, характерных для горных лугов (горные ивы, представители вересковых и др.). Доминирующими видами покрова выступают *Oxytropis retusa*, *Anaphalis margaritaceae*, на отдельных участках достигая 10% покрытия. В меньшей степени представлены виды *Pennellianthus frutescens*, *Parageum calthifolium*, *Angelica gmelinii*, покрытие которых иногда достигает 5–10%. Единичны *Carex flavocuspis*, *Saxifraga merkii*, *Primula cuneifolia*.

3 Ниже, до высот 280 м над ур. м., расположен пояс **ольхово-разнотравно-злаковый разреженный**. В его пределах виды расположенных выше поясов представлены весьма слабо, и по составу сообщества уже схожи с произрастающими на сравнительно оголенных фоновых участках ольховниками злаковыми. Покрытие вида *Duschekia fruticosa* существенно выросло и местами составляет около 50% при высоте особей до 0,5 м; среднее же покрытие в пределах пояса выросло незначительно – до 20–25%. Среди злаков отмечены *Calamagrostis langsdorffii* (до 20% покрытия вида) и *Agrostis gigantea* (до 10%). До 5% покрытия вида отмечено для *Anaphalis margaritaceae*, на большинстве

участков присутствующего единично. Также редки особи видов *Parageum calthifolium*, *Carex flavocuspis*, *Saxifraga merkii*, *Primula cuneifolia*.

4 Кластер, объединяющий **ольховники злаково-разнотравные**, перемежается ольховниками разнотравными и расположен в пределах двух диапазонов высот: 280–220 (4a) и 170–160 (4b) м над ур. м., при этом верхние участки отличаются сравнительно большим участием злаков и меньшим обилием травянистых видов. Тем не менее, флористическая композиция обоих поясов с учетом доминантов позволяет причислить их к одному кластеру. Кроме того, с этого пояса ольховник выступает полноправным доминантом на участках. В его пределах он формирует покров с покрытием вида в среднем около 40% (до 65) и высотой особей до 0,6 м. Присутствуют два вида злаков из верхних поясов – *Calamagrostis langsdorffii* и *Agrostis gigantea* с покрытием 15 (до 25) и в среднем 5% соответственно. В верхних участках присутствуют *Dryopteris expansa*, *Oxytropis retusa*, *Carex flavocuspis*, *Parageum calthifolium*, *Saxifraga merkii*. Для нижних участков характерны немногочисленные особи *Aruncus dioicus*, *Filipendula camtschatica*, *Heraclium lanatum*, что обусловлено «соседством» с фоновыми сообществами ольховника, в которых получили распространение эти виды. Общими видами для двух разобщенных участков являются единичные особи видов *Anaphalis margaritaceae*, *Rumex longifolius*, *Pleurospermum uralense*, *Tilingia ajanensis*, *Artemisia unalaskensis*, *Primula cuneifolia*, *Viola selkirkii*.

5 **Ольхово-разнотравно-злаковые** сообщества занимают устьевую часть долины лахара, начиная с высоты 120 м над ур. м. Характеризуются высокой степенью антропогенного вмешательства и антропогенной нагрузки со стороны тяжелой колесной и гусеничной техники, вследствие чего на этих участках ольховник формирует сомкнутый покров лишь по краям долины – до 40% покрытия при высоте особей до 0,7 м, достигая максимального покрытия вида на нарушенных участках в 5% при высоте особей до 0,3 м. Отмечено также нетипичное для смежного фонового пояса участие *Oxytropis retusa* с покрытием до 5% участков, а также *Anaphalis margaritaceae* до 10%. Напротив, характерный для данного пояса шеломайник формирует покров всего в 5–10% покрытия.

Достаточно велико на некоторых локусах покрытие вида *Agrostis gigantea*, составляющее порядка 10–15%. До 5% покрытия видов *Barbarea orthoceras*, *Rumex longifolius*, *Primula cuneifolia*, а также на самых нижних участках молодых (до 1,5 м) особей *Sorbus sambucifolia*. Часты единичные и небольшими пятнами особи *Artemisia unalaskensis*, *Cirsium kamtschaticum*. Непосредственно на межколейных островках отмечена *Luzula kjellmanniana*.

6 Пояс **ольховника разнотравного** в пределах высот 220–170 м над ур. м. прерывает пояс ольховников злаково-разнотравных. По большому счету, он весьма схож с ними, однако его наличие расценивается нами как сообщество, отражающее изменение сукцессионных процессов. Это объясняется тем, что в пределах этого пояса заканчивается идущая по нижней части долины лахара дорога, существенно корректирующая восстановительные процессы. Вероятнее всего, в условиях отсутствия антропогенной нагрузки нижележащие участки представляли бы собой сегодня более сомкнутые заросли ольховника, отличающиеся небольшим видовым разнообразием, но более четкой выраженностью доминирующей поясной растительностью. Однако, в условиях современных реалий часть долины лахара ниже этого пояса занята сообществами, видовой ансамбль которых весьма разнообразен. Ярус ольховника в пределах данного пояса не обнаруживает существенных отличий от окружающих его злаково-разнотравных сообществ, однако отличается существенно меньшим участием злаков в сложении покрова (*Agrostis gigantea* до 10% покрытия вида), а также хоть и весьма редким, но все же сравнительно большим участием папоротников (*Dryopteris expansa* до 10%). Порядка 5–10% покрытия на многих участках отмечено для вида *Cirsium kamtschaticum*. До 5% покрытия формируют покров виды *Pleurospermum uralense*, *Rumex longifolius*, *Primula cuneifolia*. Единичны особи видов *Epilobium hornemannii* и *Viola selkirkii*.

7 Довольно сложными сообществами с преобладанием ольховника представлен пояс **ольховника разнотравно-вейникового**, расположенного между высотами 160 и 140 м над ур. м. Численно по показателям участия видов он относится к злаково-разнотравным, однако с учетом аспекта и видовых

сочетаний мы сочли необходимым выделить его в самостоятельный кластер. Для него характерно хорошее развитие ольховника, покрытие которого в среднем составляет около 60%, достигая предельных 70 при высоте особей немногим более 0,5 м. Аспект разнотравья формируют виды *Aruncus dioicus*, *Filipendula camtschatica*, *Heracleum lanatum*, *Cirsium kamtschaticum*, *Pleurospermum uralense*, *Tilingia ajanensis*, *Artemisia unalaskensis* с покрытием каждого вида 5–10%. 10–15% покрытия отмечено для *Calamagrostis langsdorffii* и около 5% для *Agrostis gigantea*. До 5% покрытия формируют покров виды *Anaphalis margaritaceae*, *Primula cuneifolia*. Таким образом, данный пояс хоть и демонстрирует хорошие показатели кустарникового яруса, вместе с тем, характеризуется как переходное сообщество с видовым набором, типичным как для зрелых зарослей ольховника, так и для разреженных участков.

8 Для пояса **ольховников разнотравно-злаковых**, занимающих долину лахара в пределах высот 140–120 м над ур. м., характерно дальнейшее упрощение сообществ. Значительно меняет облик ярус ольховника – местами его покрытие с максимальных 60–65% падает до 20, а высота с 0,7 до 0,45 м. В основном это дорога и прилежащие участки. В составе наблюдается усложнение видового разнообразия. На наиболее угнетенных участках отмечены особи *Carex flavocuspis*, *Saxifraga merkii*, *Barbarea orthoceras*, *Oxytropis retusa*. Уцелевшие участки занимают виды *Aruncus dioicus*, *Filipendula camtschatica*, *Cirsium kamtschaticum* с покрытием вида в среднем 5–10%. Более равномерно в пределах пояса распределены *Rumex longifolius*, *Anaphalis margaritaceae* (5–10%) *Agrostis gigantea* (до 15% покрытия вида).

Для визуализации распределения растительного покрова долины лахара была также выполнена ДСА-ординация (рисунок 4.4). Коэффициент корреляции Пирсона между координатами распределения площадок по оси *ox* и высотой составил 0,89, демонстрируя ее определяющую роль в восстановлении растительного покрова. Достоверность ординационной диаграммы отражает также результат сравнения евклидовых расстояний дендрограммы кластерного анализа и взаимных расположений облаков координат площадок с описаниями:

так, координаты четвертого кластера (ольховники злаково-разнотравные) перемежаются координатами шестого (ольховники разнотравные). Координаты оси *ou* ординационной диаграммы растительного покрова отложений лахара оказались нескоррелированы с иными показателями среды по той же причине, что и покрова склона.

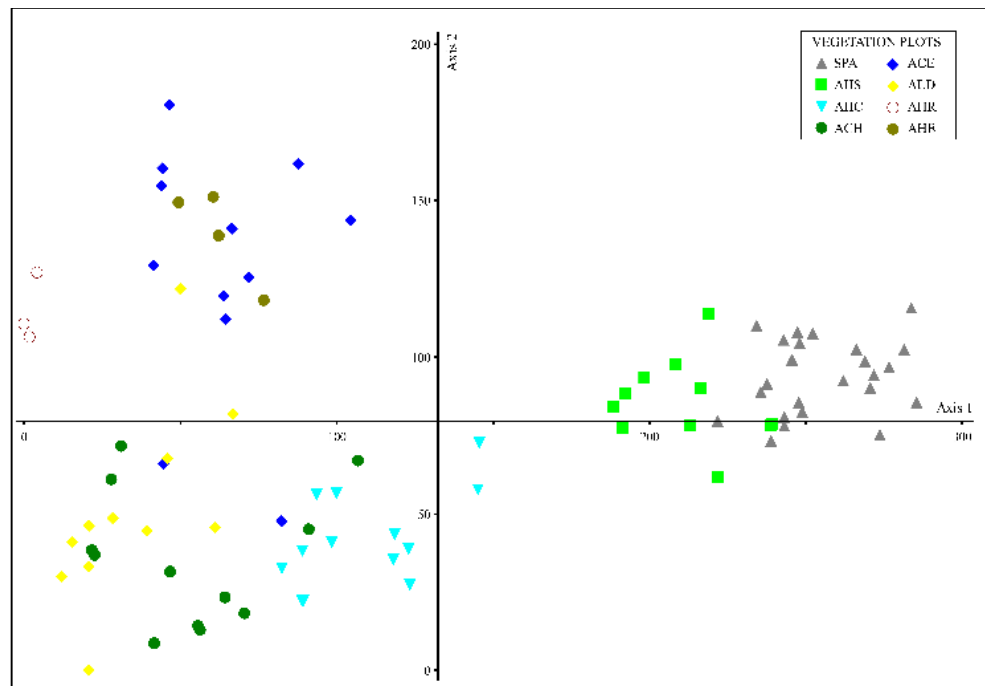


Рисунок 4.4 – DCA-ординация описаний растительности долины лахара на юго-восточном склоне вулкана Пик Сарычева. Слева направо – увеличение высоты над ур. м. Ось 1: длина градиента 2,86 стандартных отклонения, собственное значение оси (λ) 0,52; ось 2: длина градиента 1,81 стандартных отклонения, собственное значение оси (λ) 0,16.

Поскольку лахар начал свое движение с высоты меньшей, чем та, что отмечена для верхней границы высотного профиля фоновых сообществ, почти все сообщества в кластерах характеризуются как ольховниковые с той или иной степенью его доминирования, что характерно для тех высот, в пределах которых он локализован. В целом, вплоть до высот 140–170 м смена растительных сообществ с высотой соответствует как характерной для высотной поясности, так и описанной в имеющихся сведениях [Гришин, 2012] и данной работе для

юго-восточного склона вулкана, сходство парциальных флор умеренное – коэффициент Серенсена–Чекановского [Миркин, 1983] равен 0,52. Ниже, в условиях повышенной нагрузки на ландшафт со стороны техники, участие ольховника в сложении сообществ падает, и аспект формируют уже ольхово-разнотравно-злаковые группировки.

Визуально на столь протяженной территории оценить темпы восстановительных процессов довольно сложно. По этой причине, для более детального изучения особенностей восстановления и современной пространственной структуры растительного покрова лахара был выполнен сравнительный анализ ряда фитоценологических показателей для долины лахара и фоновых сообществ, а также проведен анализ трендов главных показателей α -разнообразия.

4.1.3 Особенности восстановления растительного покрова долины лахара

Трансекта, заложенная в фоновых сообществах вдоль высотного профиля, берет начало с больших высот, в пределах которых растительный покров на отложениях лахара на момент проведения полевых изысканий не был сформирован даже фрагментарно. Во многом это объясняет различия в спектрах флор двух трансект. Доминирующими семействами по числу видов на фоновой трансекте стали семейства Asteraceae и Ericaceae, насчитывающие по 6 видов, на втором месте Rosaceae – 4 вида. Остальные семейства представлены 1–2 видами. На отложениях лахара лидеры иные: доминируют семейства Apiaceae и Rosaceae, каждое из которых насчитывает по 4 вида, на втором месте – семейства Asteraceae, Ericaceae, Poaceae, представленные каждое тремя видами. На отложениях лахара, по сравнению с фоновыми сообществами, отмечено статистически незначимое участие видов тундрово-высокогорной и сравнительно малое участие видов монтанной и собственно высокогорной эколого-ценотических групп. В то же время, в пределах одних высот отмечено сравнительно меньшее участие и других групп, таких как темнохвойно-лесная,

лугово-лиственная и другие, но большее участие видов луговой и синантропной, а также представленность лугово-приморской группы (рис. 4.5). Анализ представленных жизненных форм существенных различий не обнаружил (рис. 4.6). Также на отложениях лахара отмечено сравнительное преобладание видов-космополитов и крупного евразийского ареала, в то время как для фоновых сообществ – северотихоокеанского и циркумполярного, а также южных островных и прибрежных ареалов в регионе (рис. 4.7). Такое распределение хорошо иллюстрирует разные этапы становления растительного покрова: флора фоновых сообществ характеризует таковую для склонов вулканических построек данного острова, в то время как флора отложений лахара хоть и схожа, но в то же время обнаруживает признаки сукцессионных смен.

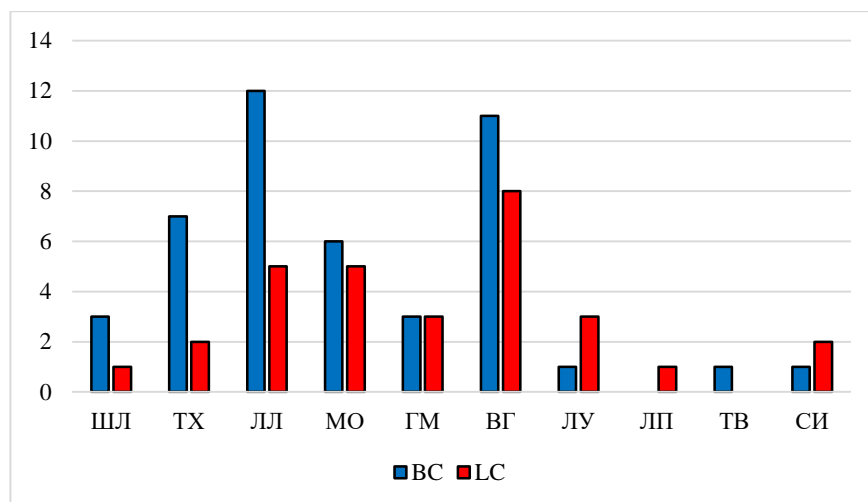


Рис. 4.5 – Соотношение эколого-ценотических групп в парциальных флорах двух трансект на юго-восточном склоне влк. Пик Сарычева: фоновых сообществ (BC) и отложений лахара 2009 г. (LC). Сокращения: ШЛ – широколиственно-лесная, ТХ – темнохвойно-лесная, ЛЛ – лугово-лиственно-лесная, МО – монтанная, ГМ – гипарктомонтанная, ВГ – собственно высокогорная, ЛУ – луговая, ЛП – лугово-приморская, ПВ – прибрежно-водная, ТВ – тундрово-высокогорная, СИ – синантропная.

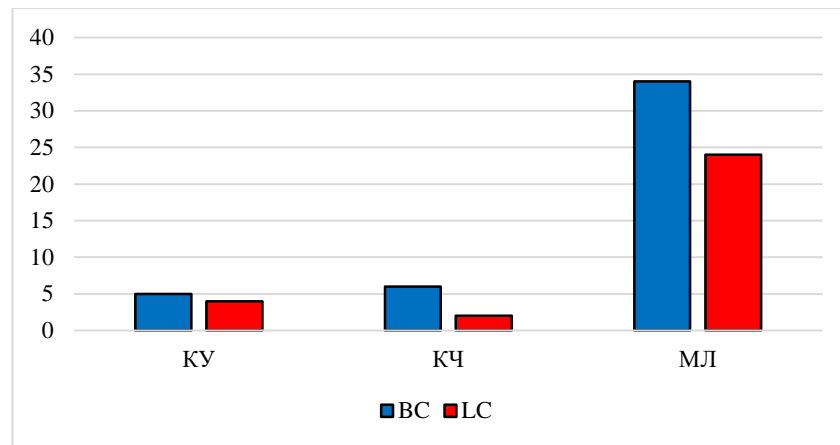


Рис. 4.6 – Соотношение жизненных форм в парциальных флорах двух трансект на юго-восточном склоне влк. Пик Сарычева: фоновых сообществ (BC) и отложений лахара 2009 г. (LC) Сокращения: КУ – кустарники, КЧ – кустарнички, МЛ – многолетние травы.

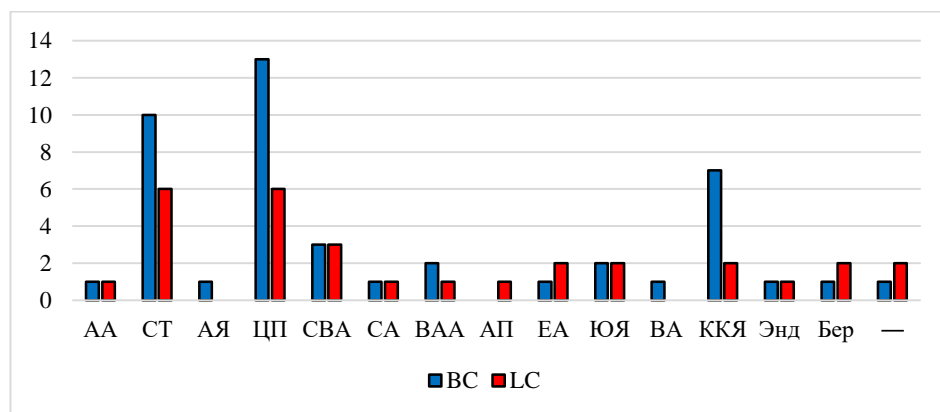
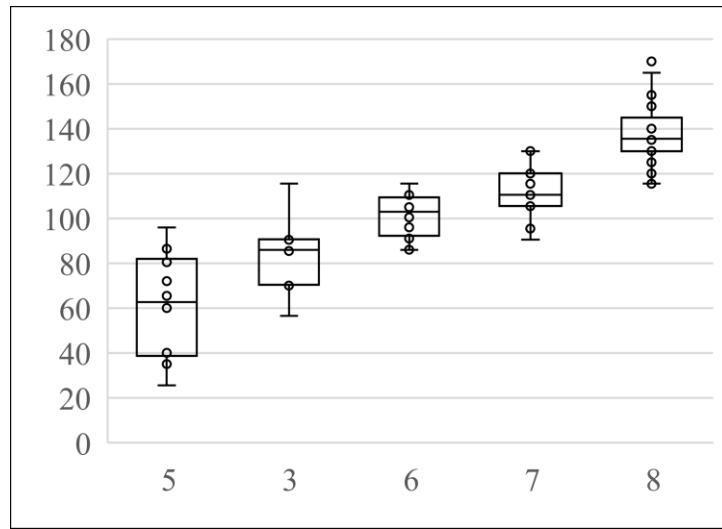


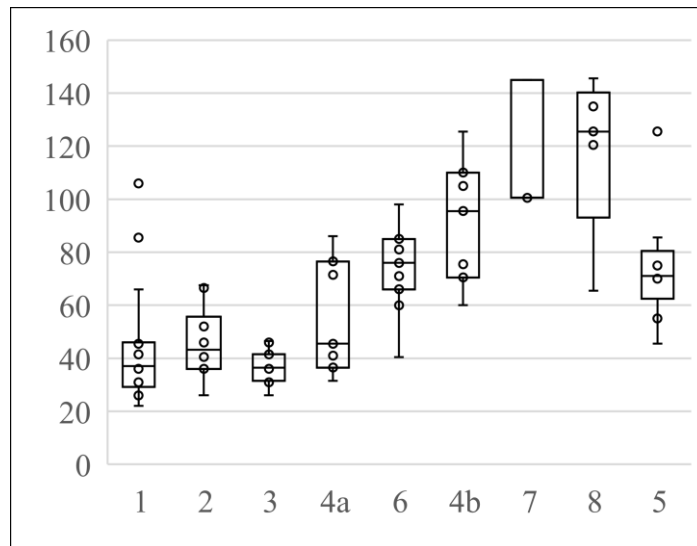
Рис. 4.7 – Соотношение представленных ареалов в парциальных флорах двух трансект на юго-восточном склоне влк. Пик Сарычева: фоновых сообществ (BC) и отложений лахара 2009 г. (LC). Сокращения: AA – собственно азиатско-американский, СТ – северотихоокеанский, АЯ – амуро-японский, ЦП – циркумполярный, СВА – северо-восточноазиатский, СА – североазиатский, ВАА – восточноазиатско-американский, АП – амфипацифический, ЕА – евразийский, ЮЯ – южно-курильско-северояпонский, ВА – собственно восточноазиатский, ККЯ – камчатско-курильско-японский, Энд – эндемичный, Бер – Берингийский, — – космополиты.

Сравнение результатов кластерного деления всех обследуемых учетных площадок фонового высотного профиля и долины лахара (рисунок 4.1, 4.3) показали четкое и практически идентичное разделение всего растительного покрова на три большие группы, нижние две из которых соответствовали участкам с сомкнутым растительным пологом, а верхняя – более разреженным сообществам, причем степень различий между этими группами весьма схожа. Со временем, при условии отсутствия прямого воздействия эруптивных продуктов в ходе извержений, разреженные сообщества верхних участков долины сменят более сомкнутые (на 2017 год возраст ольховника долины лахара составлял 7-8 лет, в то время как на фоновых участках колеблется от 40 до 80), схожие с характерными для соответствующих поясов фоновой растительности. В этом случае данные покрова долины при кластерном анализе примут общий вид двух нижних блоков, описывающих сомкнутые сообщества.

Противоположная закономерность наблюдается при распределении координат площадок вдоль градиентов факторов (рис. 4.2, 4.4). Анализ показал, что, по сравнению с фоновыми сообществами, для долины лахара наименьший разброс координат отмечен на верхних участках склонов (и, как следствие, на маломощных почвах), увеличивающийся к подножию – коэффициент корреляции Пирсона между координатами распределения площадок по первой оси варьирования и высотой над ур. м. составил $\approx 0,9$. С целью объяснения противоположной дисперсии результатов описаний растительности двух трансект было выполнен сравнительный анализ различных показателей их покрова, таких как проективное покрытие видов суммарное (C_{sum}) и средневзвешенное (C_{avg}) и флористическая насыщенность (N) (рисунок 4.8–4.10).

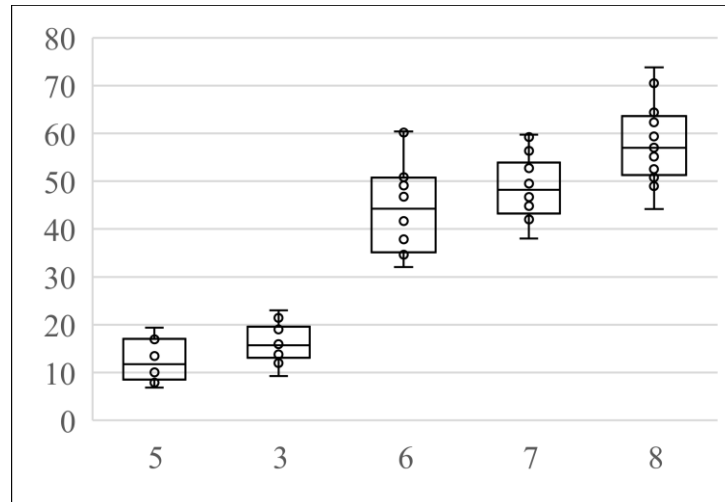


а

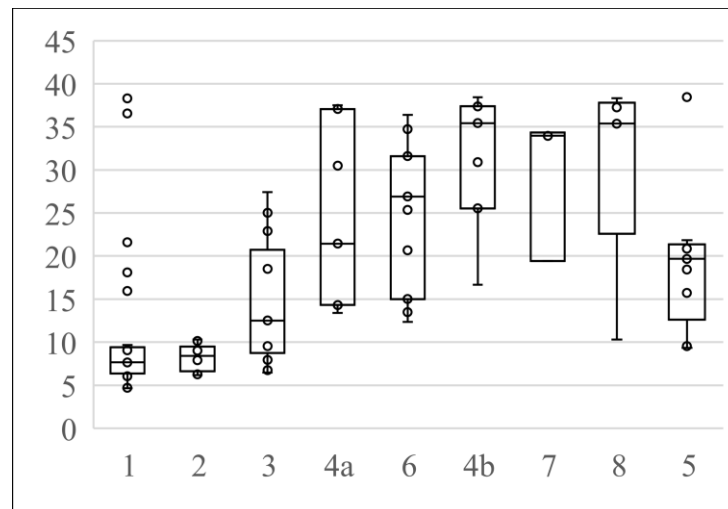


б

Рисунок 4.8 – Диаграмма размаха значений суммарного проективного покрытия (Csum, %, ось ординат) растительного покрова каждого пояса (кластера, ось абсцисс) фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахара (б).

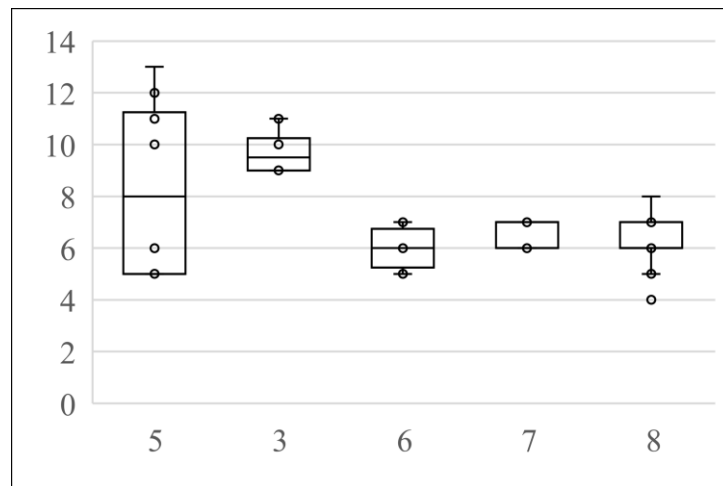


а)

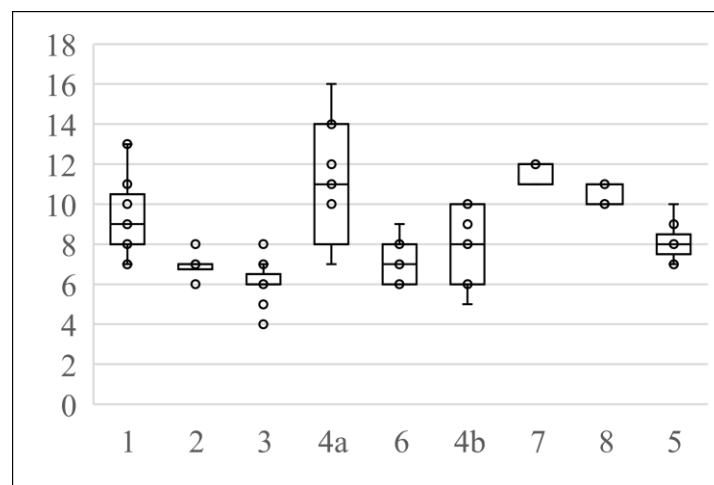


б)

Рисунок 4.9 – Диаграмма размаха значений средневзвешенного проективного покрытия (C_{wavg} , %, ось ординат) растительного покрова каждого пояса (кластера, ось абсцисс) фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахары (б).



a)



б)

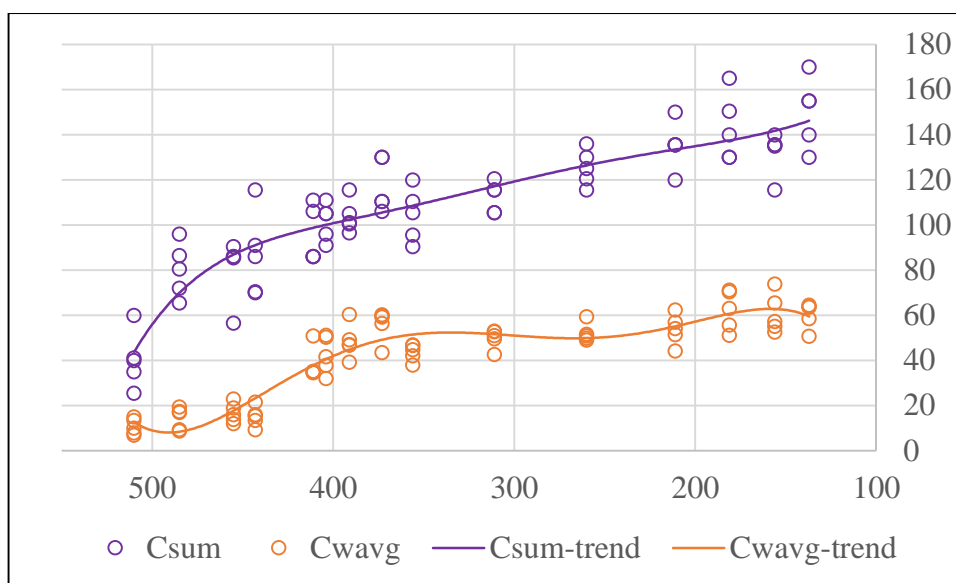
Рисунок 4.10 – Диаграмма размаха значений числа видов (N, ось ординат) растительного покрова каждого пояса (кластера, ось абсцисс) фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахара (б).

Для удобства интерпретации все кластеры были расположены от верхнего к нижнему. Также, для сравнительного анализа здесь и далее были использованы показатели фоновых сообществ для высот, в пределах которых проводились описания растительности долины лахара.

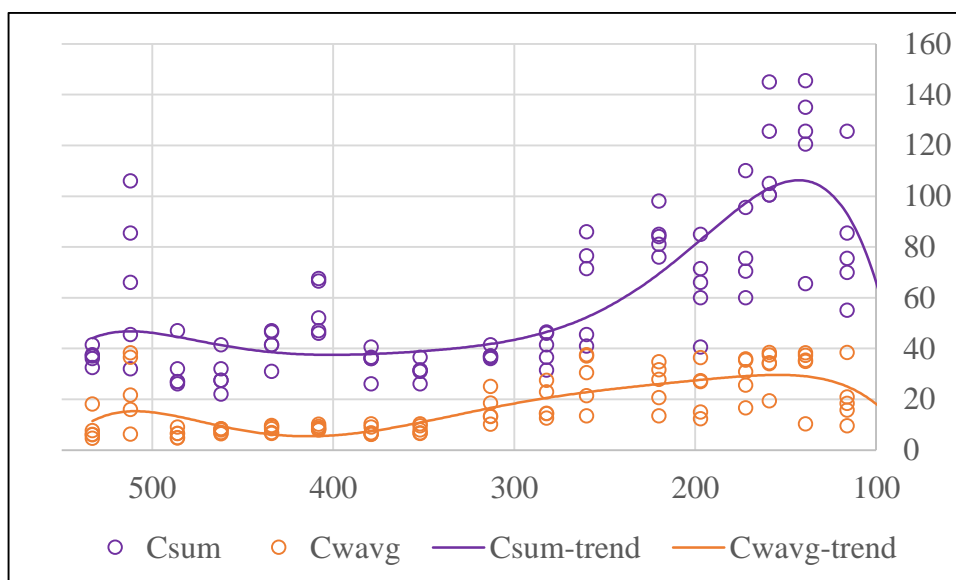
При смене каждого верхнего пояса нижним показатели покрытия фоновых сообществ всех поясов обнаруживают относительно равномерную динамику: различия для сомкнутых зарослей ольховника достигают предельных 40% для крайних выборок и 20% для нижнего и верхнего квартиля. При меньшем

суммарном покрытии всеми видами, произрастающими в долине лахара, показатели более сомкнутых сообществ отличаются значительно большими различиями – до 80% для крайних выборок и до 50% для квартилей, что почти вдвое превосходит таковые для фоновых сообществ. При этом, для фоновых характерно увеличение однородности в структуре сообществ при уменьшении высоты, о чем свидетельствует постепенное сокращение диапазонов квартилей по покрытию с 40 до 20%, в то время как для лахара отмечены скачкообразные изменения, результатом которых является среднее увеличение диапазона с 20 до 50%. Противоположные зависимости пространственной структуры покрова вдоль трансекты фоновой и лахара хорошо объясняют противоположно ориентированные вершины клиновидных дисперсий: с уменьшением высоты на ненарушенных участках возрастает степень однородности сообществ, обусловленная регулирующей видовое и пространственное разнообразие травянистого яруса ролью развитого сомкнутого ольховника, в то время как на лахаре верхние участки занимают лишь виды-оппортунисты и немногочисленные особи уцелевших видов, а на нижних, несмотря на численно малые отличия показателей флористической насыщенности, примерно в равных соотношениях представлена довольно обширная группа видов, обуславливающая пестроту и разнообразие покрова.

Изменение показателей покрытия и видового разнообразия двух профилей с высотой представлено на рисунках 4.11 и 4.12.

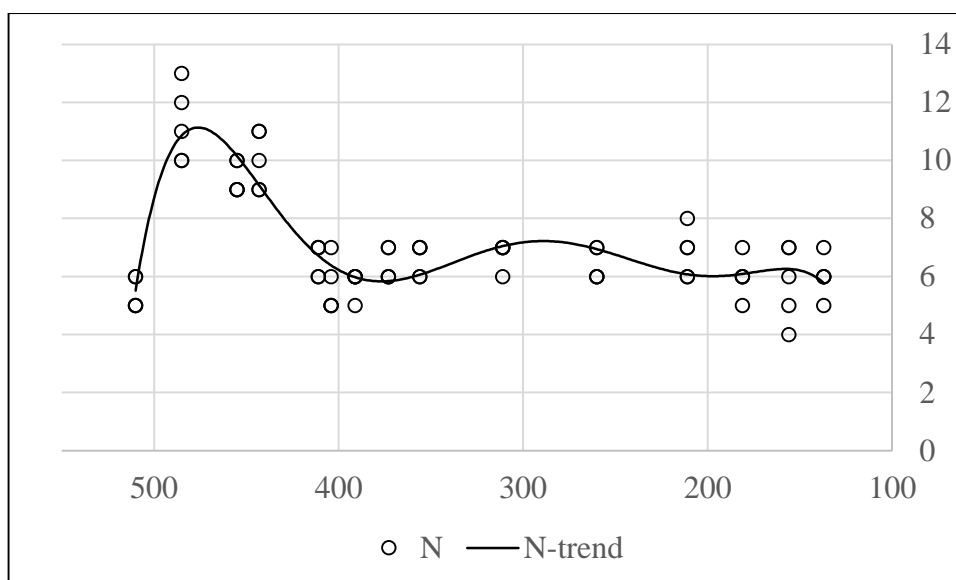


а)

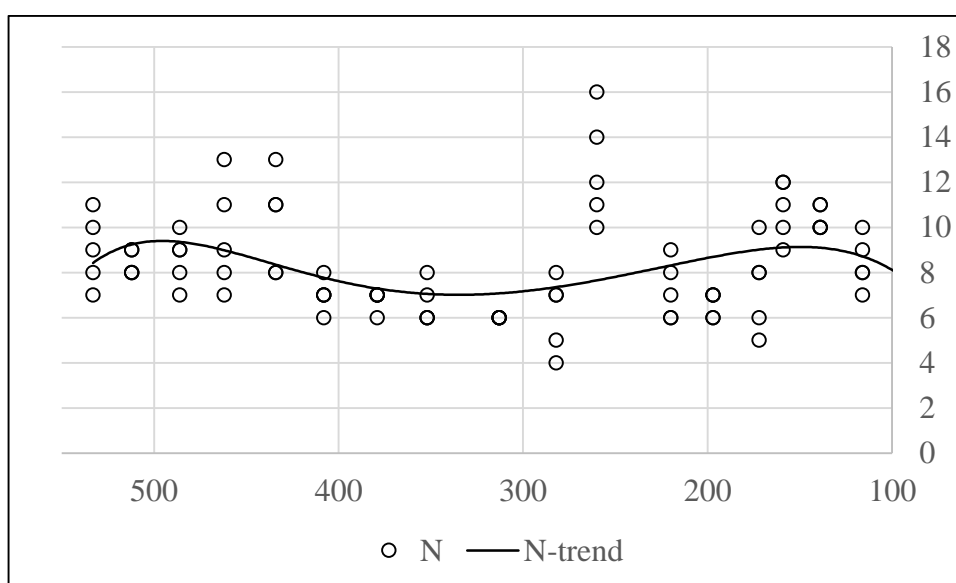


б)

Рисунок 4.11 – Изменение суммарного покрытия всеми видами (Csum, %, ось ординат) и средневзвешенного (Cwavg, %, ось ординат) растительного покрова фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахара (б) с высотой над ур. м. (м, ось абсцисс).



а)



б)

Рисунок 4.12 – Изменение числа видов (N, ось ординат) растительного покрова фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахара (б) с высотой над ур. м. (м, ось абсцисс).

По меркам оценки общего покрытия всеми видами, после перехода фоновых сообществ к сомкнутым ольховникам его показатели растут со снижением высоты достаточно плавно, при этом показатели средневзвешенного покрытия соизмеримо возрастают. Учитывая тот факт, что этот показатель представляет собой степенную функцию и его величина прямо пропорциональна степени доминирования одного-двух видов в составе сообщества, его рост с

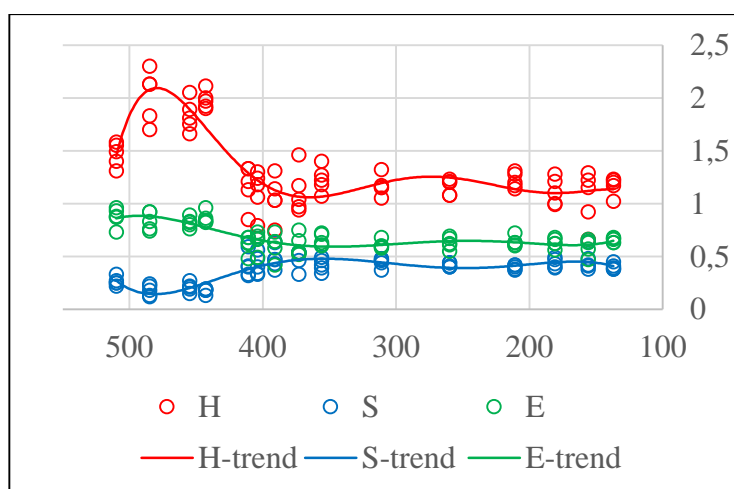
уменьшением высоты можно связать с возрастающим доминированием ольховника вследствие выпадения ряда луговых видов и падения покрытия под его покровом, а также под покровом увеличивающего свое участие шеломайника.

Иная картина характерна для сообществ на отложениях лахара. Со снижением существенного прироста суммарного покрытия не наблюдается вплоть до высот около 300 м, в пределах которых увеличивается участие представителей крупнотравья. Ниже, в менее суровых условиях формируются более сомкнутые сообщества ольховника, первые признаки ярусности, и показатели покрытия существенно возрастают. Этот факт согласуется с наблюдаемой в аналогичных условиях стратегией восстановления растительного покрова: верхние участки заселяются видами-оппортунистами, занимающими сравнительно малую площадь и формирующими разреженный покров, в то время как на нижних участках в более благоприятных условиях постепенно заселение происходит типичными для данного высотного пояса видами, и их общее покрытие площади возрастает [Teramoto, 2010; Influence of volcanic, 2017]. Однако по причине полидоминантности травянистого яруса показатели средневзвешенного покрытия растут слабо, что свидетельствует о слабой дифференциации сообществ на отложениях лахара.

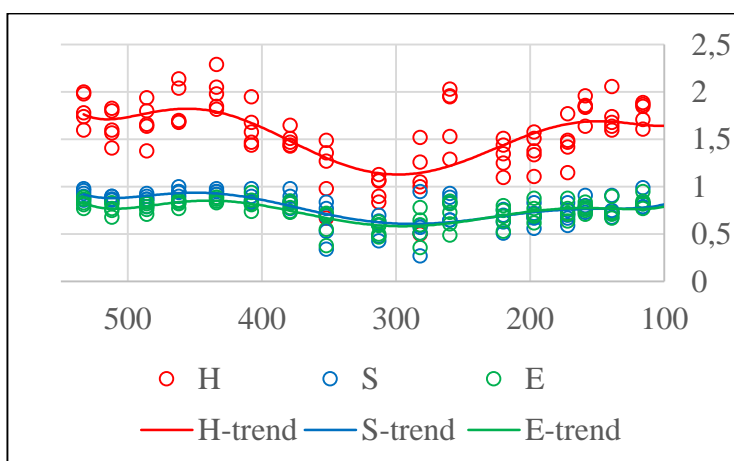
Сквозность яруса ольховника долины лахара является причиной сопоставимого видового разнообразия по всему ее профилю. Если на фоновых участках максимальное число видов наблюдалось на открытых участках и в переходной полосе, в пределах которой отмечались сочетания видов злаковых и разнотравных ассоциаций, при этом оставаясь в среднем равным 6 при сравнительно большем видовом разнообразии, то на лахаре это число колеблется в среднем от 7 до 9.

Столь значимые различия показателей растительного покрова фоновых участков и долины лахара, несомненно, определяют различия показателей биоразнообразия, в том числе широко используемых при анализе состояния растительного покрова, особенно зарубежными исследователями,

информационных индексов α -разнообразия. К таковым относятся показатели биологического разнообразия Шеннона-Уивера (H), доминирования Симпсона (S) и выравненности Пилоу (E). Их относительная динамика вдоль градиента фактора среды позволяет судить о состоянии биологических систем, находящихся на той или иной стадии развития. При изучении восстановления растительного покрова в ходе частичного или полного угнетения их динамика отражает ход сукцессионных процессов и особенности становления пространственной структуры покрова (рисунок 4.13).



а)



б)

Рисунок 4.13 – Изменение показателей α -разнообразия (ось ординат) растительного покрова сообществ фоновых (а) и долины лахара (б) с высотой над ур. м. (м, ось абсцисс).

Индекс Шеннона для фоновых сообществ обнаруживает ожидаемую динамику вдоль высотного профиля: наибольших значений он достигает на верхних участках, где при отсутствии выраженного яруса кустарников и малых и средних различия участия различных травянистых видов формируются многовидовые сообщества. При переходе к поясу ольховников этот показатель очевидно падает ввиду малых показателей флористической насыщенности (рисунок 4.12 а), увеличиваясь лишь в переходной полосе ольховников и затем несколько возрастая с ростом участия шеломайника. Кривая динамики индекса Шеннона для лахара в чистом виде мало походит на кривую фоновой трансекты. Однако обнаруживается сходство участков от верхней границы до 220 м над ур. м. фоновой трансекты и всей трансекты лахара, на крайние участки которых приходится максимальные значения индекса разнообразия, снижаясь в центре. Другими словами, существенные колебания показателей разнообразия фоновых сообществ характерны для верхней половины профиля, в то время как на лахаре они занимают всю его протяженность, в общих чертах повторяя динамику. Это обусловлено тем, что в процессе формирования сомкнутых ольховниковых зарослей более дифференцированные, с наличием одного-двух доминантов сообщества постепенно осваивали верхние участки, «оттесняя» опушку к верхним поясам растительности. Похожим образом происходило вытеснение крупнотравьем луговых видов и, следовательно, смешанного пояса ольховника на более верхние границы. Формирования растительного покрова лахара находится на начальных этапах, когда завершается заселение территории видами, после чего с дальнейшим развитием ольховникового яруса будет возможно постепенное оттеснение смешанных разнотравно-злаковых сообществ на более верхние границы.

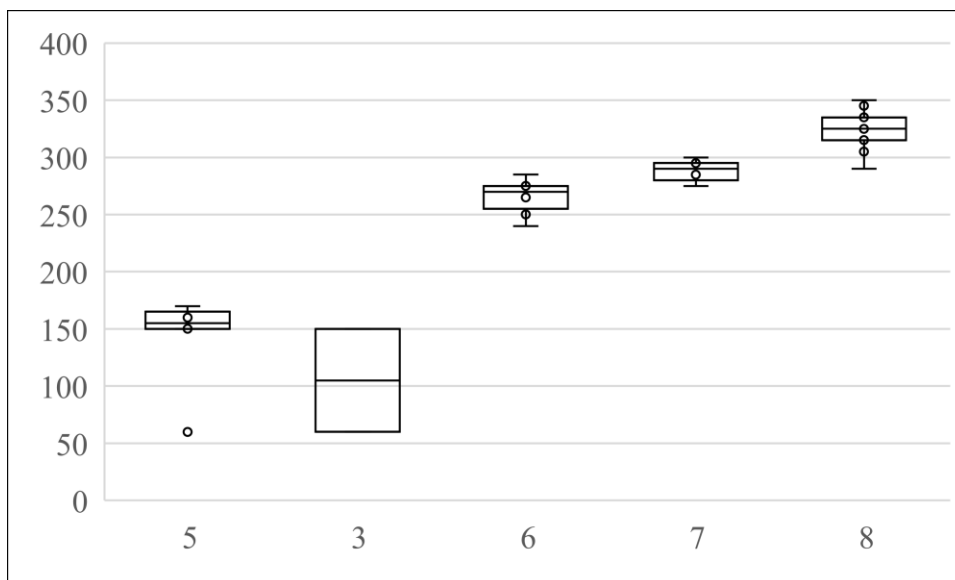
Относительная выравненность кривой индекса Пилоу демонстрирует равномерное распределение видов по таксонам [Pielou, 1966; 1975]. Для ольховников фоновых сообществ этот показатель существенно не меняется, отличаясь большими значениями лишь на верхних участках профиля. Однако следует отметить, что рост индекса выравненности фоновых сообществ верхних

участков сравнительно мал по сравнению с практически идентичной динамикой индекса Шеннона и Пилоу сообществ долины лахара. Отсутствие выравнивания сообществ лахара обуславливается также их начальным этапом становления, когда каждое из них еще представляет собой в той или иной степени смешанную и слабо дифференцированную видовую группировку без столь же четкого деления на пояса, какое характерно для сообществ, равновесных.

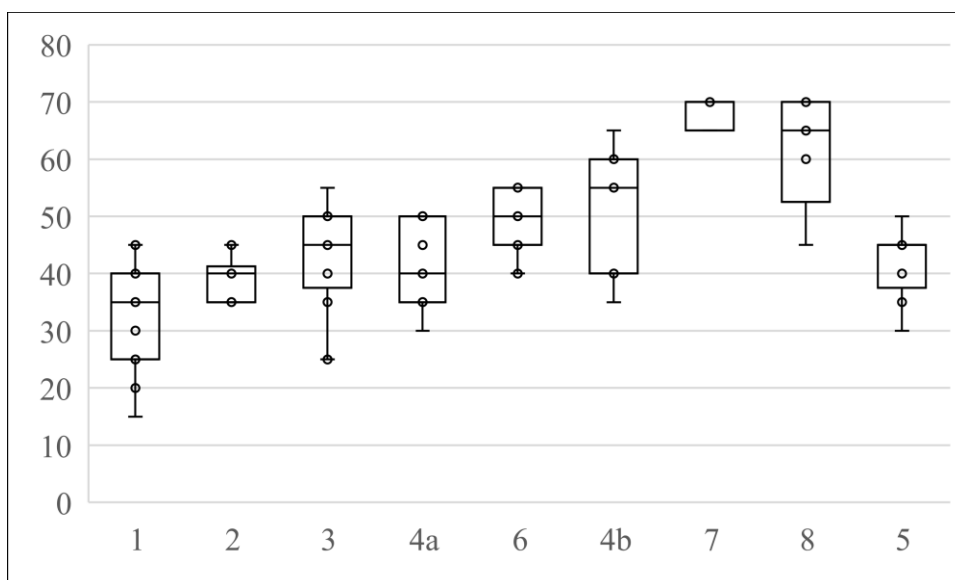
Наибольшие отличия между индексами биоразнообразия двух трансект обнаруживаются при сравнении кривых индекса доминирования Симпсона. Для зрелых сомкнутых сообществ он обнаруживает отрицательную тесную связь с показателем разнообразия, так как характеризует степень доминирования одного-двух видов от суммарных показателей участия в пределах определенной площади. Именно такая закономерность характерна и для фоновых сообществ (рисунок 4.13 а). Для сообществ лахара отмечена столь же тесная, но положительная связь двух индексов (рисунок 4.13 б). Отсутствие обратной зависимости между показателями разнообразия и доминирования и наличие тесной положительной связи обусловлено сравнительно малой долей участия от общей биомассы растительного покрова *Duschekia fruticosa* и других видов и зависимостью в связи с этим от показателей флористической насыщенности.

Поскольку главным видом, формирующим растительный покров склонов вулкана, является *Duschekia fruticosa*, изменение его морфометрических характеристик по всей протяженности лахара является одним из показателей темпов восстановления растительного покрова, определяющих дальнейшую дифференциацию травянистого яруса. Для более полного объяснения выявленных различий показателей α -разнообразия был выполнен сравнительный анализ полученных данных о динамике этих показателей с высотой и покрытием ольховника в каждого пояса растительности.

Графики зависимости высоты особей и проективного покрытия *Duschekia fruticosa* в пределах каждого пояса, а также общая динамика этих показателей с высотой представлены на рисунках 4.14–4.16.

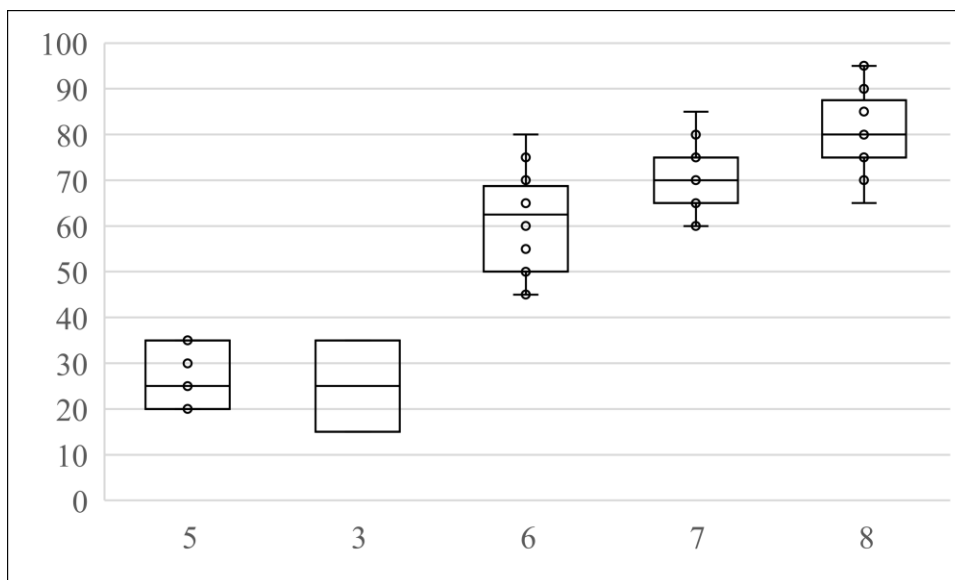


а)

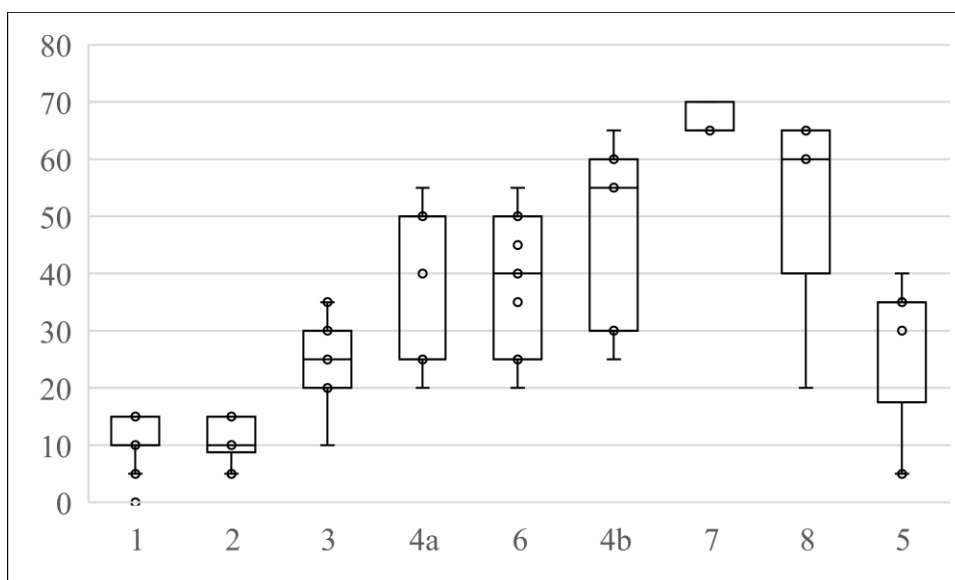


б)

Рисунок 4.14 – Диаграмма размаха значений высоты яруса ольховника (h, см, ось ординат) фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахара (б) каждого пояса (ось абсцисс).

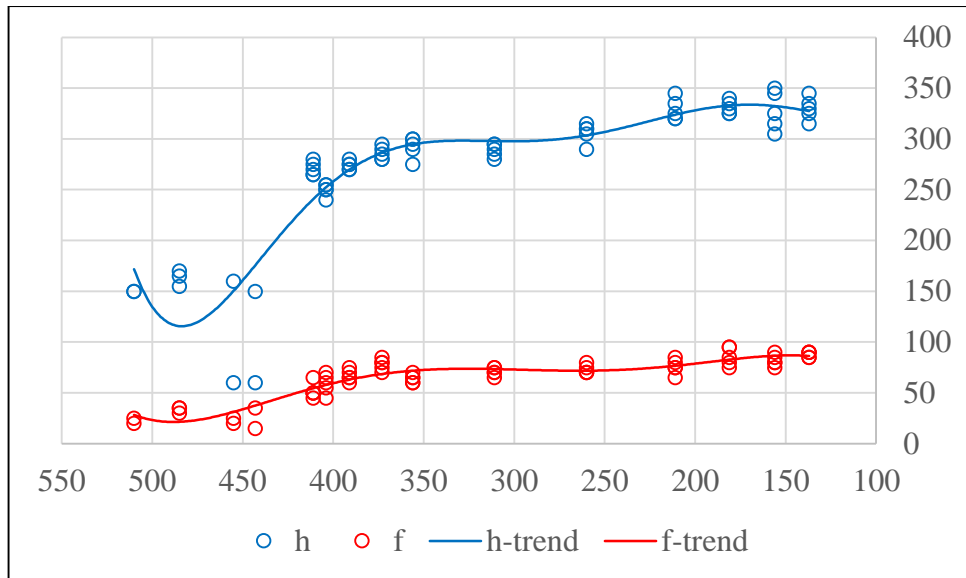


а)

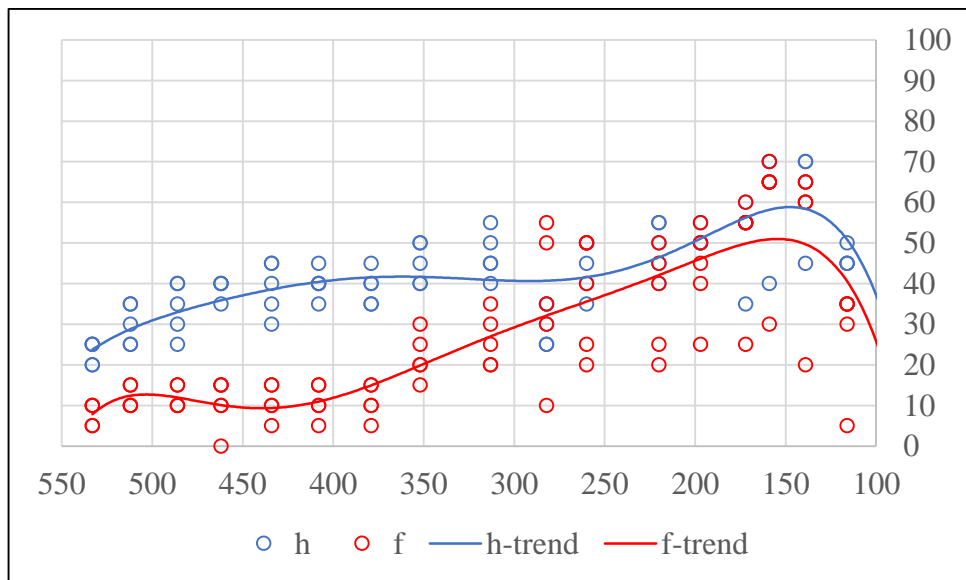


б)

Рисунок 4.15 – Диаграмма размаха значений покрытия яруса ольховника (f, %, ось ординат) фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахара (б) каждого пояса (ось абсцисс).



а)



б)

Рисунок 4.16 – Изменение высоты (h, см) и покрытия (f, %) яруса ольховника (ось ординат) фоновых сообществ (а) и сообществ долины лахара (б) с высотой над ур. м. (м, ось абсцисс).

Коэффициент корреляции Пирсона между показателями высоты и покрытия яруса ольховника для фоновых сообществ составляет 0,84, в то время как для лахара он равен 0,54. Кроме того, как в пределах отдельных растительных поясов, так и вдоль высотного профиля в целом по сравнению с фоновыми участками, где среднее покрытие ольховника в пределах сообществ с его доминированием выше 75%, на лахаре наблюдается широкий разброс этих характеристик, причем среднее проективное покрытие вида не превышает 50%, что позволяет сделать вывод о регулирующей биоразнообразии сообществ роли *Duschekia fruticosa*.

По результатам анализа общей динамики различных показателей сообществ, а также их производных с высотой была составлена сводная таблица значений коэффициента корреляции Пирсона для различных фитоценологических характеристик и высоты над ур. м. (таблица 4.5–4.6).

Таблица 4.5 – Значения коэффициента корреляции Пирсона для различных фитоценологических показателей фоновых сообществ

	h	f	ФН	Н	S	E
h	1					
f	-0.96**	1				
ФН	-0.45*	0.47*	1			
Н	-0.17	0.19	0.78**	1		
S	0.04	-0.06	-0.58*	-0.94**	1	
E	0.27	-0.26	0.13	0.63**	-0.81**	1

Сокращения: h – высота над ур. м., f – общее проективное покрытие, ФН – флористическая насыщенность; индексы: Н –Шеннона, S –доминирования Симпсона, E –выравненности Пилоу. ** – корреляция сильная, * – умеренная.

Таблица 4.6 – Значения коэффициента корреляции Пирсона для различных фитоценологических показателей сообществ лахара

	h	f	ФН	H	S	E
h	1					
f	-0.71**	1				
ФН	-0.01	0.42*	1			
H	0.15	0.18	0.66**	1		
S	0.39	-0.23	0.40*	0.85**	1	
E	0.18	-0.10	0.32	0.85**	0.92**	1

Сокращения: h – высота над ур. м., f – общее проективное покрытие, ФН – флористическая насыщенность; индексы: H –Шеннона, S –доминирования Симпсона, E –выравненности Пилоу. ** – корреляция сильная, * – умеренная.

Сравнительный анализ результатов корреляции показателей сообществ и биоинформационных индексов с высотой выявил ряд как общих черт, так и отличий.

Для обоих высотных профилей характерно увеличение суммарного проективного покрытия всех видов с высотой – между этими параметрами отмечена сильная отрицательная корреляция. Набор видов, характерный для каждого профиля, тесно скоррелирован с индексом Шеннона, что свидетельствует о довольно хорошо дифференцированных уже на начальном этапе становления растительного покрова отдельных сообществ. Это подтверждается и индексом выравниваемости сообществ, сопоставимо тесно скоррелированным с индексом Шеннона для обоих профилей.

Несмотря на довольно полное освоение различными видами территории лахара и первые существенные признаки пространственной дифференциации растительного покрова, на данном этапе выявлены и значительные отличия. Для сообществ фонового профиля характерна отрицательная умеренная связь высоты над ур. м. с показателем флористической насыщенности, в то время как для лахара этот показатель с высотой оказался не скоррелирован. Кроме того, положительная тесная связь отмечена между индексами Шеннона и Симпсона для сообществ на отложениях лахара. Это обусловлено рядом причин, главные

из которых равномерное распределение числа видов вдоль профиля вследствие отсутствия сомкнутых сообществ, а также отсутствие ярко выраженных одно-двухдоминантных сообществ.

Таким образом, по результатам сравнительного анализа можно сделать ряд заключений.

Восстановление растительного покрова долины лахара на влк. Пик Сарычева протекает по типу вторичной сукцессии. По этой причине на сегодняшний день в пределах долины с высотой наблюдается последовательная смена довольно сомкнутых сообществ, в целом типичная для поясной растительности вулканической постройки. На момент исследования летом 2017 года сообщества лахара были отнесены к стадии сложной группировки. Для них характерна незамкнутость, примитивная ярусность, наличие видов различных жизненных форм, демонстрирующих определенное влияние друг на друга. В то же время, медленные темпы возобновления кустарниковой растительности и крупнотравья являются причиной слабой ярусной дифференциации, а также сравнительно малых фитоценологических показателей.

Показатели α -разнообразия сообществ лахара обнаружили нетипичную для равновесных сообществ картину динамики вдоль градиента фактора [Pielou, 1966; Clarke, 1993; McCune, 2002]. С ростом видового разнообразия обычно падение доминирования, и наоборот. Это характеризует сообщества как сформировавшиеся, в которых явно выраженное преобладание (наибольшее участие) одного-двух видов определяет сравнительно небольшое участие других, и напротив – при отсутствии доминантов участие видов выравнивается. Для сообществ лахара отмечена обратная закономерность: участие видов возрастает в примерно равных соотношениях. При анализе было установлено, что эти различия обусловлены существенной разницей между показателями высоты и покрытия вида *Duschekia fruticosa* двух профилей. В сообществах фонового профиля высокий сомкнутый полог, образуемый этим видом и формирующий единственный четко выраженный широкий пояс растительности

на склонах вулкана, регулирует участие других видов, формирующих травянистый ярус, в то время как сравнительно разреженный полог невысокого ольховника на лахаре не способен выполнять регуляторную функцию, и на сегодняшний день участвует в сложении сообществ в равной степени с теми или иными видами в пределах каждого пояса растительности.

4.1.4 Влияние антропогенной нагрузки на восстановление растительного покрова нижней части долины лахара

После схода лахара в 2009 году нижняя часть долины до высот около 170 м над ур. м. стала активно использоваться для маневров тяжелой гусеничной и колесной техники. В результате центральная часть долины на сегодняшний день заселена отдельными особями различных видов, в том числе характерных для более верхних поясов растительности: это виды *Oxytropis retusa*, *Anaphalis margaritaceae*, *Barbarea orthoceras*. Шеломайник и другие представители крупнотравья представлены слабо. Полог уцелевшего по краям долины ольховника верхних участков дороги, где степень угнетения не столь выражена, представлен комплексом видов как типичной для данного пояса растительности, так и вышеупомянутых. Самые нижние же участки, в пределах которых увеличивается число разъездов, заняты малочисленными группировками видов, формирующих сомкнутый покров узкими полосами лишь по краям долины.

Из результатов анализа ряда показателей растительного покрова поясов растительности лахара (рисунок 4.11 б – 4.13 б) нами было установлено, что нижний пояс растительности, соответствующий езжей части лахара, демонстрирует показатели покрытия и флористической насыщенности, характерные для верхнего пояса, находящегося в более суровых условиях. Особенно хорошо это прослеживается при анализе трендов динамики покрытия и числа видов с высотой (рисунок 4.11 б, 4.12 б). При этом, значения выбросов суммарного покрытия за пределами наблюдаемого максимума сопоставимы с таковыми для вышележащих поясов, а значения средневзвешенного не только не меньше, но и превосходят. Эти показатели отмечены для краевых участков

растительности, в пределах которых развивается соответствующий современному этапу сукцессионных процессов растительный покров, для которого характерны «зачатки» ярусности и дифференциация по степени доминирования. Существенно отличны и показатели α -разнообразия нижней части долины (рисунок 4.13 б): с высоты 220 м индекс Шеннона возрастает с 1,3 до 2,1, после чего резко падает до 1,6, обнаруживая при этом тенденцию к дальнейшему снижению. Теоретически это могло быть обусловлено и переходом сообществ к сомкнутым ольховникам, однако на диаграммах размаха значений и трендов изменения показателей покрытия и высоты особей *Duschekia fruticosa* с высотой над ур. м. (рисунок 4.14 б – 4.16 б) отмечен спад каждого из параметров, в пределах наблюдаемых минимумов и квантилей также соответствующих верхнему поясу растительности.

Существенные отличия показателей растительного покрова нижней части долины лахара от вышележащих участков обусловили необходимость проведения анализа изменения его показателей с высотой без учета испытывающих антропогенную нагрузку территорий (таблица 4.7).

Многие выявленные ранее связи между показателями в результате пересчета несколько возросли. В отличие от анализа показателей покрова всей трансекты, результаты корреляционного анализа ненарушенных сообществ не обнаружили сильной зависимости суммарного покрытия всеми видами территории от высоты. Это связано с высотным положением описанных площадок: в пределах верхних поясов растительности показатели покрова только начинают возрастать по мере продвижения вниз по долине. Этим же объясняется появление корреляционных связей между высотой и показателями биоразнообразия, отражающих относительную линейность их динамики. Перерасчет показателей позволил подтвердить выводы о причинах положительной корреляции индекса доминирования с другими биоинформационными показателями: как и другие индексы, он обнаруживает умеренную положительную корреляцию с высотой. В совокупности полученные данные дают более полную картину восстановления растительного покрова

лахара, анализ которых позволяет говорить о развитии сообществ на стадии сложной группировки.

Таблица 4.7 – Значения коэффициента корреляции Пирсона для различных показателей ненарушенных сообществ лахара и высоты над ур. м.

	h	f	ФН	H	S	E
h	1					
f	-0,41*	1				
ФН	0,22	0,03	1			
H	0,50*	-0,09	0,70**	1		
S	0,61**	-0,18	0,44*	0,90**	1	
E	0,48*	-0,10	0,30	0,88**	0,94**	1

Сокращения: h – высота над ур. м., f – общее проективное покрытие, ФН – флористическая насыщенность; индексы: H –Шеннона, S –доминирования Симпсона, E –выравненности Пилоу. ** – корреляция сильная, * – умеренная.

Для сравнения индекса Шеннона-Уивера, а также покрытия особей *Duschekia fruticosa* на отрезках двух профилей, растительность которых не подвержена современному угнетению, были выведены два графика (рисунок 4.17, 4.18). Анализ полученных данных показал, что вне влияния антропогенного фактора показатели биоразнообразия сообществ лахара, а также степень заселения территории ольховником соответствует сформировавшимся в фоновых сообществах трендам. Кроме того, возрос коэффициент корреляции Пирсона между показателями высоты и покрытия особей ольховника с 0,54 до 0,60. Ровно до границы антропогенного фактора с уменьшением высоты наблюдается обоснованная и интерпретированная нами ранее динамика индекса Шеннона, а также увеличение покрытия ольховником территории. Безусловно, разброс показателей существенно выше для сообществ лахара как для незамкнутых, однако по сравнению таковых с нижней частью лахара очевидно выделяется большая однородность данных верхних участков. Сглаживание и упорядочивание результатов описаний вдоль главных линий тренда, значительно более тесные корреляционные связи между различными

показателями, а также морфологическими характеристиками основного вида большей части сообществ отражает сильную регулируемую восстановление роль антропогенного фактора нижней части долины лахара.

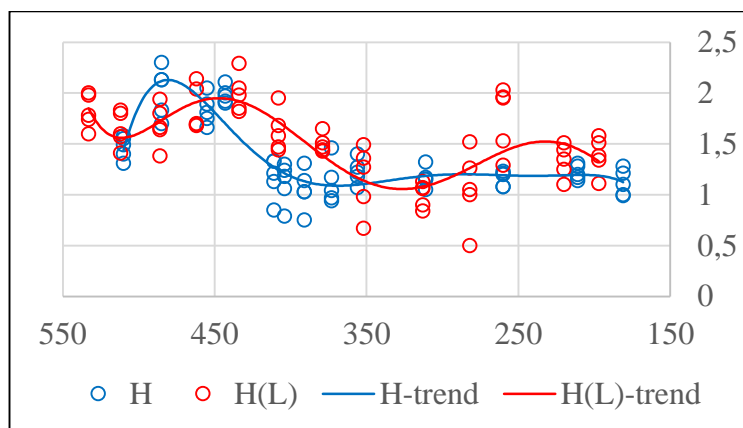


Рисунок 4.17 – Изменение индекса Шеннона-Уивера (ось ординат) сообществ фонового профиля (H) и лахара (H(L)) с высотой над ур. м. (м, ось абсцисс).

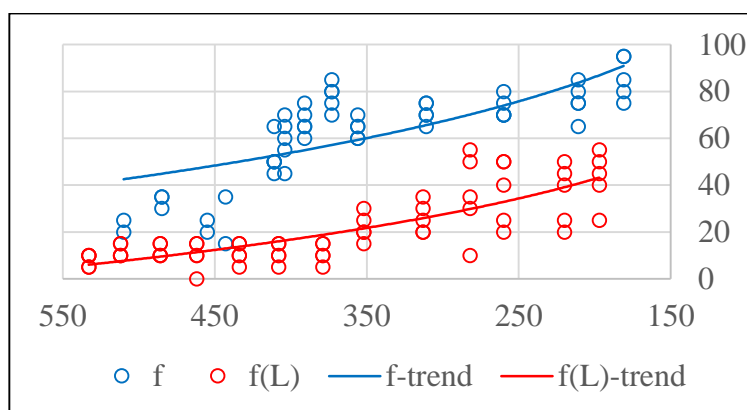


Рисунок 4.18 – Изменение покрытия особей *Duschekia fruticosa* (% , ось ординат) фонового профиля (f) и лахара (f(L)) с высотой над ур. м. (м, ось абсцисс).

По итогам анализа темпов восстановления растительного покрова лахара на влк. Пик Сарычева сделаны основные выводы.

Восстановление растительности долины лахара вулкана Пик Сарычева происходит по типу вторичной сукцессии: в первое десятилетие после извержения растительные сообщества обнаруживают сходство аспектирующего флористического состава со смежной поясной растительностью юго-восточного

склона постройки. Зачатки ярусности сообществ с преобладанием ольховника, разнообразие жизненных форм слагающих их видов и ряд фитоценологических показателей, в том числе индекс биоразнообразия Шеннона, позволяют отнести сообщества лахара к стадии сложной группировки, на этапе которой происходит дальнейшая дифференциация видового состава, увеличение участия доминирующих и сокращение сопутствующих видов. На несформированность и незамкнутость сообществ лахара указывает их преобладающие показатели флористической насыщенности, численно превосходящие показатели фоновых, а также, с учетом сравнительно малого видового разнообразия, однообразие покрова вдоль профиля. По этой причине индекс доминирования обнаруживает положительную корреляцию с индексом биоразнообразия, что характеризует произошедший недавно переход сообществ от стадии простой группировки к сложной. С течением времени, по мере увеличения морфологических показателей ольховника (покрытие, высота особей) и развития поясной растительности под пологом, сообщества лахара примерно через 30 лет перейдут в стадию замкнутых ценозов, что отразится на соотношении показателей биоразнообразия, а также приведет к более четкому разделению поясов растительности, в пределах которых произойдет дальнейшее расселение видов со смежных фоновых сообществ и обогащение флоры территории.

Наличие такого мощного средообразующего фактора, как механическое воздействие тяжелой техники на почвенно-растительные компоненты ландшафта, вносит дополнительно свои коррективы на процессы восстановления растительного покрова в нижней части долины лахара, в определенной степени искажая общий вектор протекания сукцессионных процессов. Продолжительное по времени действие таких факторов в конечном итоге может привести к формированию на отдельных участках иных, отличных от фоновых почвенно-растительных компонентов ландшафта. Ввиду ограниченности островной суши, наличия путей распространения заносных и сорных и агрессивной стратегии освоения незанятых территорий некоторых видов, эрозии совокупное действие эндогенных и антропогенных факторов

делает возможным формирование нового комплекса структурных единиц ландшафта, меняющих как ландшафтный облик острова, так и существующие в его пределах экологические связи между компонентами островных экосистем.

4.2 Растительный покров Старозаводского сольфатарного поля

4.2.1 Структура растительного покрова

На основной части Старозаводского сольфатарного поля, в пределах которой функционируют несколько десятков выходов гидротерм, мы выделили 39 фаций, на которых были проведены описания растительного покрова. Очевидно, что случайный характер распределения выходов терм исключал возможность проведения стандартных методик геоботанических описаний. Придерживаясь теории поликлимакса Тенсли [Миркин, 2001] и концепции климакс-мозаики Уиттекера [Онипченко, 2013], суть которых заключается в одновременном существовании в пределах одной зоны различных климаксовых ценозов в зависимости от условий биотопа, в целях достоверного выявления влияния факторов на пространственную структуру растительного покрова было выполнено описание разноразмерных площадей исходя из однородности комплекса условий участка и структуры сообщества. Картосхема расположения фаций представлена на рисунке 4.19.

Анализ флоры. Сосудистые растения исследуемой части поля представлены 54 видами, принадлежащими 26 семействам; наибольшее количество видов относится к семействам *Ericaceae* (6), *Asteraceae* (6), *Poaceae* (5), *Salicaceae* (4) и *Ariaceae* (4), однако подавляющее число особей и ведущая роль в формировании аспекта принадлежит семейству *Poaceae* (таблица 4.8). Кроме того, в формировании аспекта отдельных микроучастков отмечен также печеночник *Solenostoma vulcanicola* (Schiffn.) Nyushko, образующий в нескольких местах выходов терм подушки, иногда сплошной покров.

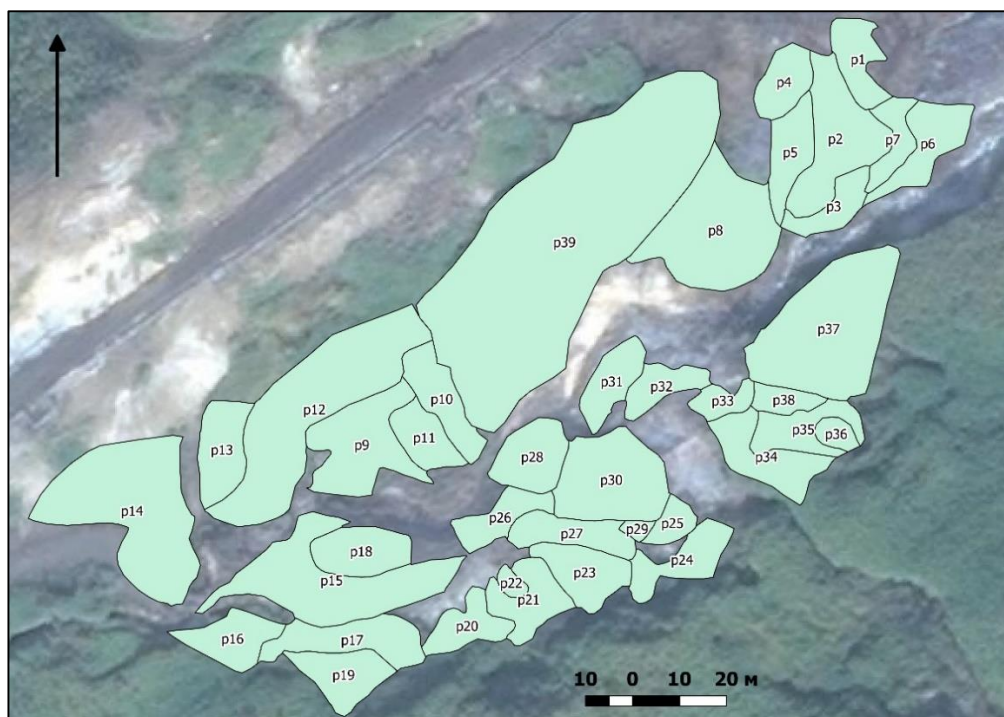


Рисунок 4.19 – Схема расположения фаций
Старозаводского сольфатарного поля.

Таблица 4.8 – Список видов сосудистых растений основной части
Старозаводского сольфатарного поля

№ п/п	Вид	Жизн. форма
Apiaceae		
1.	<i>Angelica gmelinii</i> (DC.) Pimenov	МЛ
2.	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	ДЛ
3.	<i>Sphallerocarpus gracilis</i> (Besser ex Trevir.) Koso-Pol.	ОЛ
4.	<i>Tilingia ajanensis</i> Regel & Tiling	МЛ
Araceae		
5.	<i>Lysichiton camtschatcensis</i> (L.) Schott	МЛ
Araliaceae		
6.	<i>Aralia cordata</i> Thunb.	МЛ
Asteraceae		
7.	<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Benth. & Hook.f.	МЛ
8.	<i>Aster glehnii</i> F.Schmidt	МЛ
9.	<i>Cacalia kamtschatica</i> (Maxim.) Kudo	МЛ
10.	<i>Petasites japonicus</i> (Siebold & Zucc.) Maxim.	МЛ
11.	<i>Senecio cannabinifolius</i> Less.	МЛ
12.	<i>Solidago dahurica</i> Kitag.	МЛ

Betulaceae		
13.	<i>Betula ermanii</i> Cham.	ДЕ
14.	<i>Duschekia maximowiczii</i> Callier	КУ
15.	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar	КУ
Brassicaceae		
16.	<i>Cardamine regeliana</i> Miq.	МЛ
Caprifoliaceae		
17.	<i>Linnaea borealis</i> L.	ПКЧ
18.	<i>Weigela middendorffii</i> (Carriere) K. Koch	КУ
Convallariaceae		
19.	<i>Maianthemum dilatatum</i> (Alph.Wood) A.Nelson & J.F. Macbr.	МЛ
Cornaceae		
20.	<i>Chamaepericlymenum canadense</i> (L.) Asch. & Graebn.	ПКЧ
Cyperaceae		
21.	<i>Carex gynocrates</i> Wormsk.	МЛ
22.	<i>Carex</i> sp.	МЛ
Droseraceae		
23.	<i>Drosera rotundifolia</i> L.	МЛ
Dryopteridaceae		
24.	<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy	МЛ
Empetraceae		
25.	<i>Empetrum sibiricum</i> V.N.Vassil.	КЧ
Equisetaceae		
26.	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	МЛ
Ericaceae		
27.	<i>Gaultheria miqueliana</i> Takeda	КЧ
28.	<i>Ledum hypoleucum</i> Kom.	КУ
29.	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Loisel.	КЧ
30.	<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	ПКЧ
31.	<i>Vaccinium ovalifolium</i> Sm.	КУ
32.	<i>Vaccinium smallii</i> A.Gray	КУ
Juncaceae		
33.	<i>Juncus decipiens</i> (Buchenau) Nakai	МЛ
34.	<i>Juncus filiformis</i> L.	МЛ
Lobeliaceae		
35.	<i>Lobelia sessilifolia</i> Lamb.	МЛ
Onagraceae		
36.	<i>Epilobium pyrricholophum</i> Franch. & Sav.	МЛ
Pinaceae		
37.	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel	КУ

Poaceae		
38.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	МЛ
39.	<i>Calamagrostis sachalinensis</i> F.Schmidt	МЛ
40.	<i>Miscanthus sinensis</i> Andersson	МЛ
41.	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	МЛ
42.	<i>Sasa</i> spp.	КУ
Polygonaceae		
43.	<i>Reynoutria sachalinensis</i> (F.Schmidt) Nakai	МЛ
Primulaceae		
44.	<i>Trientalis europaea</i> L.	МЛ
Rosaceae		
45.	<i>Cerasus sachalinensis</i> (F.Schmidt) Kom. & Aliss.	ДЕ
46.	<i>Potentilla miyabe</i> Makino	МЛ
47.	<i>Sorbus commixta</i> Hedl.	ДЕ
48.	<i>Spiraea beauverdiana</i> C.K.Schneid.	КУ
Salicaceae		
49.	<i>Salix reinii</i> Franch. & Sav. ex Seemen	КУ
50.	<i>Salix</i> sp.	КУ
51.	<i>Salix taraikensis</i> Kimura	ДЕ
52.	<i>Salix udensis</i> Trautv. & C.A.Mey.	ДЕ
Scrophulariaceae		
53.	<i>Veronica stelleri</i> Pall. ex Link	МЛ
Violaceae		
54.	<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie	МЛ

Условные сокращения (по Баркалову, 2009): ДЕ – деревья, КУ – кустарники, КЧ – кустарнички, ПКЧ – полукустарнички, МЛ – многолетние травы, ДЛ – двулетники, ОЛ – однолетники.

Наиболее многочисленными во флоре поля являются многолетние травы, составляющие порядка 56% от общего числа видов. Также, довольно велико число кустарников – около 20%. Практически отсутствуют одно-двулетники – обе жизненные формы представлены всего по одному виду.

Анализ представителей флоры поля показал, что по числу видов доминируют виды циркумполярного географического элемента (ГЭ) – около 19% всех видов. Также, значительна доля видов южно-курильско-южно-сахалинско-японского и собственно восточноазиатского ГЭ – 13 и 11%

соответственно. В соответствии с эколого-ценотической классификацией, элементы флоры поля являются преимущественно представителями широколиственно-лесной и темнохвойно-лесной групп в равном соотношении, составляя по 22% каждая всей флоры. Однако нельзя не отметить довольно хорошо представленные монтанные и гипарктомонтанные виды: в сумме они составляют около 19%, что немногим менее числа видов преобладающих групп. Значительная доля приходится также на виды лугово-лиственно-лесной группы – 13%. Число видов остальных групп сравнительно невелико.

Спектры характеристик флоры сосудистых растений поля представлены на рисунке 4.20. Результаты анализа флоры Старозаводского сольфатарного поля показали, что приведенный набор видов на такой компактной площади (около 1,5 га) является весьма разнообразным и представлен большей частью жизненных форм и эколого-ценотических групп сосудистых растений Курильских островов. Кроме того, элементы флоры Старозаводского сольфатарного поля характерны более чем для половины географических элементов Курил. Сложная флористическая композиция поля отражает многообразие, в первую очередь, его эдафических условий, наличие множества микросайтов, резко отличных друг от друга мощностью почв и степенью их эрозии, а также по причине хаотичного распределения терм. Наличие мелких водотоков на территории поля дополнительно усложняет флористический ансамбль, обуславливая присутствие видов водно-болотного комплекса.

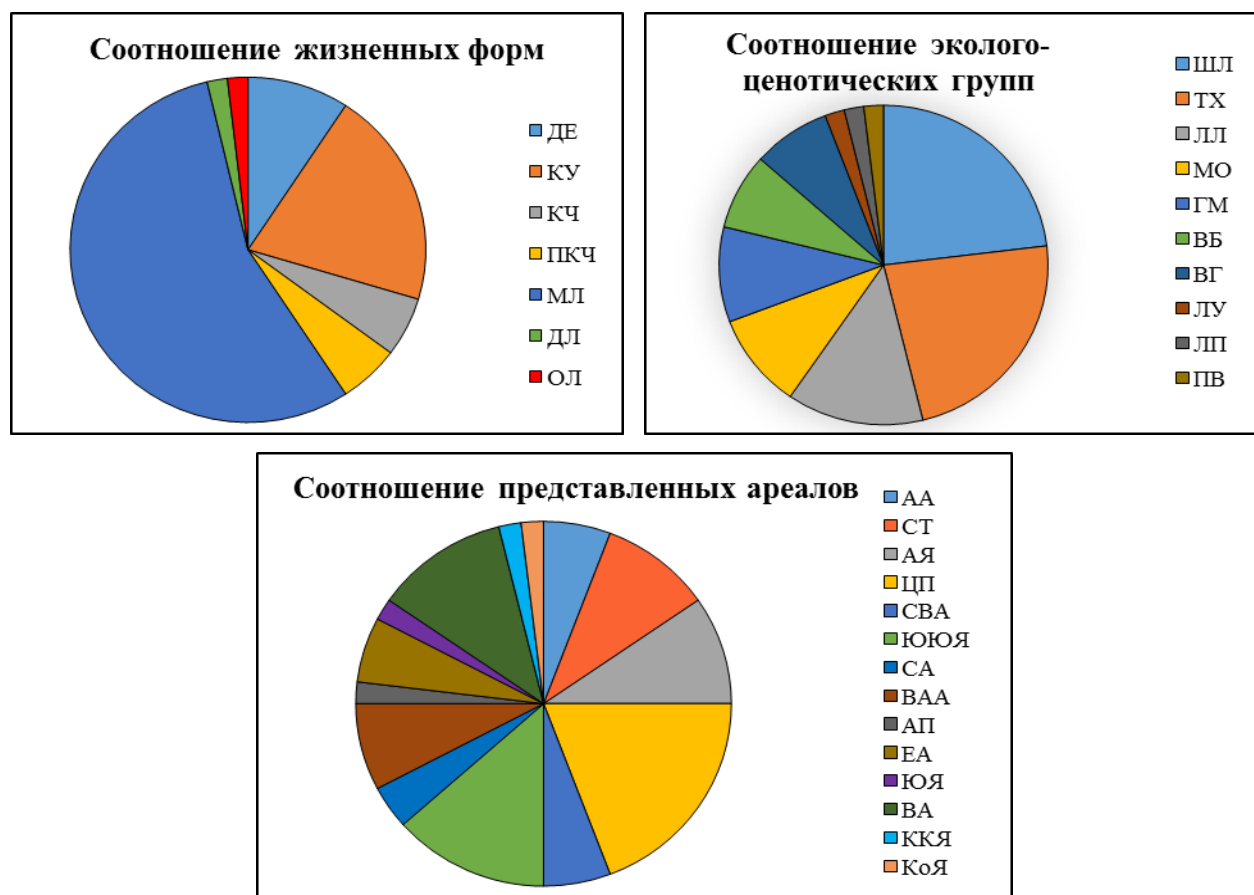


Рисунок 4.20 – Спектры характеристик флоры сосудистых растений Старозаводского сольфатарного поля. Сокращения. *Жизненные формы*: ДЕ – деревья, КУ – кустарники, КЧ – кустарнички, ПКЧ – полукустарнички, МЛ – многолетние травы, ДЛ – двулетники, ОЛ – однолетники. *Эколого-ценологические группы*: ШЛ – широколиственно-лесная, ТХ – темнохвойно-лесная, ЛЛ – лугово-лиственно-лесная, МО – монтанная, ГМ – гипарктомонтанная, ВБ – водно-болотная, ВГ – собственно высокогорная, ЛУ – луговая, ЛП – лугово-приморская, ПВ – прибрежно-водная. *Географические элементы*: АА – собственно азиатско-американский, СТ – северотихоокеанский, АЯ – амуро-японский, ЦП – циркумполярный, СВА – северо-восточноазиатский, ЮЮЯ – южно-курильско-южно-сахалинско-японский, СА – североазиатский, ВАА – восточноазиатско-американский, АП – амфипацифический, ЕА – евразийский, ЮЯ – южно-курильско-северояпонский, ВА – собственно восточноазиатский, ККЯ – камчатско-курильско-японский, КоЯ – корейско-японский.

Растительность. Вся территория поля, в несколько упрощенном виде, представляет собой ориентированную с юго-запада на северо-восток овальную площадь. По периметру поля обрамлено зарослями бамбучка, на увлажненных участках перемежающегося колосняком, а на более прогретых и менее дренированных ассоциациями багульника. На склонах отмечены преимущественно злаково-разнотравные сообщества, а на прирусловых участках заболоченные вейниковые и ситниковые пятна. Оголенные участки заняты в основном лишайниками с единичными экземплярами разнотравно-злаковой растительности (рисунок 4.21).

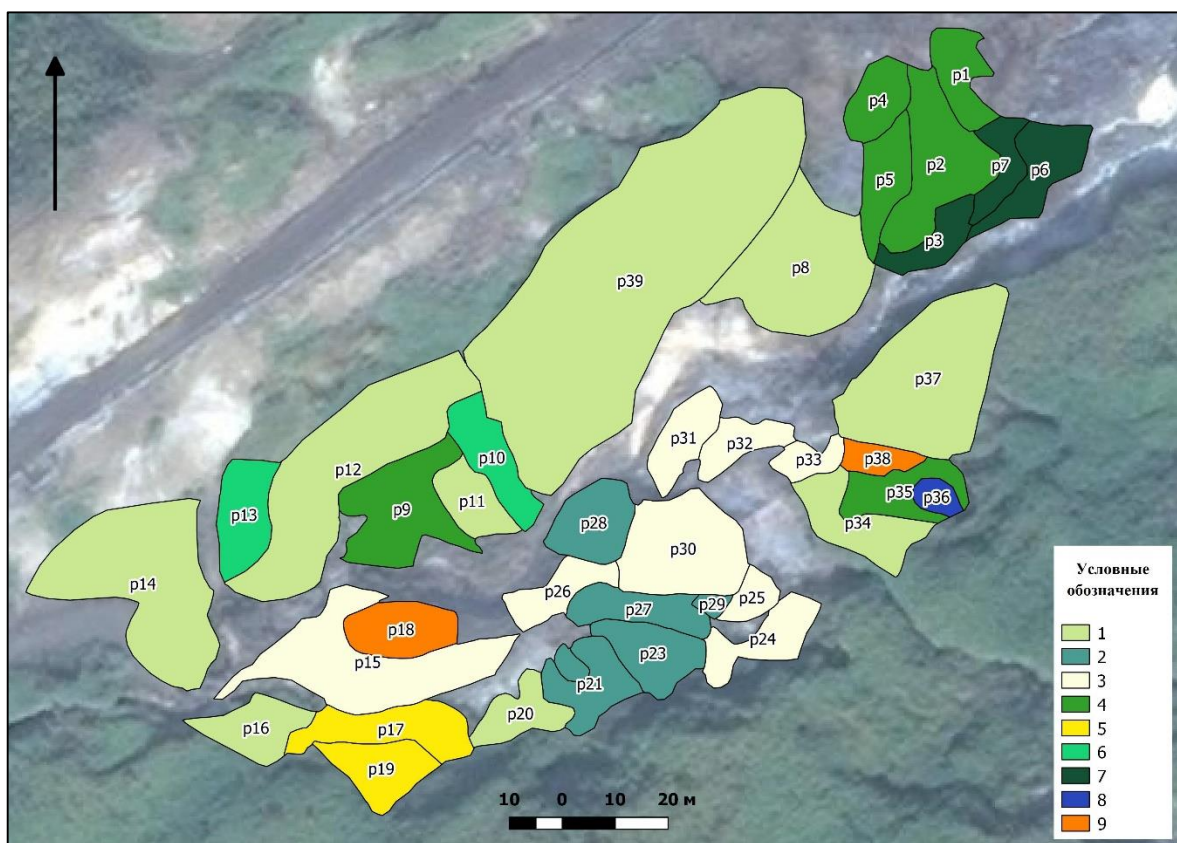


Рисунок 4.21 – Схема расположения растительных сообществ Старозаводского сольфатарного поля. Условные обозначения сообществ: 1 – заросли бамбучка, 2 – багульниковые, 3 – мискантусовые, 4- злаково-разнотравные, 5 – вейниковые, 6 – тростниковые, 7 – ситниковые, 8 – моховые, 9 – сильноразреженные.

Всего в пределах поля было выделено 9 сообществ.

Большую долю исследуемой части поля от всех слагаемых его облик сообществ занимают **заросли бамбучка** (рисунок 4.22). Выделить какие-либо синузии с его доминированием не представлялось возможным по причине того, что на всех выделенных фациях его покрытие составляет более 90%, высота от 1 м и более, а участие других видов в сложении покрова незначительно. В северной части по кромке зарослей отмечены крупные мертвые особи *Pinus pumila*, произрастающего в окрестностях поля и, вероятно, произраставшего на его территории до начала геологоразведочных работ. В составе сообществ и в пологе единично встречаются представители *Gualteria miqueliana*, *Aralia cordata*, *Calamagrostis sachalinensis*, *Phragmites australis*, *Maianthemum dilatatum*, *Petasites japonicus*, *Trientalis europaea*. Напочвенный покров местами представлен мхами, а также несколькими видами лишайников преимущественно рода *Cladonia* (рисунок 4.23). Из древесных видов отмечены *Salix taraikensis*, по окраинам *Ledum hypoleucum*, *Vaccinium smallii*, *Vaccinium ovalifolium*, *Calamagrostis sachalinensis*, *Phragmites australis*, на границах с водотоками *Juncus decipiens*, *Lysichiton camtschatscense*, а с зонами разлива и выходами гидротерм пятна *Miscanthus sinensis*.



Рисунок 4.22 – Заросли бамбучка.



Рисунок 4.23 – Представители рода *Cladonia* и мхи под пологом бамбучка.

Центральную часть южной половины поля занимают **багульниковые** сообщества с доминированием, либо с содоминированием *Ledum hypoleucum* (рисунок 4.24). На большинстве пологих участках и их «подножий» он формирует подушковидные пятна с покрытием более 60%, а на граничащих с термами локусах содоминантом с ним выступает *Miscanthus sinensis* (до 40% покрытия), образуя багульниково-мискантусовые синузии. Встречаются также мертвые особи кедрового стланика. По окраинам некоторые участки багульника обрамляет *Empetrum sibiricum*, при неполном покрытии багульника встречаются *Vaccinium smallii*, *Gualteria miqueliana*, *Carex sp.*, с южной стороны добавляется бамбучок (до 10% покрытия).

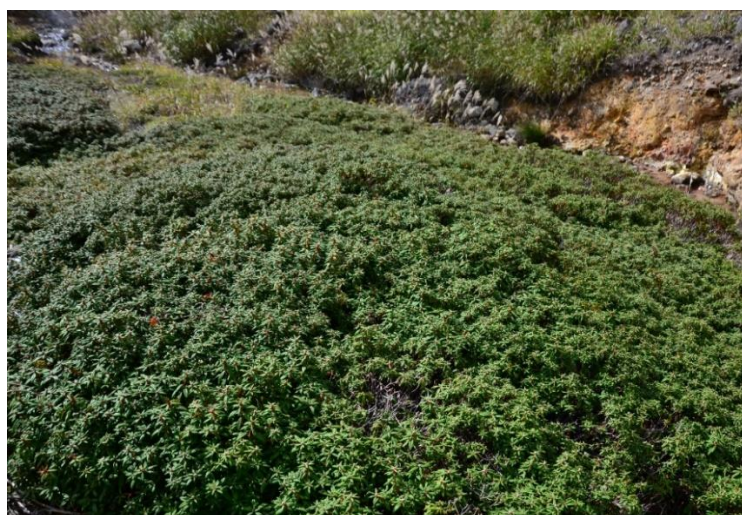


Рисунок 4.24 – Багульниковое сообщество.

К наиболее прогретым участкам поля приурочены сообщества с доминированием *Miscanthus sinensis* (рисунок 4.25). Около половины всей территории, занимаемой **мискантусовыми** сообществами, является нарушенной вследствие регулярного антропогенного воздействия со стороны посетителей поля. Близ нарушенных мест отмечены мискантусово-шикшиевые группировки с покрытием *Empetrum sibiricum* и вероцветника около 15%. Также, на угнетенных почвах единичны особи большого числа видов: *Betula ermanii*, *Empetrum sibiricum*, *Ledum palustre*, *Pinus pumila*, *Salix taraikensis*, *Sorbus commixta*, *Vaccinium smallii*, *Potentilla miyabei*, *Carex sp.*, *Chamaepericlymenum canadense*, *Loiseleuria procumbens*, *Maianthemum dilatatum*. На заболоченных участках грунта, подтапливаемых гидротермами источника, напочвенный покров формируют представители печеночников, в том числе *Solenostoma vulcanicola*. Относительно сомкнутые сообщества мискантуса преимущественно монодоминантные, наиболее значительны (до 20% покрытия) в составе виды *Ledum palustre*, *Gualteria miqueliana*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex gynocrates*, *Epilobium pyrricholophum*. Единичны особи *Salix udensis*, *Aster glehnii*, *Veronica stelleri*, отдельные пятна в прирусловой части формирует *Juncus decipiens*.



Рисунок 4.25 – Сообщество с доминированием *Miscanthus sinensis*.

Достаточно пестрыми являются **злаково-разнотравные** сообщества поля, агрегирующие в своих пределах чуть более двух третей всех отмеченных видов сосудистых растений (37 из 54). Формируют травостой преимущественно на нарушенных склонах (с уклоном до 50°) и открытых площадках, в проплешинах среди зарослей бамбучка, а также на слегка переувлажненных почвах с развитым моховым покровом. В подавляющем большинстве случаев доминантом, формирующим аспект, является *Calamagrostis langsdorffii* на более увлажненных участках или *C. sachalinensis* на относительно сухих прогретых почвах с покрытием вида до 95%, причем сообществ с их равным участием на правах доминирующих видов отмечено не было. В сообществах с доминированием вейника лангсдорфа наиболее выражен покров (с покрытием вида до 60%) *Aster glehnii*, *Equisetum sylvaticum*, *Juncus decipiens*, *Sphallerocarpus gracilis*, *Miscanthus sinensis*, *Sasa* spp.; в сообществах с доминированием вейника сахалинского как произрастающих на более сухих участках, зачастую под значительным уклоном, наибольшее участие в сложении покрова (покрытие вида до 40%) отмечено для видов *Juncus filiformis*, *Maianthemum dilatatum*, *Phragmites australis*. Встречаются в пределах сообществ единично и небольшими группами особи *Betula ermanii*, *Duschekia fruticosa*, *Duschekia maximowiczii*, *Ledum hypoleucum*, *Salix* sp., *Salix reinii*, *Salix udensis*, *Sorbus commixta*, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium smallii*, *Weigela middendorffiana*, *Anaphalis margaritacea*, *Angelica* sp., *Anthriscus sylvestris*, *Aralia cordata*, *Cacalia auriculata*, *Carex gynocrates*, *Chamaepericlymenum canadense*, *Drosera rotundifolia*, *Dryopteris expansa*, *Lysichiton camtschaticense*, *Petasites japonicus*, *Senecio cannabifolius*, *Solidago dahurica*, *Tilingia ajanensis*, *Trientalis europaea*, с покрытием каждого вида до 20%.

Южную оконечность исследуемой части поля составили **вейниковые луга**, объединившие два участка с доминированием вейника лангсдорфа на одном (95% покрытия) и лангсдорфа и сахалинского (50 и 30% покрытия соответственно) на втором, заболоченном (около 20% территории подтоплены) участке (рисунок 4.26). Видовое богатство фаций сравнительно невелико – всего

в их пределах было отмечено 16 видов, два из которых формируют аспект. Наибольшее участие (покрытие до 15%) отмечено для видов *Ledum hypoleucum*, *Aster glehnii* и *Viola selkirkii*, последние два на заболоченном участке отсутствуют. Для более сухих участков характерны единичные представители *Cerasus sachalinensis*, *Linnaea borealis*, *Lobelia sessilifolia*, *Maianthemum dilatatum*, *Sasa* spp., *Senecio cannabifolius*, для заболоченных (также единично) *Oxycoccus palustris*, *Cardamine regeliana*, *Drosera rotundifolia*, *Epilobium pyrricholophum*, *Juncus decipiens*, *Maianthemum dilatatum*. Несмотря на то, что общими для двух участков являются три вида из 16, а также несколько различны условия увлажнения, ввиду общности субстрата и общего облика фаций, обусловленного доминированием одних и тех же видов, было решено объединить эти участки в одну группу.



Рисунок 4.26 – Вейниковый луг.

Заросли бамбучка в северной части поля перемежаются двумя участками сплошных **тростниковых** (покрытие свыше 90%) (рисунок 4.27). При изучении видового состава эти участки обнаруживают определенные различия между собой. Тростник вейниковый с участием (40% покрытия) *Calamagrostis sachalinensis* формирует покров в центральной части северной половины поля,

являясь переходным между двумя участками бамбучка и приуроченным к понижению рельефа. Видовое богатство ограничивается единичными представителями *Miscanthus sinensis*, а также произрастающими в условиях достаточного увлажнения особями *Lysichiton camtschaticense*. Участок, расположенный на границе с образованной вследствие отвала грунта в ходе геологоразведочных работ искусственной насыпью, напротив, отличается гораздо большим видовым разнообразием. Здесь представлен ряд видов: *Betula ermanii*, *Aralia cordata*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Calamagrostis sachalinensis*, *Chamaepericlymenum canadense*, *Juncus decipiens*, *Lysichiton camtschaticense*, *Miscanthus sinensis*. Граничащие с описываемым сильнонарушенные участки, очевидно, оказали существенное влияние на микроклимат биотопа и, как следствие, его флористический состав, обусловив широкий спектр видов в пределах аналогичной по площади территории.



Рисунок 4.27 – Заросли тростника.

Прирусловые участки северо-восточной окраины поля занимают различные **ситниковые**, местами ситниково-злаковые сообщества (рисунок 4.28). Доминантом выступает *Juncus filiformis*, формируя покров покрытием 70–

95%. На одном участке покрытие вида снижается до 20%, аспект сообщества становится многополярным и содоминантами (15-20% покрытия) ситнику выступают *Miscanthus sinensis*, *Calamagrostis sachalinensis* и *Carex gynocrates*; в пределах участка отмечены особи *Spiraea beauverdiana*. На участках с небольшим уклоном и грубым обломочным субстратом, пересыпанным продуктами эрозии, ситник образует кочки с почти полным покрытием; встречаются кочки *Carex gynocrates* и пятна *Miscanthus sinensis*, доля их незначительна. Прирусловые участки ситника с покрытием 70% отличаются большим набором видов, наиболее представленными являются виды *Spiraea beauverdiana* и *Maianthemum dilatatum*. Также отмечены особи *Betula ermanii*, *Duschekia fruticosa*, *Sorbus commixta*, *Weigela middendorffiana*, *Aster glehnii*, *Calamagrostis sachalinensis*, *Carex gynocrates*, *Miscanthus sinensis*, *Reynoutria sachalinensis*, *Tilingia ajanensis*.



Рисунок 4.28 – Сообщество с доминированием *Juncus filiformis*.

Обособленную группу, представляющую собой небольшой участок в несколько квадратных метров, была отнесена зона разлива гидротерм, в пределах которой развитие получил представитель мохообразных – печеночник

Solenostoma vulcanicola (рисунок 4.29). Одновидовое **моховое** сообщество было отмечено на территории поля в одном месте – в иных локусах печеночник выступал доминантом напочвенного покрова, который в данной работе не рассматривается. Однако, являясь единственным колонизатором данного биотопа, было принято решение рассматривать это сообщество наравне с высшими растениями, а также использовать в общем анализе растительности.



Рисунок 4.29 – Ковер *Solenostoma vulcanicola* близ точки выхода гидротерм.

В отдельную группу также были выделены разреженные сообщества **сильнонарушенных** участков. В нее вошли два участка, один из которых, наиболее подверженный угнетению со стороны посетителей и гидротермальной деятельности, расположен в центральной части поля, а другой – на периферии выхода высокотемпературных терм в восточной оконечности. Несмотря на весьма малое покрытие особями различных видов территории, выделяется на обоих участках *Miscanthus sinensis* (5%). Состав других видов различен: на центральном пустыре отмечены особи *Empetrum sibiricum*, *Carex gynocrates*, *Carex sp.*, *Loiseleuria procumbens*, а на восточном лишь несколько небольших кочек *Carex gynocrates*.

Результаты анализа пространственной структуры растительного покрова Старозаводского сольфатарного показали, что растительность данного объекта представляет собой сложный мозаичный комплекс сообществ, взаимно перемежающихся в пределах малой территории. Кроме того, внешне схожие сообщества обнаруживают существенные различия при более подробном рассмотрении их флористического состава. Безусловно, данное многообразие обусловлено сложностью микрорельефа, наличием малых водотоков и различиями субстрата. Однако обращает на себя внимание зависимость в распределении покрова поля между сложностью и составом сообществ и наличием в их пределах функционирующих терм, а также степенью эрозии почвенного покрова. Для выявления главенствующих факторов, определяющих современный растительный облик поля, необходимо проведение ряда анализов, к числу которых относятся ординационные методы и многофакторный анализ, а также подтверждение выявленных трендов методами статистической обработки данных.

4.2.2 Кластерный анализ результатов описаний растительного покрова

Сведения о растительности Старозаводского сольфатарного поля в том виде, в котором они представлены выше, использовать в целях выявления взаимосвязи с факторами среды весьма проблематично. Кроме того, для установления факториальной зависимости распределения растительного покрова необходим более точный анализ геоботанических данных. Поэтому результаты описаний растительного покрова поля были занесены в матрицу типа «виды/площадки» с указанием покрытия видов. Матрица с данными была использована при построении дендрограммы методом Уорда.

Проанализировав расстояния между группами кластеров и особенности объединённых фаций, мы выбрали в качестве граничного для выделения значение эвклидова расстояния, приблизительно равное 110 (рисунок 4.30). В соответствии с дендрограммой, выделяется 10 кластеров, в которые

объединились описания площадок, преимущественно схожих по составу доминирующих видов.

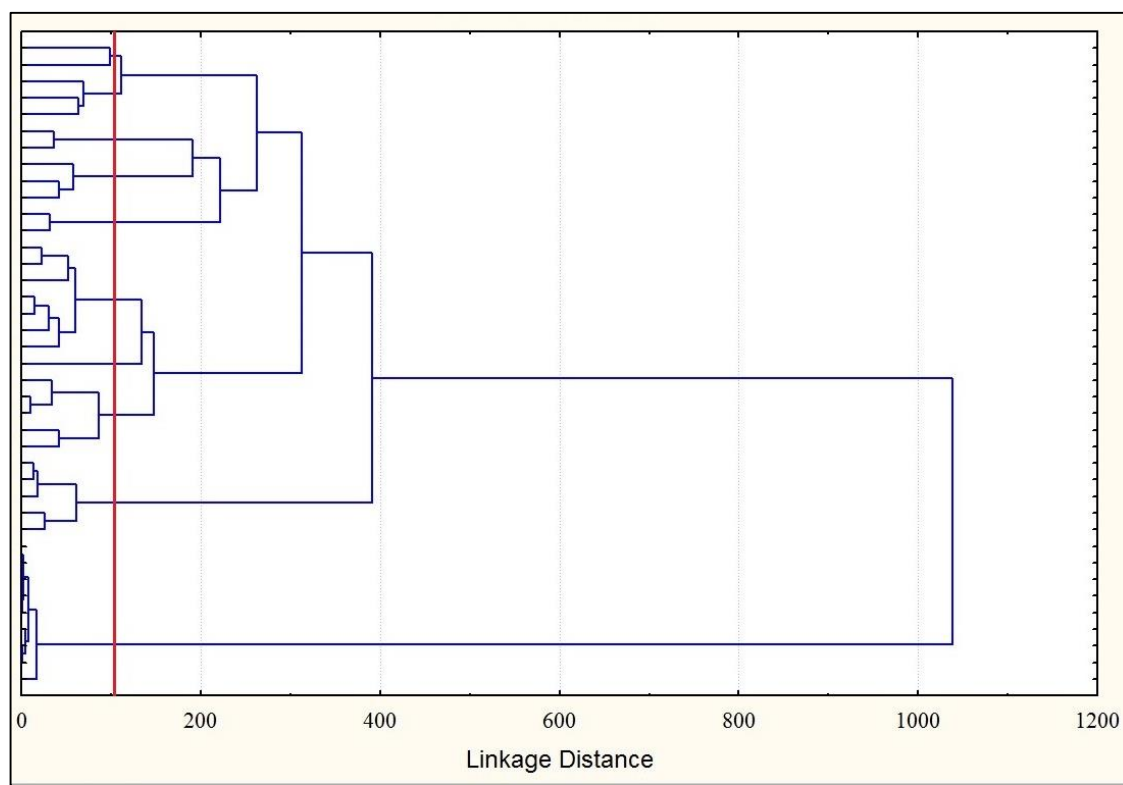


Рисунок 4.30 – Дендрограмма описаний фаций Старозаводского сольфатарного поля.

1. Первая группа, включающая 2 площадки, объединяет участки **злаково-разнотравных** и злаково-ситниково-разнотравных лугов, произрастающих на участках, где в недавнем прошлом растительность была полностью разрушена. В составе травостоя преобладают *Calamagrostis langsdorffii* (проективное покрытие до 95%), *Juncus decipiens* (до 50%), *Aster glehnii* (20–60%), *Equisetum sylvaticum* (10–30%).

2. Вторая группа объединяет три участка, доминантами на которых также выступают **злаки** – *Calamagrostis langsdorffii* (95% проективного покрытия на одном из участков и 40–50% на двух других), произрастающий совместно с *C. sachalinensis* на втором участке и *Miscanthus sinensis* и *Sasa* spp. на третьем. Почва на этих участках характеризуется повышенной влажностью до заболоченного состояния.

3, 4. Третья группа – **тростниковые** заросли с доминированием *Phragmites australis* – 90–98% проективного покрытия. Четвёртая группа, включающая три участка, расположенные на хорошо дренируемых склонах, также характеризуется доминированием другого злака (70–90% проективного покрытия) – *Calamagrostis sachalinensis* (**вейниковые** сообщества).

5. В данном кластере обособились участки, характеризующиеся повышенной влажностью почвы (расположенные близ русел ручья и ручейков), где доминирует *Juncus filiformis* (70–95% проективного покрытия) (**ситниковые**).

6. Следующий обширный кластер – участки с **сильноразреженным** растительным покровом. Проективное покрытие большинства видов не превышает 20–30%. До 70% поверхности на некоторых участках представляют собой голую почву, тропинки и россыпи камней из отвалных пород. На таких пустырях местами произрастают синузии *Miscanthus sinensis*, *Empetrum sibiricum*, *Ledum hypoleucum*, которые в данных условиях выступают в качестве пионерных видов.

7. Участок, занявший самостоятельный кластер, представляет собой сообщество *Solenostoma vulcanicola*, расположенное близ выхода термального источника, стекающего в ручей, в котором **печёночник** занимает всю площадь, свободную от воды – 85% площади.

8, 9. Пять небольших по площади фаций, образованных преимущественно *Miscanthus sinensis*, характеризуются разнообразием экотопических условий – это и сухие прирусловые склоны, и заболоченные участки, и небольшие осерёдки (**мискантусовые**). Багульниковые и багульниково-злаковые заросли, произрастающие на 5 участках, на 60–95% сложены *Ledum hypoleucum* (**багульниковые**).

10. Наиболее обособленный и многочисленный кластер – заросли **бамбучка** с аспектирующим *Sasa* spp. (92–100% проективного покрытия при высоте 150–200 см), занимающие существенные площади при бедном

флористическом разнообразии. При этом, данный кластер отличается наименьшими различиями между формирующими его площадками.

На рисунках 4.31–4.33 отражены различные фитоценотические показатели каждого из растительных кластеров. Данные кластера, представленного единственным участком с солоностомой, при построении диаграмм размаха здесь и далее нами использованы не были по причине его уникальности.

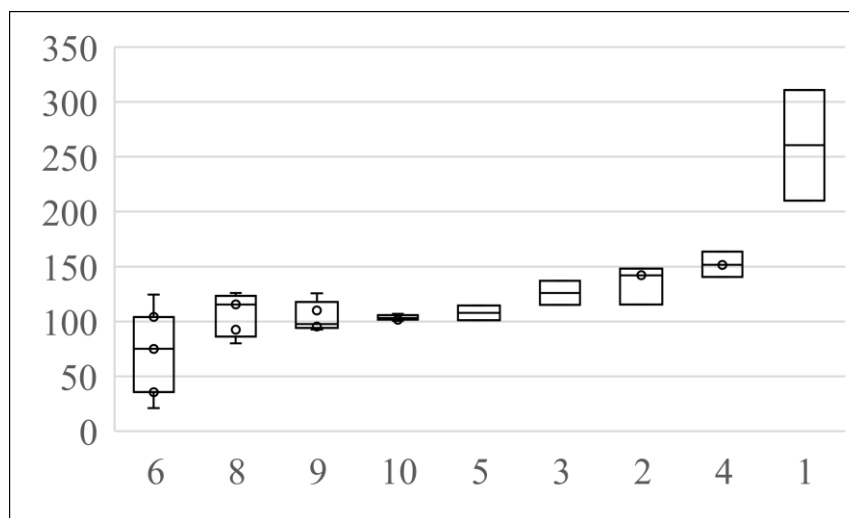


Рисунок 4.31 – Диаграмма размаха значений суммарного покрытия (% , ось ординат) растительных кластеров (ось абсцисс). Расположение кластеров выполнено по нарастанию минимальных значений.

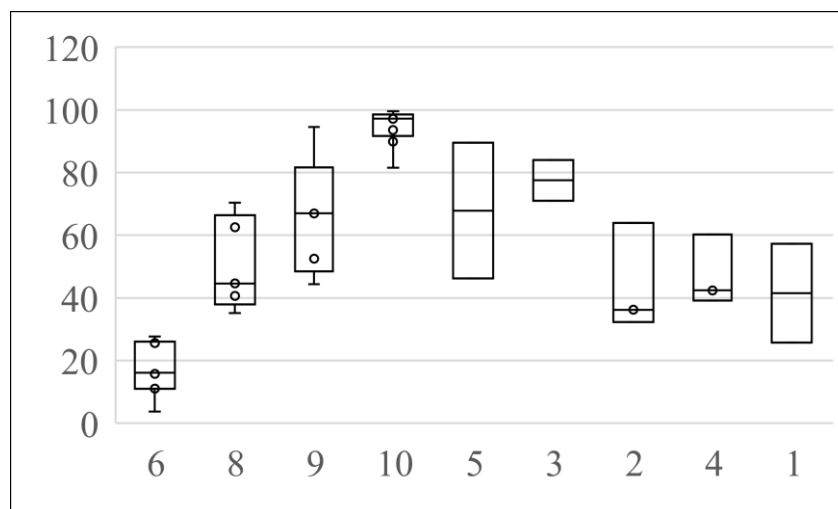


Рисунок 4.32 – Диаграмма размаха значений средневзвешенного покрытия (% , ось ординат) растительных кластеров (ось абсцисс).

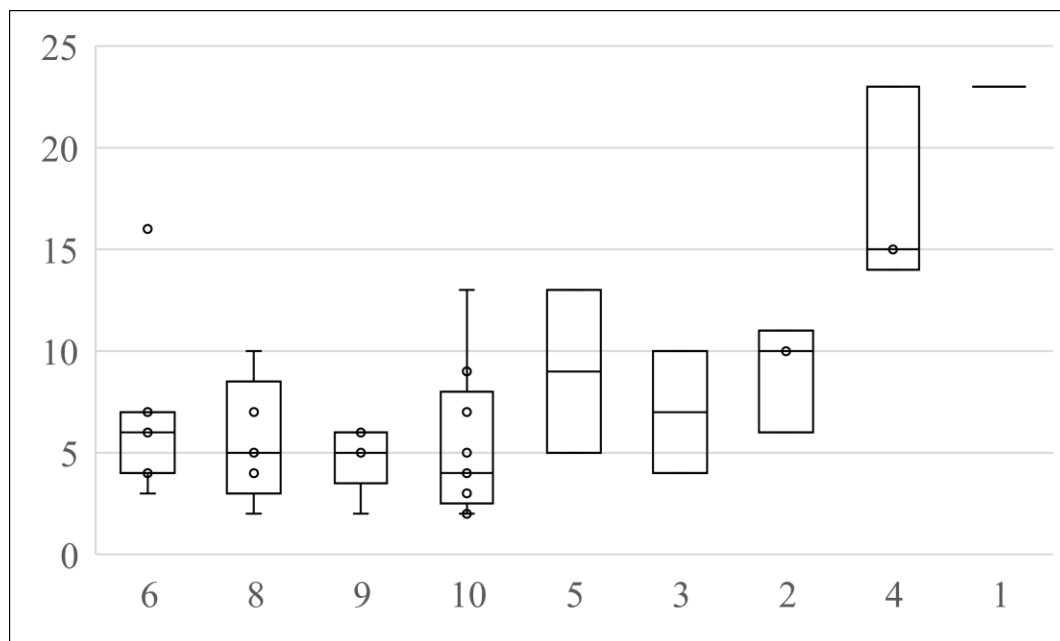


Рисунок 4.33 – Диаграмма размаха значений числа видов (ось ординат) растительных кластеров (ось абсцисс).

На диаграммах отчетливо прослеживается тесная взаимосвязь числа видов с общим и средневзвешенным проективным покрытием. Увеличение числа видов ведет к увеличению суммарного покрытия (видов), при этом снижая участие видов с учетом их веса. Обнаруживаются также отмеченные ранее закономерности. Так, сообщества бамбучка (10 кластер) характеризуются схожими средневзвешенным и суммарным покрытием видов при различном численном наборе видов, отражая тем самым абсолютное доминирование бамбучка, в то время как средневзвешенное покрытие нарушенных участков (6) значительно ниже общего (в 2–3 раза), отражая тем самым неоднородность и непостоянство видов, слагающих растительный облик.

Численно данные о корреляционных связях между этими показателями сообществ в пределах кластеров приведены в таблице 4.9.

Таблица 4.9 – Коэффициент корреляции Пирсона для различных фитоценологических показателей растительных кластеров

	Csum	Cwavg	N
Csum	1		
Cwavg	-0,22	1	
N	0,89	-0,47	1

Сокращения: Csum – суммарное покрытие видов, Cwavg – средневзвешенное покрытие видов; N – число видов.

В целом, по результатам кластерного анализа была получена схожая схема дифференциации растительного покрова поля, что и при описательных полевых работах: обособленные заросли бамбучка и печеночников, багульниковые и мискантусовые заросли и др. Однако, с учетом участия тех или иных видов и их сочетаний, в ходе обработки данных было получено более подробное деление покрова на кластеры (10 против 9 описанных типов сообществ). Тесные и умеренные корреляционные связи между фитоценологическими показателями, обоснованность детализации результатов описаний с сохранением соответствия натурным данным позволяет считать ее достоверной, а также использовать при дальнейшей обработке.

4.2.3 Ординация растительности

В целом, для выявления взаимосвязей и трендов зависимости между биологическими показателями и факторами среды используются различные методы ординации [Новаковский, 2008]. В большинстве случаев использование того или иного метода основывается на типе анализируемых данных, величине выборки, а также, при прочих равных, выборе исследователя. Правильность выбора того или иного метода может существенным образом повлиять на результат. Так, метод бестрендового анализа соответствия (DCA), использованный нами при изучении растительного покрова лахара на вулкане Пик Сарычева, был оправдан по причине его хорошей объясняющей способности по основной, первой оси варьирования. Специфика алгоритма этого

метода приводит к тому, что данные по другим осям выстраиваются в зависимости от первой. Это приводит к тому, что данная ординация демонстрирует хорошую дисперсию геоботанических данных вдоль первой оси, отражающей какой-либо из факторов и прямо или обратно с ним коррелирующие – зачастую, одной природы. Однако в тех случаях, когда необходимо выявить комплекс факторов, природа которых различна, есть довольно большой риск уничтожения данных, имеющих экологическую ценность [Pielou, 1984]. По этой причине, при построении ординации нами был использован алгоритм неметрического многомерного шкалирования (NMS). Данный метод дает наиболее адекватные результаты в выборках с сильными отклонениями [Prentice, 1977; Minchin, 1987; Шитиков и др. 2003].

Единственным «недостатком», который отмечают при работе с алгоритмом NMS, является неопределенность в выборе числа осей варьирования, которое нужно определять самому исследователю [Новаковский, 2008]. Для этого нужно анализировать функцию стресса в зависимости от числа используемых осей, либо использовать специализированные программные решения. В нашем случае число полученных при обработке в соответствующем модуле программой PC-ORD осей, достоверно отражающих влияние тех или иных факторов, составило 2.

Полученная в результате ординации дисперсия растительных площадок представлена на рисунке 4.34. Цифрами (цветом) обозначены группы фаций, выделенных по результатам кластерного анализа.

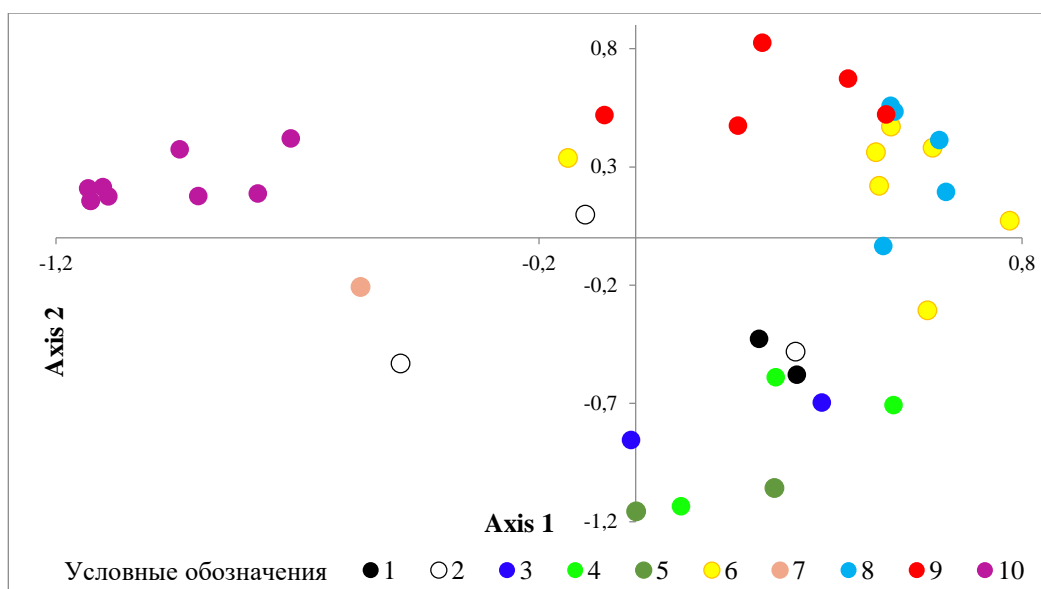


Рисунок 4.34 – Результаты NMS (Jaccard) ординации описаний фаций на исследуемой части Старозаводского сольфатарного поля. Цифрами обозначены номера кластеров.

На графике видно, что, как и при кластерном анализе, достаточно сильно обособлены сообщества бамбучка, причем все так же с минимальными различиями между собой. Все остальные кластеры распределились довольно равномерно, обнаруживая тренды как по первой, так и по второй оси, демонстрируя сопоставимую значимость двух основных факторов, определяющих расселение растительности в пределах исследуемой части поля. Часть кластеров, при этом, практически не пересекаются с другими, однако немало и смежных и взаимно перекрывающихся координатных облаков. Это свидетельствует как о равной приуроченности отдельных растительных группировок к разной интенсивности того или иного фактора, так и о возможном совокупном действии этих факторов, приводящих к одному и тому же эффекту.

По результатам многофакторного анализа (среди факторов были также удаленность от грязевых котлов, постоянных и временных водотоков, уклон земной поверхности) было установлено, что факторами, регулирующими расселение видов в пределах поля, являются температура грунтов и степень современной антропогенной нагрузки.

4.2.4 Распределение растительного покрова поля в зависимости от температуры почвы

По мнению большого числа исследователей [Given, 1980; Burns, 1995; Vegetation at the limits, 2008; Нешатаева, 2013; Stress-induced changes, 2015; Самкова, 2016 и др.], микропооясность растительного покрова термальных биотопов обусловлена, в первую очередь, температурой почв и их химическими условиями, а некоторыми из них [Самкова, 2016] было установлено, что главенствующим фактором является температура верхней границы парения – 50 см [Гидротермы Кошелевского, 1976]. Строго говоря, термический режим является частью комплексного градиента, обусловленного поствулканической деятельностью в пределах поля, который также включает специфический химизм, мощность корнеобитаемого слоя. Поскольку визуальная пространственная неоднородность растительных сообществ в пределах поля была обусловлена термическими условиями грунта (в том числе в удалении от выходов терм), нами было выполнено более 200 замеров температуры почвы на глубине 0,5 м с увеличением плотности измерений по периферии от зон разгрузки терм (рисунок 4.35).

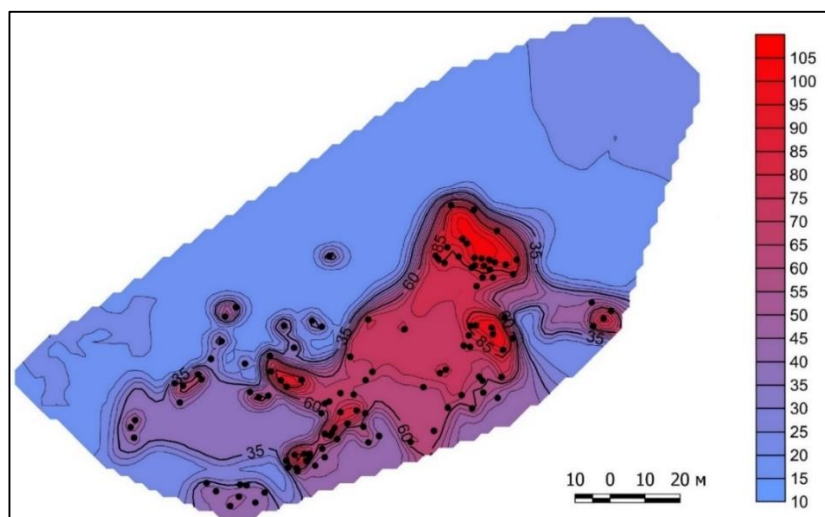


Рисунок 4.35 – Термокарта Старозаводского сольфатарного поля (в °С).

Точками отмечены высокотемпературные выходы газогидротерм.

При сопоставлении термокарты с картой растительных сообществ поля в первую очередь подтверждается четкая приуроченность сообществ бамбучка и тростниковых к участкам с температурами в пределах 20 °С. К чуть более прогретым зонам относятся злаково-разнотравные и ситниковые сообщества (на карте фаций 4 и 7 номера соответственно). Наибольшую приуроченность к прогретым участкам, помимо участка с полным покрытием соленостомой, демонстрируют сообщества с доминированием веероцветника и багульника. Общий характер распределения растительного покрова с учетом характерных для того или иного вида условий, таким образом, подчиняется термическому режиму почв.

Результаты анализа коэффициента корреляции Пирсона выявили достаточно тесную связь между координатами второй оси варьирования и температурными данными составил $\approx 0,60$, что достаточно хорошо объясняет распределение растительных группировок.

Для анализа приуроченности растительных кластеров к участкам с теми или иными температурами почв была построена диаграмма размаха (рисунок 4.36).

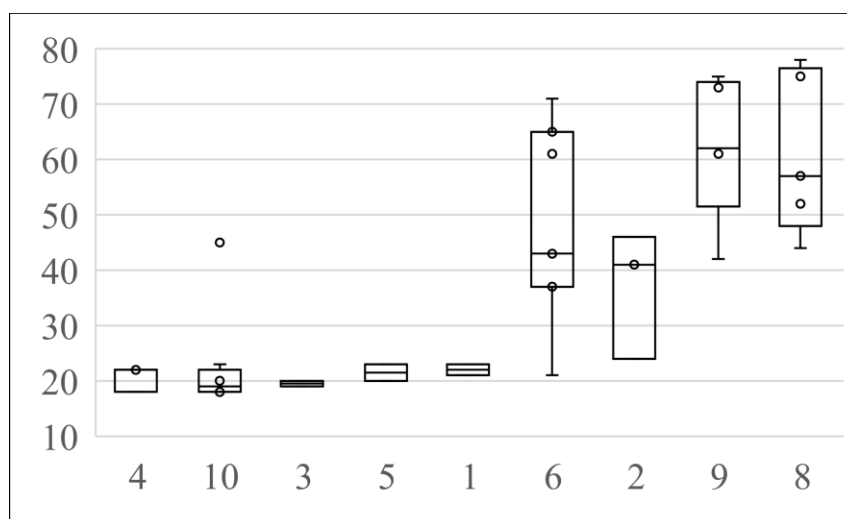


Рисунок 4.36 – Диаграмма размаха значений температур (°С, ось ординат) в пределах растительных кластеров (ось абсцисс). Расположение кластеров выполнено по нарастанию минимальных значений температур.

В целом, за исключением единичных «выбросов» фации первых пяти кластеров (сообщества бамбучка, а также злаково-разнотравные, вейниковые, ситниковые и тростниковые) приурочены к участкам с температурами почвы, сопоставимыми с фоновыми ландшафтами (18 ± 2 °C). Значительный диапазон температур грунта характерен для злаковых сообществ, занимающих участки со значениями от 24 до 46 °C. С ростом температур грунта ожидалось снижение участия различных кластеров и их последовательная смена, однако в диапазоне 40–80 °C наблюдается равномерное распределение трех из них: нарушенных синузий *Miscanthus sinensis*, *Empetrum sibiricum* и *Ledum palustre* (6), сообществ с доминированием *Miscanthus sinensis* и *Ledum hypoleucum*. В пределах этого диапазона веероцветник существенно увеличивает свое участие на площадках, формируя на участках с температурами около 40–50 °C преимущественно отдельные синузии, уступая багульнику и злаковым сообществам, а с ростом температур уже занимая участки на правах преобладающего вида. Для багульниковых же сообществ напротив, с ростом температур наблюдается постепенный переход от сомкнутых участков к разреженным группировкам. Нельзя не отметить широкую температурный диапазон кластера сильно разреженных растительных группировок. Ввиду невозможности строгого отнесения отдельных участков в пределах кластера к какому-либо растительному, он объединяет ряд локусов с единичными представителями разных видов практически всех кластеров (за исключением тростникового и бамбучка), чем объясняется его представленность вдоль всего градиента температур.

Наличие в ограниченных пределах большого числа видов и их сочетаний, характеризующихся разной степенью термотолерантности, делает весьма проблематичным корреляционный анализ факториальной зависимости различных биологических показателей растительных сообществ поля. Тем не менее, нами был проведен анализ связей между медианными значениями термического режима и рядом фитоценологических показателей кластеров, результаты которых представлены в таблице 4.10.

Таблица 4.10 – Коэффициент корреляции Пирсона для различных фитоценологических показателей растительных кластеров с температурой

	Csum	Cwavg	N
t	-0,49	0,02	-0,63

Сокращения: Csum – суммарное покрытие видов, Cwavg – средневзвешенное покрытие видов; N – число видов, t – температура грунта на глубине 0,5 м.

Изменение трендов основных фитоценологических показателей изображено на рисунке 4.37. Значения покрытия Csum кратно уменьшены (в 10 раз).

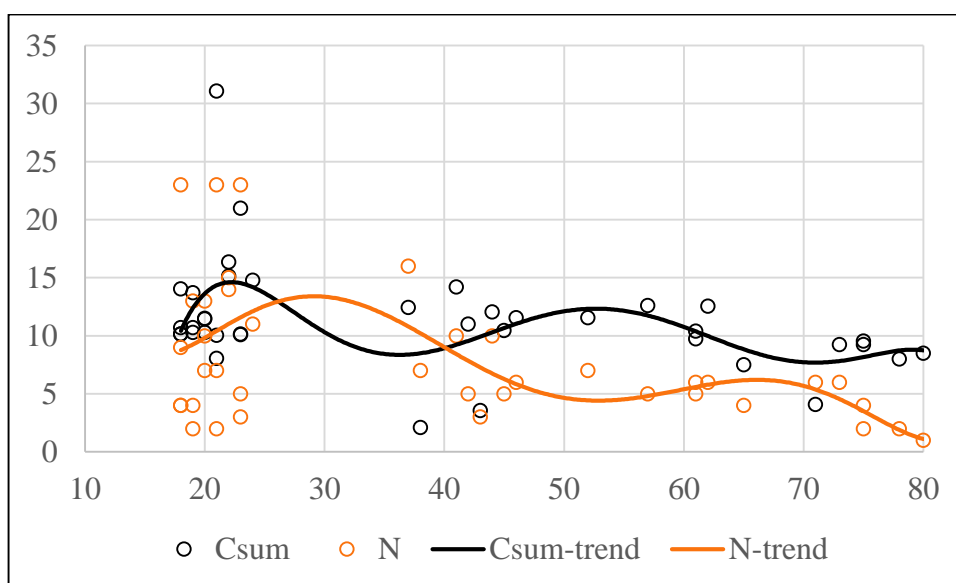


Рисунок 4.37 – Изменение числа видов (N, ось ординат) и суммарного покрытия растений (Csum, %, ось ординат) вдоль градиента температур почв (°C, ось абсцисс) на глубине 50 см.

Несмотря на то, что колебания суммарного покрова всеми видами на участках с ростом температур сопоставимы и противоположны с числом видов, тем не менее, флористическая насыщенность с ростом температур снижается в среднем значительно быстрее. Очевидно, что экстремальные условия среды накладывают сравнительно большие ограничения на показатели биоразнообразия, нежели сомкнутый покров доминирующих видов.

Биологический смысл этих закономерностей раскрывается при анализе динамики индексов биоразнообразия вдоль градиента фактора (рисунок 4.38).

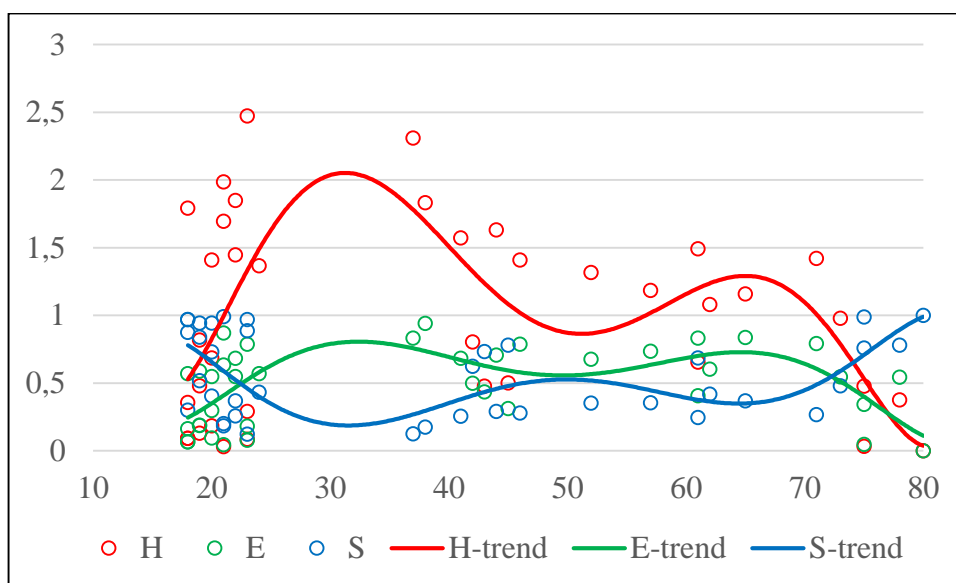


Рисунок 4.38 – Изменение показателей (ось ординат) биологического разнообразия (индекс Шеннона-Уивера H), доминирования (индекс Симпсона S) и выравненности (индекс Пилоу E) с ростом температур почв ($^{\circ}\text{C}$, ось абсцисс) на глубине 50 см.

Несмотря на сложную флористическую композицию поля, анализ трендов изменения главных показателей α -разнообразия с ростом температур выявил ряд закономерностей. На участках с фоновыми температурами за некоторыми исключениями отмечено сравнительно малое видовое разнообразие ввиду полного покрытия бамбучком и тростником; по этой же причине индекс доминирования близок к единице (максимальному значению). На более прогретых участках фиксируется увеличение разнообразия видов параллельно со снижением числа доминантов, дающих аспект. Дальнейшее увеличение температур грунтов ведет к снижению числа видов, способных произрастать в близких к экстремальным условиям, и здесь доминирующее положение занимают наиболее устойчивые виды (такие как веероцветник, соленостома и др.).

В целом, рассмотренные фитоценотические показатели обнаруживают умеренную корреляцию с термическим режимом почв: с увеличением температуры снижается количество видов, слагающих сообщество, а также суммарное покрытие всеми видами. Отсутствует взаимосвязь между температурой и средневзвешенным покрытием, что может быть объяснено его зависимостью в большей степени от наличия в сообществах доминантов, дающих аспект и обуславливающих меньшее покрытие видов под пологом и на свободных участках, которые особенно на сильно прогретых участках (за исключением мохового сообщества) выделить из состава во многих случаях весьма сложно. Это дополнительно подтверждает вывод об определяющей роли термических условий почвогрунтов в формировании биоразнообразия на отдельных участках при умеренном влиянии на общее покрытие видов.

4.2.5 Распределение растительного покрова поля в условиях антропогенной нагрузки

В 1993 году перед началом строительства ГеоТЭС «Океанская» на территории Старозаводского сольфатарного поля был проведен ряд геологоразведочных работ, в ходе которых было пробурено несколько десятков скважин. В результате определенная часть территории поля была погребена под десятками кубических метров отвальных пород. Немалую часть территории поля занимают также каменистые отвалы, образовавшиеся в ходе отсыпания дорог. Кроме того, существенно существенно угнетению подвержены центральные участки поля, растительный и почвенный покров которых уничтожается в ходе вытаптывания и, как следствие, эрозии. Если водотоки (к числу которых относится небольшой ручей Старозаводской и несколько временных притоков) определяют флористическую композицию сообществ в пределах отдельных локусов, чего недостаточно для оказания столького сильного влияния на распределение покрова в пределах поля в целом, то разная степень нарушенности сообществ прослеживается на большей его части. Поэтому нами была применена пятибалльная шкала оценки степени антропогенной

нарушенности различных участков поля, где 1 баллу соответствует ее наименьшее проявление, 5 – соответственно, максимальное. По результатам проведенной классификации была выполнена карта расположения участков разной нарушенности в пределах исследуемой части поля (рисунок 4.39).

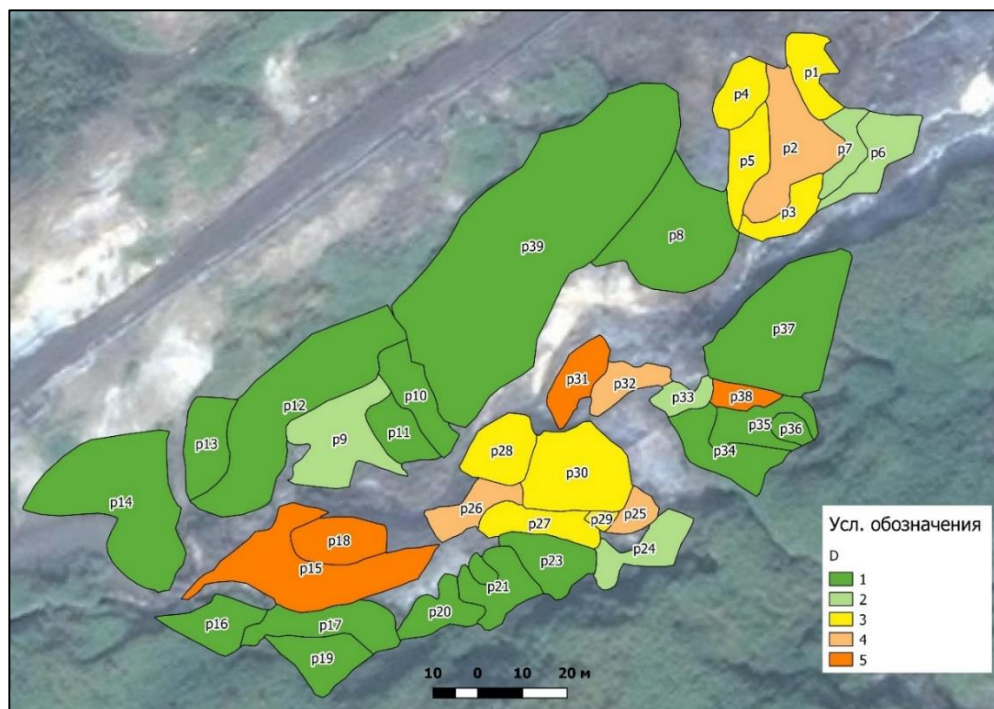


Рисунок 4.39 – Карта нарушенности (D) растительного покрова Старозаводского сольфатарного поля вследствие антропогенного вмешательства по 5-балльной шкале. 5 – сильнонарушенные участки.

Заросли бамбучка и тростника, как и при анализе распределения растительного покрова в зависимости от термических условий грунта, являются наименее подверженными сколь-либо значимому прямому современному влиянию антропогенной природы. Основная же, центральная часть поля демонстрирует сильно отличную пространственную структуру растительности. Так, северо-восточная часть поля, приуроченная к наименее прогретым участкам, является в основном умеренно и сильно нарушенной. Наиболее нарушенные участки также в большей части случаев не совпадают с максимальными изотермами почв.

По результатам расчета коэффициента корреляции Пирсона была установлена тесная связь между координатами первой оси варьирования и показателем нарушенности составил $\approx 0,70$. Таким образом, с учетом различной природы факторов (в нашем случае – термический режим почв и антропогенная нарушенность), а также значительного влияния на пространственную структуру сообществ в пределах поля, нами было принято решение интерпретировать распределение фаций по второй оси варьирования, полученное по результатам ординационного анализа, по антропогенному фактору.

Для анализа приуроченности растительных кластеров к разнонарушенным участкам была построена диаграмма размаха (рисунок 4.40).

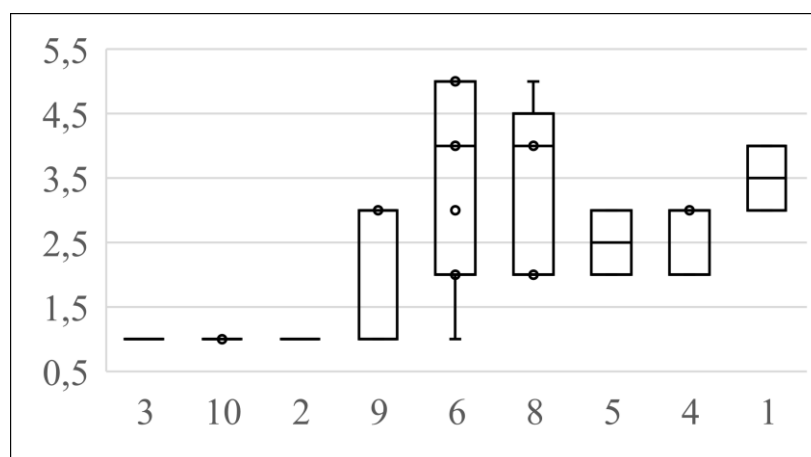


Рисунок 4.40 – Диаграмма размаха значений показателя антропогенной нарушенности (ось ординат) в пределах растительных кластеров (ось абсцисс).

Расположение кластеров выполнено по нарастанию минимальных значений.

Ненарушенными участками представлены все сообщества бамбучка и тростниковые, а также произрастающие на сильноувлажненных почвах злаковые сообщества с доминированием вейников и бамбучка; при этом, хоть сообщества злаков и не отличаются выдающимися показателями покрытия и флористической насыщенности, их пространственная и видовая структура определяется в большей степени локальными гидрологическими условиями. Сильноразреженные участки вновь представлены вдоль всего градиента фактора, с преобладанием, в то же время, сильнонарушенных. Мискантусовые

ассоциации являются по-своему уникальным кластером: сообщества с преобладанием веероцветника отличаются разной степенью нарушенности, но при этом, в отличие от разреженных, не отмечены на не подверженных современному угнетению участках. Умеренно-сильной нарушенностью характеризуются вейниковые и ситниковые растительные группировки, а также злаковые, до недавнего времени представлявшие собой оголенные участки.

Результаты анализа корреляционных связей между показателями покрытия и флористической насыщенностью представлены в таблице 4.11.

Таблица 4.11 – Коэффициент корреляции Пирсона для различных фитоценологических показателей растительных кластеров с показателем антропогенной нарушенности

	Csum	Cwavg	N
D	0,27	-0,74	0,49

Сокращения: Csum – суммарное покрытие видов, Cwavg – средневзвешенное покрытие видов; N – число видов, D – показатель нарушенности.

Нами был также проведен анализ трендов изменения скоррелированных фитоценологических и показателей разнообразия растительных сообществ с ее ростом (рисунок 4.41–4.45).

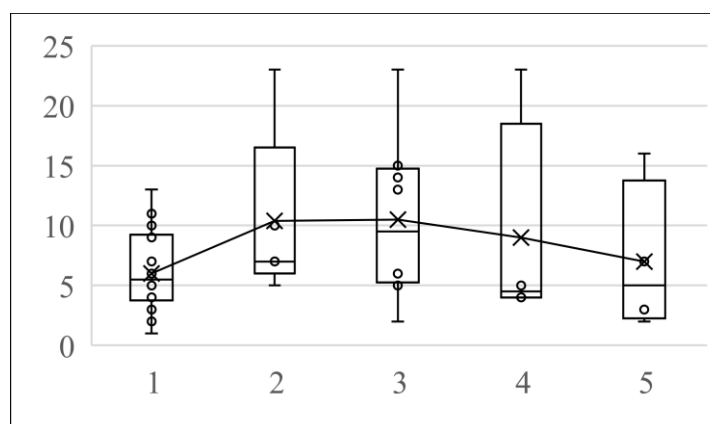


Рисунок 4.41 – Изменение числа видов N (ось ординат) вдоль градиента нарушенности участков (ось абсцисс).

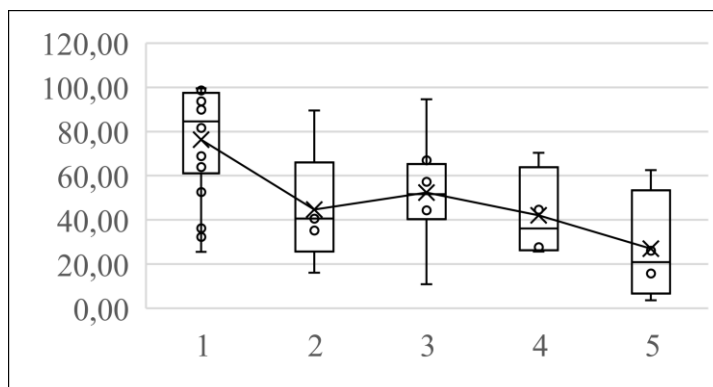


Рисунок 4.42 – Изменение средневзвешенного покрытия растений Swavg (% , ось ординат) вдоль градиента нарушенности участков (ось абсцисс).

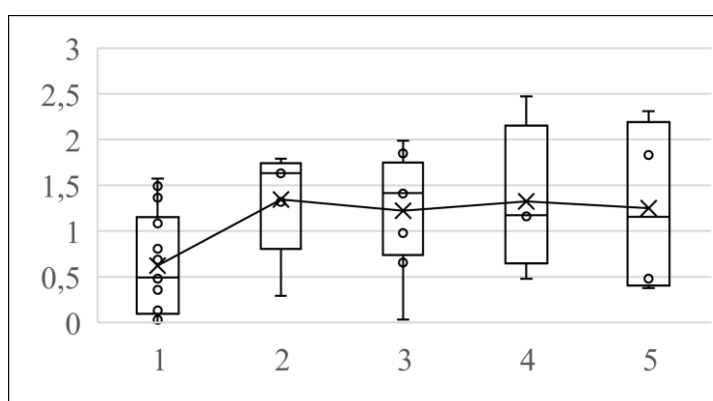


Рисунок 4.43 – Изменение индекса Шеннона-Уивера H (ось ординат) вдоль градиента нарушенности участков (ось абсцисс).

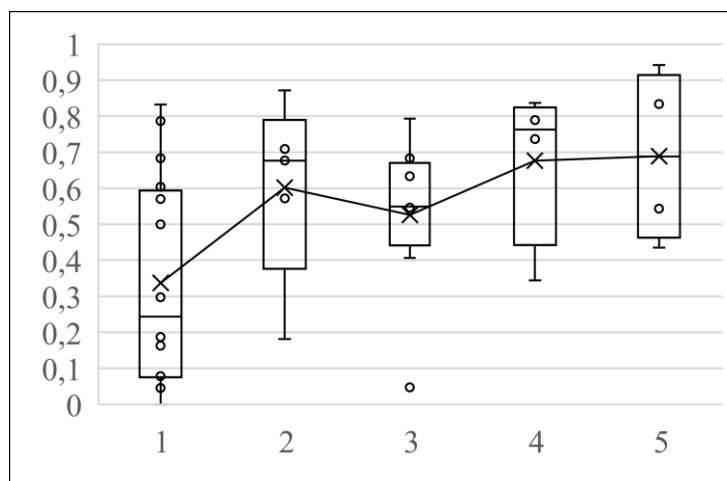


Рисунок 4.44 – Изменение индекса Пилоу E (ось ординат) вдоль градиента нарушенности участков (ось абсцисс).

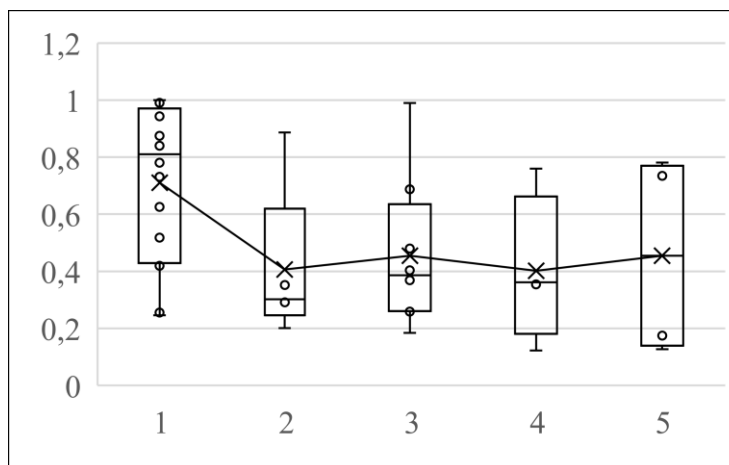


Рисунок 4.45 – Изменение индекса Симпсона S (ось ординат) вдоль градиента нарушенности участков (ось абсцисс).

В отличие от трендов изменения показателей α -разнообразия с ростом температур почв, динамика таковых при анализе влияния антропогенного фактора имеет некоторые отличия. Общая картина весьма схожа: при увеличении интенсивности фактора возрастает биологическое разнообразие с параллельным снижением участия доминантов, в дальнейшем при достижении определенного предела толерантности сообществ меняя векторы на противоположные. Однако, по достижению предельных значений фактора не наблюдается падения показателей разнообразия до уровня ненарушенных участков. Этот факт характеризует сравнительно меньшую лимитирующую роль антропогенного фактора, в условиях прямого современного влияния которого возможно существование целого комплекса видов по сравнению с термическим. В результате на сильнонарушенных участках отсутствуют растительный группировки с четко аспектирующими видами, а сравнительно невысокие показатели участия наиболее представленных из них обуславливают присутствие (зачастую в равных долях от общего покрытия) относительно широкого спектра видов.

Анализ полученных данных выявил также ряд других закономерностей. В отличие от термических условий почвогрунтов, степень нарушенности сообществ не обнаруживает существенного влияния на суммарное покрытие видов, что может быть обусловлено как численно большим покрытием

нескольких видов по сравнению с пологом доминанта на не подверженных угнетению участках, так и перекрестным влиянием термических условий субстрата. Умеренно влияние степени нарушенности на видовое богатство растительных сообществ. Довольно сильная обратная связь отмечена между нарушенностью и средневзвешенным покрытием, что объясняется более равномерным распределением видов на нарушенных участках. Резюмируя, можно сделать основной вывод: степень нарушенности биотопов в определенной степени регулирует видовое разнообразие произрастающих на них растительных сообществ; существенное влияние же антропогенная нагрузка оказывает на формирование аспекта фаций, усложняя обусловленную термическими условиями микропоясность поля в целом.

4.2.6 Комплексное участие эндогенных и антропогенных факторов в формировании растительного облика сольфатарного поля

Как было показано в предыдущем разделе, посвященном изучению динамики растительного покрова на лахаре вулкана Пик Сарычева, в условиях четко выраженной факториальной зависимости закономерности пространственного распределения растительности интерпретируются вполне однозначно, а различные показатели сообществ демонстрируют очень сильную корреляцию. Подобным образом достоверно оценивается влияние фактора по мере удаления от его источника, и корреляции между различными биологическими показателями и его интенсивностью с удалением (а также различного рода составляющими, такими как привнесение тех или иных элементов) в большинстве случаев более чем очевидны. Значительно сложнее проводить многофакторный анализ несвязанных между собой, различных по своей природе и генезису факторов, зачастую взаимно дополняющих друг друга. В таких условиях образуются сочетания видов, разнотолерантных по отношению к каждому из факторов, в результате чего поиск тесных корреляционных связей между простыми показателями (такими как покрытие, обилие, встречаемость и пр.) и факторами среды может оказаться безуспешным, равно как и попытки

проанализировать дисперсии различных ординаций. В этом случае для оценки многофакторной обусловленности пространственного распределения растительного покрова справедливо использование трендирования, а также количественного и корреляционного анализа сложных биоинформационных индексов разнообразия, которые частично использовались нами при оценке роли каждого из факторов в формировании растительного облика поля.

В таблице 4.12 нами приведены результаты корреляционного (перекрестного) анализа всех измеренных нами и расчетных фитоценологических и биоинформационных показателей.

Суммарное проективное покрытие всеми ярусами растений, как и в случае анализа факторной зависимости фитоценологических показателей, оказалось несвязанным практически ни с одним из параметров, обнаруживая лишь корреляцию с числом видов и умеренную корреляцию с индексом Шеннона-Уивера. Примечательно, что практически абсолютную корреляцию (около единицы) демонстрируют все индексы α -разнообразия, причем тесная отрицательная корреляция индексов доминирования и биоразнообразия может говорить о сформировавшемся комплексе растительных сообществ в пределах поля с четким разделением на одно-двухдоминантные сообщества при относительно небогатой флористической насыщенности и сообщества смешанного типа. Притом, степень корреляции также свидетельствует о стабильном состоянии растительного покрова поля: значения, отличные от единицы даже на одну-две десятые доли, говорили бы о современных процессах восстановления растительности, протекающих на отдельных участках, где растительность претерпевает ряд сукцессионных смен. В предыдущих разделах, посвященных анализу влияния факторов среды поля на растительность, нами не было обнаружено сильных связей между их интенсивностью и абсолютными показателями биоразнообразия, однако их влияние на каждый параметр в отдельности (число видов, средневзвешенное покрытие) обусловили, с учетом существующего комплекса продолжительных по времени факторов, достижение растительным покровом поля в целом состояния равновесия.

Таблица 4.12 – Коэффициент корреляции Пирсона для различных фитоценологических показателей растительного покрова Старозаводского сольфатарного поля

	Н	S	Е	Csum	Cwavg	N
Н	1					
S	-0,97**	1				
Е	0,88**	-0,95**	1			
Csum	0,42*	-0,33	0,12	1		
Cwavg	-0,84**	0,90**	-0,93**	-0,14	1	
N	0,74**	-0,60**	0,39	0,71**	-0,34	1

Сокращения: Csum – суммарное покрытие всеми видами, Cwavg – средневзвешенное покрытие, N – число видов; индексы: Н –Шеннона, S – доминирования Симпсона, Е –выравненности Пилоу. ** – корреляция сильная, * – умеренная.

Количественно выразить суммарное воздействие рассмотренных факторов, определяющих современный растительный облик поля, весьма сложно. Поэтому, изучив максимально схожие методики расчета суммарного действия факторов на биологические системы (такие как расчет суммарного воздействия загрязнителей почв и некоторые другие) [Копылова, 2012], нами было принято решение вывести для каждой изученной фации условную величину суммарного действия факторов термического режима и показателя нарушенности Z. По результатам проведенных преобразований была получена девятибалльная шкала, представляющая собой комплексный показатель воздействия двух факторов, вдоль градиента которого были построены графики изменения показателей биологического разнообразия и наиболее скоррелированных фитоценологических параметров (рисунок 4.46–4.47).

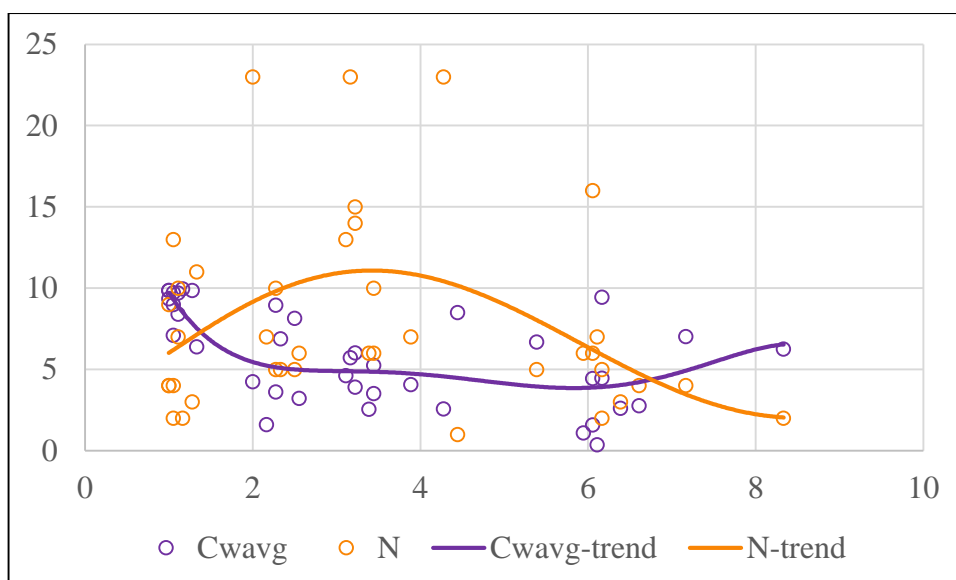


Рисунок 4.46 – Изменение числа видов (N, ось ординат) и средневзвешенного покрытия растений (Cwavg, %, ось ординат) вдоль градиента комплексного действия факторов.

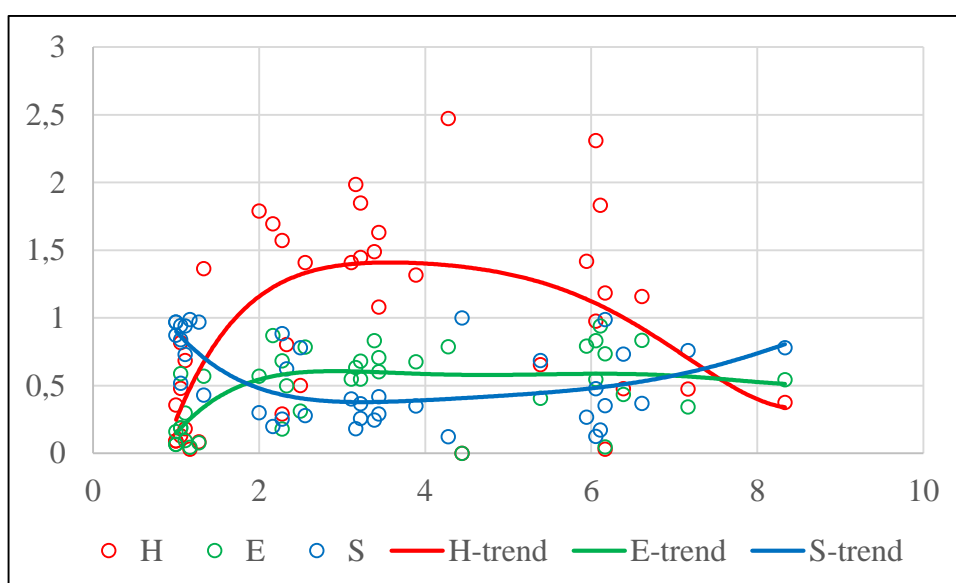


Рисунок 4.47 – Изменение показателей (ось ординат) биологического разнообразия (индекс Шеннона-Уивера H), доминирования (индекс Симпсона S) и выравненности (индекс Пилоу E) вдоль градиента комплексного действия факторов (ось абсцисс).

Вдоль комплексного градиента факторов отмечено увеличение числа видов и биологического разнообразия, что объясняется снижением показателей участия аспектриующих видов (таких как бамбучок, тростник) и увеличением

доли других и видового разнообразия на участках. Это подтверждается снижением индекса доминирования и средневзвешенного покрытия. При показателе выше 4 картина фактически меняется: условия, обеспечившие сравнительно большее биоразнообразие, становятся лимитирующими, и все тренды меняют вектор на противоположный.

Примечательна практически идентичная в целом зависимость различных фитоценологических характеристик и их производных при рассмотрении влияния отдельных факторов среды на пространственную организацию растительных сообществ поля и их комплексного показателя. Такая взаимосвязь, с учетом слабых колебаний значений того или иного фактора с течением времени, позволяет говорить о динамическом равновесии растительного покрова поля, в данный момент времени наиболее оптимально занимающих отдельные его участки.

По результатам проведенных исследований флоры и растительности, а также закономерностей формирования пространственной структуры растительного покрова Старозаводского сольфатарного поля можно сделать ряд заключений.

Флора поля в пределах весьма небольшой площади является весьма разнообразной: обилие жизненных форм, представленность эколого-ценологических групп и географических элементов охватывает большую часть типов флоры Курильских островов. Это обусловлено наличием множества микросайтов, зачастую с резко различными сочетаниями факторов эндогенной и антропогенной природы, обусловившими возможность поселения широкого спектра видов. Формируемые этими видами в пределах поля сообщества в силу этих же причин также отличаются неоднородностью и многообразием, мозаичностью взаимно перемежающихся в пределах малой территории фаций.

При всем обилии отдельных факторов, прямо либо косвенно коррелирующих, либо вовсе не связанных между собой, ординационный анализ растительного покрова поля выявил два главенствующих, регулирующих его структуру: термический режим грунтов и степень современной антропогенной

нагрузки и связанных с ней процессов эрозии. Умеренные и сильные корреляционные связи между фитоценотическими показателями и значениями этих двух факторов для каждого участка показали, что каждый из них по-разному регулирует те или иные параметры покрова: с ростом температур снижается количество видов, слагающих сообщество, а также суммарное покрытие всеми видами, с увеличением степени нарушенности число видов напротив умеренно растет, но снижается при этом средневзвешенное покрытие. Также, имеются различия и в динамике показателей биоразнообразия сообществ вдоль градиентов факторов: при общей схожести двух трендов, для градиента нарушенности отмечены различия показателей крайних значений. Это позволяет говорить о термических условиях как о более лимитирующем факторе по сравнению с антропогенной нагрузкой, в условиях предельных значений которой возможно существование более развитых сообществ.

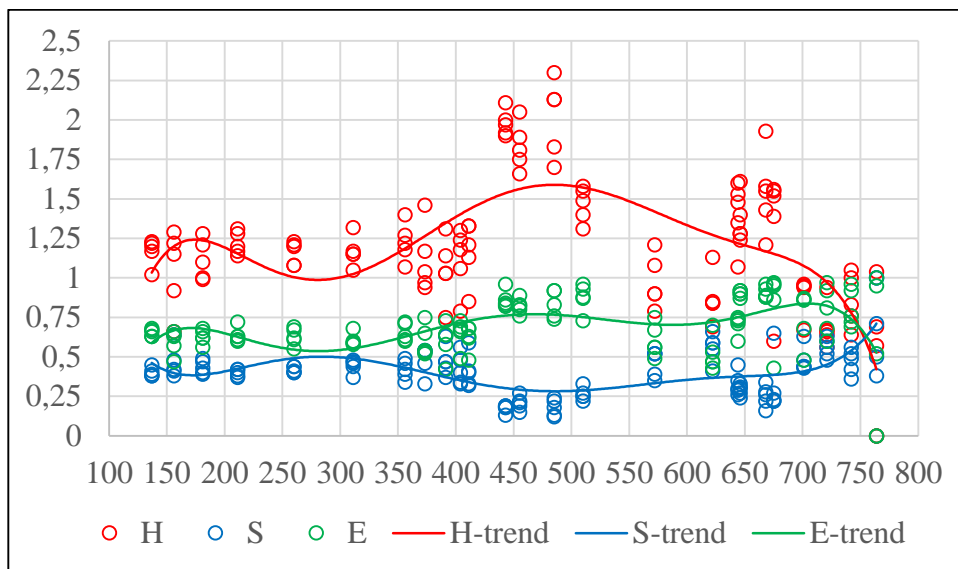
Особенности современной структуры растительного покрова поля наиболее полно раскрываются при анализе суммарного действия факторов эндогенной и антропогенной природы как наиболее значимых в пределах всей территории. Вдоль комплексного градиента факторов отмечен относительно спокойный рост показателей разнообразия до некоторого предела толерантности с последующим спадом, а также обратная динамика показателей доминирования. Такая тесная взаимосвязь параметров, достоверные и обоснованные корреляции между ними позволяют сделать вывод о пребывании растительных комплексов поля в состоянии динамического равновесия при относительном постоянстве и интенсивности определяющих их существование факторов среды.

4.3 Общие закономерности и отличительные особенности формирования растительного покрова термальных зон и склонов вулканических построек

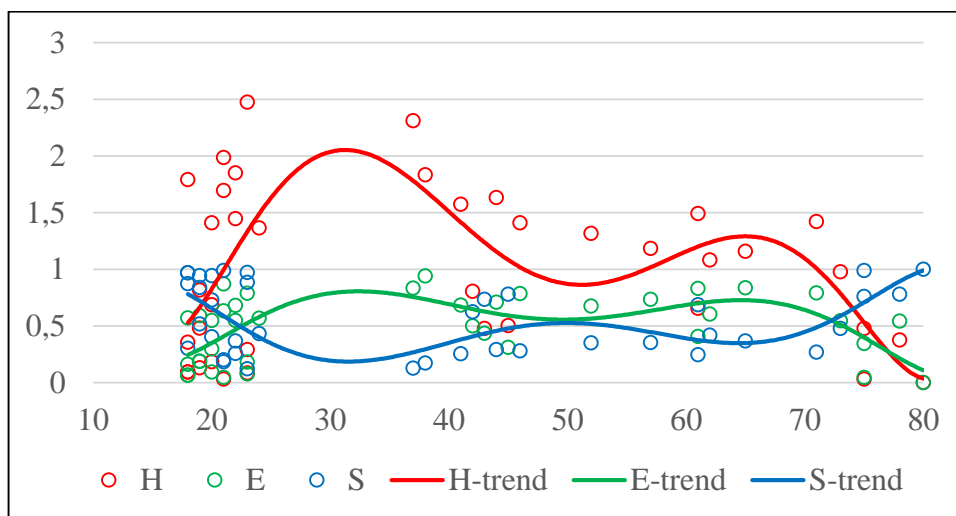
В ходе обзора научной литературы, посвященной вопросам влияния эруптивной и поствулканической активности на растительный покров, его динамику и особенности пространственно-видовой структуры, был сделан вывод о главном принципиальном отличии двух этих типов воздействия. В ходе эруптивных событий такие продукты извержения, как лавовые и пирокластические потоки, уничтожают и захоранивают почвенно-растительные компоненты ландшафтов, в результате чего на погребенных территориях иницируются преимущественно процессы первичной растительной сукцессии. В результате выпадения тефры и схода пирокластических потоков восстановление протекает по смешанному типу, в котором преобладают процессы вторичной сукцессии. В условиях длительно функционирующих зон разгрузки терм растительность существует достаточно долгое время после освоения территорий, при этом существенным образом не меняя своего облика.

С учетом этого, при изучении степени освоения растительностью термальных зон и склонов вулканов справедливо провести в некотором смысле параллель между градиентами соответственно продолжительных по времени эндогенных факторов и высотного положения сообществ. С течением длительного периода времени формирование растительности в пределах термальных полей и на склонах вулканов при отсутствии внешнего воздействия и постоянстве определяющих пространственную и видовую структуру растительности факторов, как было установлено нами, завершается состоянием динамического равновесия сообществ. Для сформировавшихся растительных комплексов термальных зон и высотных растительных поясов характерна идентичная тесная связь между показателями биологического разнообразия и степенью доминирования тех или иных видов. Вдоль градиента таких постоянных факторов фитоценотические показатели сообществ также обнаруживают взаимозависимую динамику, хорошо коррелирующую с

информационными индексами биоразнообразия и характеризующую комплекс видовых группировок как сформировавшиеся, или динамически равновесные (рисунок 4.48).



а)



б)

Рисунок 4.48 – Изменение значений показателей α -разнообразия (ось ординат) вдоль градиента высот над ур. м. (м, ось абсцисс) на юго-восточном склоне влк. Пик Сарычева (о. Матуа) (а) и температур ($^{\circ}\text{C}$, ось абсцисс) на Старозаводском сольфатарном поле влк. Баранского (о. Итуруп).

Принципиальным отличием в формировании пространственной структуры растительного покрова вдоль градиентов факторов термальных зон и высотных

профилей является их сравнительная неоднородность: с высотой наблюдается значительная большая общность отдельных участков растительного покрова, чем с ростом температур. Для термальных зон более однородны лишь участки со значениями, близкими к фоновым. Безусловно, во многом эта разница обусловлена в первую очередь линейностью либо хаотичностью пространственного распределения факторной нагрузки, а также толерантностью растений по отношению к каждому фактору. При спорадическом рассосредоточении термальных зон, резко отличных друг от друга по термическому режиму и чередующихся с довольно большой частотой, прослеживается сильный контраст и четкая пространственная мозаичность растительных группировок в пределах довольно ограниченной территории. Кроме того, термические условия не связаны с такими факторами как уклон рельефа, степень увлажнения и некоторыми другими, потенциально определяющими набор видов биотопа, вследствие чего в пределах одного диапазона температур могут быть отмечены сильно различные комбинации видов. Высотное положение как правило тесно скоррелировано с эдафическими и другими условиями среды, вследствие чего большая часть участков характеризуется схожим видовым набором и их морфологическими показателями. Вероятнее всего, при рассмотрении концентрической микропоясности растительности, формирующейся по мере удаления от постоянного точечного крупного выхода газогидротерм, будут наблюдаться более однородные сообщества, обнаруживающие малую дисперсию в пределах равной степени воздействия эндогенного фактора, поскольку распределение будет носить линейный характер.

При сравнительном анализе растительного покрова лахара и фоновых сообществ нами было установлено, что тренды их показателей разнообразия обнаруживают тесную взаимосвязь между собой, что подтверждает предположение о заселении растениями отложений лахара не только видами, типичными для того или иного пояса, но и в соответствующих соотношениях их участия. Однако открытость сообществ лахара, находящихся на стадии сложной

группировки, является причиной значительно большей дисперсии показателей сообществ вдоль высотного градиента, схожей в этом отношении с дисперсией описаний сообществ сольфатарного поля. Кроме того, на незамкнутость сообществ указывает и положительная корреляция показателей биологического разнообразия и доминирования, демонстрирующая в условиях сформированного комплекса сообществ как термальных, так и высотных профилей отрицательную связь, а также сравнительно выровненный тренд показателей флористической насыщенности по сравнению с четко выраженными синусоидальными сольфатарного поля и высотного профиля.

Таким образом, по результатам сравнительного анализа особенностей формирования растительного покрова склонов вулканических построек и термальных зон, можно сделать основной вывод.

Растительный покров термальных зон обнаруживает весьма тесную взаимосвязь между его различными показателями, характеризующую его как находящийся в состоянии динамического равновесия [Pielou, 1966; Clarke, 1993; McCune, 2002]. В этом отношении динамика биологического разнообразия комплекса растительных сообществ термальных зон вдоль градиента эндогенного фактора соответствует взаимной динамике показателей фоновых сообществ склонов вулканов. Однако, резкий контраст пространственного распределения средообразующих и лимитирующих факторов обуславливает, во-первых, его мозаичную микропоясность, а во-вторых, широкий спектр видовых группировок в пределах равных значений эндогенных факторов. С этой точки зрения многообразие видовых группировок в пределах одних значений фактора схоже с аналогичной дисперсией поясной растительности, находящейся на стадии восстановления после схода лахара. Это объясняет трудности при изучении пространственной организации растительности термальных зон. С одной стороны, растительный покров сольфатарных полей характеризуется как комплекс сформировавшихся, длительное время способных занимать биотоп видовых группировок, представляющих собой серию смен вдоль градиента

фактора, аналогично поясной смене на склонах. С другой, растительный покров термальных зон отличается неоднородностью и большим разнообразием сочетаний видов и их участия, что характерно для растительных сообществ высотного профиля, находящихся на стадии сложной группировки.

4.4 Значение антропогенного фактора в формировании экосистем вулканов

Районы активного вулканизма издавна являлись территориями, в пределах которых человечество успешно вело хозяйственную и иную деятельность. Довольно давно известно, что такие территории отличаются сравнительно высоким плодородием почв, что обусловлено повышением биопродуктивности в связи с привнесом дополнительных элементов питания минерального происхождения в ходе извержений (Андреев и др., 2007; Андреев и др., 2003). Кроме того, повышение биопродуктивности происходит благодаря выветриванию вулканических пеплов при вулканическом почвообразовании, сопровождающемуся освобождением аморфных форм Al, Fe и Si и образованием способствующих накоплению гумуса специфических глинистых минералов (Андреев и др., 2007; 14). На территории Индонезии, Японии, Камчатки и Курильских островов и в ряде континентальных регионов активно используется геотермальная энергия – строятся ГеоТЭС, способные обеспечивать электричеством близлежащие населенные пункты. Также, активно используются в бальнеотерапии термальные воды и грязи, в местах выходов которых обустриваются грязе- и водолечебницы (Жарков, 2014). При рациональном использовании ресурсов экосистем, формирующихся и существующих под влиянием вулканизма, эти виды хозяйственной деятельности человека наносят минимальный ущерб компонентам ландшафта и биоте и могут даже обусловить увеличение биоразнообразия, благодаря чему возможно усложнение пространственной организации экосистем и экологических связей отдельных ее компонентов, а также развитие рекреационной, опять же рациональной, деятельности, связанной с экологическим и образовательным туризмом.

В пределах ограниченной суши остро стоит вопрос сохранения целостности островных экосистем. Ввиду сложного рельефа и значительного удаления островных территорий друг от друга локальные экосистемы сильно разобщены, и серьезное нарушение баланса сформированных в них эколого-ценотических и других связей могут привести к необратимым процессам смены одних элементов ландшафта и, как следствие, растительных сообществ другими. Такая проблема актуальна в связи с нерегулируемым использованием островных территорий в различных целях, начиная от трансформации вулканогенных ландшафтов таких уникальных природных объектов как фумарольные и в частности сольфатарные поля вследствие активного нерегулируемого посещения туристами и заканчивая механическим уничтожением тяжелой техникой почвенно-растительных компонентов малых островов – таких, как Матуа. И если извержения вулканов носят периодический характер и способствуют обогащению элементами минерального питания почв, а существование зон разгрузки терм зачастую и вовсе необходимо для поддержания биологического разнообразия региона, то нерациональное антропогенное вмешательство может существенным образом нарушить экологический баланс таких территорий.

В пределах основной части Старозаводского сольфатарного поля, где наблюдается наибольшая концентрация выходов термальных вод и грязей на месте бурения скважин в ходе геологоразведочных работ, результаты антропогенного вмешательства можно расценивать с двух позиций. С одной стороны, в ходе отсыпания дорог отвальными грунтами была захоронена северная часть поля, на месте которой сейчас крутосклонные нестабильные осыпи, занятые в основном отдельными особями или пятнами растительности. Активное вытаптывание центральной части поля привело к образованию утрамбованных пустырей, в пределах которых также растения отмечены лишь единично. С другой стороны, на месте скважин сегодня сформировались уникальные растительные сообщества, отличающиеся спецификой флористического ансамбля в зависимости от интенсивности эндогенных

процессов. Безусловно, экологические цели при бурении скважин не преследовались, однако во многом существующей на сегодняшний день микропоясностью и многообразием представленных видов и их сочетаний Старозаводское сольфатарное поле «обязано» антропогенному вмешательству. По большому счету, этот случай является по-своему уникальным, поскольку в пределах этого географического объекта человек невольно инициировал процессы усложнения фациальной структуры поля эндогенными силами – пример, отлично иллюстрирующий гипотезу умеренных нарушений [Миркин, 2012]. Однако, для сохранения уникальности объекта необходимо, чтобы дальнейшее вмешательство человека носило весьма ограниченный характер, продиктованный научно обоснованными рекреационными мероприятиями.

Безусловно, существуют примеры положительного влияния антропогенного вмешательства в экосистемы. Так, вполне вероятно, что (цит. по Андреев и др., 2016) в ходе отработки «... россыпных месторождений, в процессе которой поднимаются с глубины до первых десятков метров сотни тысяч кубометров грунта <...> его мелкие фракции вымываются и разносятся по долинам рек и ручьев, что может иметь положительный экологический эффект, особенно в приполярных областях, где в связи с продолжительным холодным периодом и низкой минерализацией поверхностных вод химическое выветривание горных пород, образование почвы и освоение ее растительным и животным миром идет сравнительно медленно». Имеют место быть и процессы усложнения организации растительного покрова и увеличения биологического разнообразия сообществ вследствие кратковременного антропогенного вмешательства, подобные рассмотренным на примере Старозаводского сольфатарного поля. Однако в большинстве случаев антропогенная деятельность приводит к деградации почвенного и растительного компонентов ландшафта, что в конечном итоге приводит к сокращению площадей естественных местообитаний, обеспечивающих стабильное существование как самих ценозов, так и связанных с ними уровней организации биоты. В этом контексте видится особо необходимым присвоение таким уникальным природным объектам, как

фумарольные поля, имеющим ограниченное распространение не только в конкретном регионе, но и в мире особого природоохранного статуса. В рамках проведения же необходимых инфраструктурных и иных работ на островных территориях необходимо планировать масштабы деятельности таким образом, чтобы минимизировать угнетающее воздействие на экосистемы и сохранить ценные для их функционирования компоненты.

Выводы

1. Специфика пространственно-видовой организации растительного покрова, сформировавшегося за 8 лет в ходе вторичной сукцессии на отложениях лахара на юго-восточном склоне влк. Пик Сарычева (о. Матуа), позволяет характеризовать формирующиеся в первые годы на отложениях маломощных лахаров сообщества в ряду сукцессионных смен как комплекс сложных группировок.

2. Динамически равновесные сообщества для высотного профиля юго-восточного склона вулкана Пик Сарычева отмечены для зарослей ольховника возрастом около 40–50 лет. При отсутствии экстремального влияния природных и антропогенных факторов восстановление растительности до соответствующих фоновых сообществ произойдет не ранее чем через 30–40 лет.

3. Возросшая антропогенная нагрузка в пределах нижней части долины лахара на влк. Пик Сарычева препятствует восстановлению исходных сообществ, в результате чего наблюдается смена одного типа растительности на другой: относительно сомкнутые кустарниковые разнотравные сообщества сменяются сильноразреженными травянистыми.

4. Впервые был подробно описан растительный покров Старозаводского сольфатарного поля на юго-западном склоне влк. Баранского (о. Итуруп). На сегодняшний день список флоры поля насчитывает 54 вида сосудистых растений, принадлежащих 26 семействам и представляющих большую часть жизненных форм и эколого-ценотических групп сосудистых растений, а также более половины географических элементов Курил. Такое повышение биоразнообразия по сравнению с окружающими поле территориями связано с формированием сильнорасчлененной микропоясности поля, обусловленной совокупным действием природных и антропогенных факторов.

5. Растительный покров Старозаводского сольфатарного поля сформирован сообществами, которые, согласно выявленным закономерностям распределения в пределах поля, ряду фитоценотических характеристик и их

соотношений, позволяют характеризовать их как динамически равновесные. Это утверждение также справедливо и для других стационарно функционирующих фумарольных полей при постоянстве средообразующих факторов.

6. Антропогенное нарушение целостности ландшафтной структуры Старозаводского сольфатарного поля, с одной стороны, привело к повышению биологического разнообразия территории после буровых работ, а с другой привело к угнетению почвенно-растительных компонентов ландшафта вследствие увеличения рекреационной нагрузки.

7. Постоянство факторов, регулирующих взаимное существование различных видов в растительных сообществах стационарных термальных полей и склонов вулканов, обуславливает развитие устойчивых, динамически равновесных сообществ. По ряду фитоценотических и биоинформационных показателей растительности сообщества термальных зон характеризуются как находящиеся на стадии сложных группировок в ряду сукцессионных смен – такие, как сообщества отложений лахаров. Для оценки актуального состояния растительности, находящейся на той или иной стадии сукцессии, оптимален совокупный анализ динамики фитоценотических показателей и индексов α -разнообразия вдоль градиентов регулирующих пространственно-видовую структуру факторов.

Список литературы

1. Активизация вулкана Алаид в 2012 г. / В.А. Рашидов, Н.А. Малик, П.П. Фирстов и др. // Вестник КРАУНЦ. – 2012. – № 2 (20). – С. 9–15.
2. Активность вулканов Камчатки и Северных Курил в 2015 г. и их опасность для авиации / О.А. Гирина, А.Г. Маневич, Д.В. Мельников и др. // Материалы XIX региональной научной конференции «Вулканизм и связанные с ним процессы», посвященной Дню вулканолога, 29-30 марта 2016 г. – Петропавловск-Камчатский: ИВиС ДВО РАН. – 2016а. – С. 35–45.
3. Александрова, В.Д. Динамика растительного покрова / В.Д. Александрова // Полевая геоботаника. – Москва: Издательство Академии Наук СССР, 1964. – Т. 3. – С. 300–447.
4. Андреев, В.И. Положительный экологический эффект извержений вулканов и некоторых природных и техногенных аналогов обрушений / В.И. Андреев, Т.Ю. Самкова, В.А. Горбач // Материалы XVIII региональной научной конференции «Вулканизм и связанные с ним процессы», посвященной Дню вулканолога, 2015 г. – Петропавловск-Камчатский: ИВиС ДВО РАН. – 2015. – С. 7–11.
5. Атлас Курильских островов / Гл. редактор Н.Н. Комедчиков. – М.-Владивосток: ИПЦ «ДИК». – 2009. – С. 516.
6. Баркалов, В.Ю. Очерк растительности / В.Ю. Баркалов // Растительный и животный мир Курильских островов. – Владивосток: Дальнаука. – 2002. – С. 35–66.
7. Баркалов, В.Ю. Флора Курильских островов / В.Ю. Баркалов. – Владивосток: Дальнаука. – 2009. – С. 468.
8. Баркалов, В.Ю. Флора природного заповедника «Курильский» и заказника «Малые Курилы» (Сахалинская область) / В.Ю. Баркалов, Н.А. Еременко. – Владивосток: Дальнаука. – 2003. – С. 285.
9. Белоусов, А.Б. Как устроены гейзеры и почему их много в Долине Гейзеров? / А.Б. Белоусов, М.Г. Белоусова // Труды Кроноцкого

государственного природного биосферного заповедника (отв. ред. А.П. Никаноров). – Воронеж. – 2014. – С. 142–151.

10. Белоусов, А.Б. Распространение отложений тефры и реконструкция параметров эксплозивного извержения вулкана Тятя 1973 г., о. Кунашир, Курильские острова / А.Б. Белоусов, М.Г. Белоусова, Д.Н. Козлов // Вулканология и сейсмология. – 2017. – № 4. – С. 48–56.

11. Большое трещинное Толбачинское извержение (1975–1976 гг., Камчатка) / Под ред. С.А. Федотова. – М.: Наука. – 1984. – С. 638.

12. Василевич, В.И. Очерки теоретической фитоценологии / В.И. Василевич. – Л.: Наука. – 1983. – С. 248.

13. Власова, Г.А. Температура поверхности океана как индикатор термодинамических процессов на примере северо-западной части Тихого океана / Г.А. Власова, А.М. Полякова // Морской гидроф. журн. НАН, МГИ (Украина). – 2004. – №5. – С. 45–52.

14. Влияние Большого трещинного Толбачинского извержения (БТТИ) 1975–1976 гг. на некоторые параметры окружающей среды в течение 30 лет / В.И. Андреев, А.В. Андреев, Т.Ю. Самкова и др. // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2007. – № 8. – С. 163–176.

15. Влодавец, В. И. Вулканы Земли / В.И. Влодавец. – М.: Наука. – 1973. – С. 168.

16. Влодавец, В.И. Справочник по вулканологии / В.И. Влодавец. – М.: Наука. – 1984. – С. 338.

17. Воробьев, Д.П. Растительность Курильских островов / Д.П. Воробьев. – М.–Л.: Изд-во АН СССР. – 1963. – С. 93.

18. Воронов, А.Г. Геоботаника / А.Г. Воронов. – М.: Высш. шк. – 1973. – С. 385.

19. Ворошилов, В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока / В.Н. Ворошилов. – М.: Наука. – 1982. – С. 672.

20. Вулканическая активность на Курильских островах в XXI в. / А.В. Рыбин, М.В. Чибисова, А.В. Дегтерев и др. // Вестник ДВО РАН. – 2017а. – № 1. – С. 51–61.
21. Ганзей, К.С. Ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов / К.С. Ганзей. – Владивосток: Дальнаука. – 2010. – С. 214.
22. Геологический словарь: в 2-х томах / Х.А. Арсланова, М.Н. Голубчина, А.Д. Искандерова и др.; под ред. К.Н. Паффенгольца – М.: Недра. – 1978.
23. Гидротермы Кошелевского вулканического массива / Е.А. Вакин, З.Б. Декусар, А.И. Сережников и др. // Гидротермальные системы и термальные поля Камчатки (отв. ред. В.М. Сугробов). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1976. – С. 58–84.
24. Гирина, О.А. Активность вулкана Чикурачки (о. Парамушир, Северные Курилы) в 2002-2007 гг. по данным KVERT / О.А. Гирина, Н.А. Малик, Л.В. Котенко // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2008. – № 1 (11). – С. 67–73.
25. Горшков, Г.С. Вулкан пик Сарычева / Г.С. Горшков // Бюл. вулк. ст. на Камчатке. – 1948. – № 15. – С. 3–7.
26. Горшков, Г.С. Вулканизм Курильской островной дуги / Г.С. Горшков. – М.: Наука. – 1967. – С. 280.
27. Гришин, С.Ю. География растительного покрова Курильских островов (к карте растительности архипелага) / С.Ю. Гришин // Изв. РГО. – 2008. – № 5. – С. 8-15.
28. Гришин, С.Ю. Заметки о фитогеографии северных Курил / С.Ю. Гришин // Изв. РГО. – 2000. – Т. 132, Вып. 4. – С. 65–76.
29. Гришин, С.Ю. Поражение растительности в результате крупного извержения вулкана Шивелуч (Камчатка, 2005 г.) / С.Ю. Гришин // Вестник ДВО РАН. – 2008. – № 1. – С. 45-52.
30. Гришин, С.Ю. Растительность и почвы Толбачинского дола (Камчатка) / С.Ю. Гришин, С.А. Шляхов // Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2009б. – № 2, вып. 14. – С. 130–142.

31. Гришин, С.Ю. Растительный покров острова Матуа (Курильские острова) / С.Ю. Гришин, Н.В. Терехина // Комаровские чтения. – Владивосток: ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. – 2012. – № 59. – С. 188–229.
32. Гришин, С.Ю. Растительный покров северных Курил / С.Ю. Гришин, В.Ю. Баркалов // Вестн. ДВО РАН. – 2009а. – № 3. – С. 61–69.
33. Гущенко, И.И. Извержения вулканов мира (каталог) / И.И. Гущенко. – М.: Наука. – 1979. – С. 476.
34. Дегтерев, А.В. Исторические извержения вулкана Пик Сарычева (о. Матуа, Центральные Курильские острова) / А.В. Дегтерев, А.В. Рыбин, Н.Г. Разжигаева // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2011. – №1 (17). – С. 102–119.
35. Действующие вулканы Камчатки и Курильских островов в 1978–1979 гг. / Б.В. Иванов, И.Т. Кирсанов, А.П. Хренов и др. // Вулканология и сейсмология. – 1979. – № 6. – С. 94–100.
36. Динамика растительного покрова Толбачинского дола (Камчатка) в течение последних десятилетий / С.Ю. Гришин, П.В. Крестов, В.П. Верхолат и др. // Комаровские чтения. – Владивосток: ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. – 2013. – Вып. LXI. – С. 119–158.
37. Добрынин, А.П. Дубовые леса Российского Дальнего Востока. Биология, география, происхождение / А.П. Добрынин // Тр. ботанических садов ДВО РАН. – Владивосток: Дальнаука. – 2000. – Т. 3. – С. 260.
38. Дрознин, В.А. К теории действия гейзеров / В.А. Дрознин // Вулканология и сейсмология. – 1982. – № 5. – С. 49–60.
39. Дрознин, В.А. О природе гейзерного режима / В.А. Дрознин, А.А. Розина // В кн.: Гидротермальный процесс в области тектоно-магматической активности. – М.: Наука. – 1977. – С. 96.
40. Ежкин, А.К. Оценка воздействия геотермальной электростанции «Океанская» на (вулкан Баранского, о-в Итуруп) на окружающую среду методом лихеноиндикации / А.К. Ежкин, Р.В. Жарков, А.В. Кордюков // Вестник ДВО РАН. – 2015. – № 2. – С. 109–117.

41. Еременко, Н.А. Сезонное развитие растений южных Курильских островов. / Н.А. Еременко, В.Ю. Баркалов. – Владивосток: Дальнаука. – 2009. – С. 266.
42. Ерёмин, В.М. Особенности анатомической структуры стебля *Hydrangea paniculata* в условиях гидротерм и сольфатар вулкана Менделеева (о-в Кунашир) / В.М. Ерёмин, А.В. Копанина // Проблемы и достижения в геологических и геофизических исследованиях в зоне Курильских островов и Хоккайдо: сильные землетрясения, цунами и извержения вулканов: тез. докл. междунар. науч. симпоз. – Южно-Курильск. – 2007. – С. 46–49.
43. Ефремов, Д.Ф. О генезисе лиственничных лесов центральной части Камчатки / Д.Ф. Ефремов // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока: Сборник трудов ДальНИИЛХ. – М. – 1973. – Вып. 13. – С. 68–84.
44. Жарков, Р.В. Современная сольфатарно-гидротермальная деятельность вулканов хребта Грозный (о. Итуруп, Курильские острова) / Р.В. Жарков // Природные катастрофы: изучение, мониторинг, прогноз: сборник материалов IV Сахалинской молодежной научной школы, Южно-Сахалинск, 2-5 июня 2009 г. – Южно-Сахалинск: ИМГиГ ДВО РАН. – 2010. – С. 191–197.
45. Жарков, Р.В. Термальные источники Южных Курильских островов / Р.В. Жарков. – Владивосток: Дальнаука. – 2014. – С. 378.
46. Жарков, Р.В. Эксплозивное извержение вулкана Иван Грозный в 2012-2013 гг. (остров Итуруп, Курильские острова) / Р.В. Жарков, Д.Н. Козлов // Вестник ДВО РАН. – 2013. – № 3 (169). – С. 39–42.
47. Захарихина, Л.В. Генетические и геохимические особенности почв Камчатки / Л.В. Захарихина, Ю.С. Литвиненко. – М.: Наука. – 2011. – С. 244.
48. Иванова, М.Ф. Общая геология / М.Ф. Иванова. – Москва: Высшая школа. – 1974. – С. 400.
49. Ивлев, А.М. Географические закономерности формирования почвенного покрова в зоне перехода от Азиатского континента к Тихому океану / А.М. Ивлев // Почвы островов и притихоокеанских регионов Тихого океана.

Материалы XVI Тихоокеан. Конгресса. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. – 1982. – С. 19–26.

50. Извержение вулкана Пик Сарычева в 1976 г. / В.Н. Андреев, А.Е. Шанцер, А.П. Хренов и др. // Бюл. вулк. ст. – 1978. – № 55. – С. 35–40.

51. Извержение вулкана Чикурачки (о. Парамушир, Северные Курилы) в 2016 г. / О.А. Гирина, А.Г. Маневич, А.А. Нуждаев и др. // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2016б. – Т. 13, № 2. – С. 235–239.

52. Извержение вулкана Эбеко в январе–июне 2009г. (о. Парамушир, Курильские острова) / Т.А. Котенко, Л.В. Котенко, Е.И. Сандиминова и др. // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2010. – № 1 (15). – С. 56–68.

53. Инфразвуковые волны от извержений вулканов Камчатки / Е.И. Гордеев, П.П. Фирстов, С.Н. Куличков и др. // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 2013. – Т. 49, № 4. – С. 456–459.

54. Ипатов, В.С. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. Учебно-методическое пособие / В.С. Ипатов, Д.М. Мирин. – СПб. – 2008. – С. 71.

55. Камчатка. Курильские и Командорские острова / И.В. Мелекесцев, О.А. Брайцева, Э.Н. Эрлих и др. // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока (отв. ред. Лучицкий И.В.). – М.: Наука. – 1974. – С. 437.

56. Комплексная экспедиция «Вулкан Сарычева-2009» (Курильские острова) / Б.В. Левин, А.В. Рыбин, Н.Г. Разжигаева и др. // Вестник ДВО РАН. – 2009. – № 6. – С. 98–104.

57. Комплексные исследования на острове Матуа в 2017 году / А.В. Рыбин, А.В. Дегтерев, И.П. Дудченко и др. // Геосистемы переходных зон. – 2017. – № 4 (4). – С. 21–29.

58. Копанина, А.В. Структурные особенности коры стеблей некоторых представителей арборифлоры острова Кунашир в условиях гидросольфатарной активности вулкана Менделеева / А.В. Копанина, В.М. Ерёмин // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века:

Материалы всероссийской конференции. Часть 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. – Петрозаводск. – 2008. – С. 195–197.

59. Копылова, Л.В. Оценка уровня загрязнения почв тяжёлыми металлами и интенсивность поглощения их древесными растениями / Л.В. Копылова // Ученые записки Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета им. Н.Г. Чернышевского. – 2012. – № 1 (42). – С. 70–75.

60. Кораблев, А.П. Вулканогенная динамика растительности / А.П. Кораблев, В.Ю. Нешатаева, Л.Б. Головнёва // Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки (Ключевская группа вулканов) (под ред. В.Ю. Нешатаевой). – М.: КМК. – 2014. – С. 231–316.

61. Кораблев, А.П. Первичные вулканогенные сукцессии растительности лесного пояса на плато Толбачинский дол (Камчатка) / А.П. Кораблев, В.Ю. Нешатаева // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – № 4. – С. 366–376.

62. Кордюков, А.В. ГИС-технологии в экологических исследованиях (опыт использования на примере лишеноиндикации) / А.В. Кордюков, А.К. Ежкин // Геодинамические процессы и природные катастрофы. Опыт Нефтегорска: Всероссийская научная конференция с международным участием, Южно-Сахалинск, 26-30 мая 2015 г.: Сборник материалов. – Южно-Сахалинск: ИМГиГ ДВО РАН. – 2015. – Т. 2. – С. 383–387.

63. Корзников, К.А. Растительные сообщества Южно-Сахалинского грязевого вулкана / К.А. Корзников // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2014. – № 1 (25). – С. 56–65.

64. Корзников, К.А. Растительный покров молодых грязевых полей грязевого вулкана Магунтан (о. Сахалин) / К.А. Корзников // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. – 2015. – № 2. – С. 51–55.

65. Короновский, Н.В. Основы геологии / Н.В. Короновский, А.Ф. Якушова. – М.: Высшая школа. – 1991. – С. 225–232.

66. Корчагин, А.А. Полевая геоботаника. Методическое руководство / А.А. Корчагин, Е.М. Лавренко. – Москва-Ленинград: «Наука». – 1964. – Т. 3. – С. 530.
67. Корчагин, А.А. Полевая геоботаника. Методическое руководство / А.А. Корчагин, Е.М. Лавренко. – Ленинград: «Наука». – 1972. – Т. 4. – С. 337.
68. Котенко, Т.А. Активизация вулкана Эбеко в 2005–2007 гг. / Т.А. Котенко, Л.В. Котенко, В.Н. Шапарь // Вулканология и сейсмология. – 2007. – № 5. – С. 3–13.
69. Курильские острова (природа, геология, землетрясения, вулканы, история, экономика). – Южно-Сахалинск: Сахалин. кн. изд-во. – 2004. – С. 228.
70. Лесная энциклопедия: в 2-х т. / Гл. ред. Воробьев Г.И.; ред. кол.: Анучин Н.А., Атрохин В.Г., Виноградов В.Н. и др. – М.: Сов. Энциклопедия. – 1985. – С. 563.
71. Макаревич, В.Н. Применение метода Чекановского при изучении динамики флористического состава лугового сообщества / В.Н. Макаревич // Бот. ж. – 1967. – Т. 52, № 11. – С. 1630–1639.
72. Макаревич, В.Н. Применение метода Чекановского при первичной обработке геоботанических описаний / В.Н. Макаревич // Методы выделения растительных ассоциаций. – Л.: Наука. – 1971. – С. 125–140.
73. Манько, Ю.И. Влияние вулканизма на растительность / Ю.И. Манько, А.Н. Сидельников. – Владивосток: ДВО АН СССР. – 1989. – С. 188.
74. Манько, Ю.И. Вулканизм и динамика растительности / Ю.И. Манько // Ботанический журнал. – Владивосток. – 1980. – Т. 65, №4. – С. 457–469.
75. Мархинин, Е.К. Вулкан Сарычева / Е.К. Мархинин // Бюл. вулканол. ст. – 1964. – № 35. – С. 44–58.
76. Мархинин, Е.К. Вулканизм / Е.К. Мархинин. – М.: Недра. – 1985. – С. 288.
77. Мархинин, Е.К. Вулканы и жизнь / Е.К. Мархинин. – М.: Мысль. – 1980. – С. 194.

78. Мархинин, Е.К. Гидротермы Курильских островов / Е.К. Мархинин, Д.С. Стратула. – М.: Наука. – 1977. – С. 212.
79. Мелекесцев, И.В. Вулканизм и рельефообразование / И.В. Мелекесцев. – М.: Изд-во «Наука». – 1980. – С. 271.
80. Меняйлов, И.А. Активность вулкана Эбеко в 1987–1991 гг.: характер извержений, особенности их продуктов, опасность для г. Северо-Курильск / И.А. Меняйлов, Л.П. Никитина, В.А. Будников // Вулканология и сейсмология. – 1992. – № 5–6. – С. 21–33.
81. Миркин, Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. – М.: Наука. – 1989. – С. 223.
82. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломец. – М.: Логос. – 2001. – С. 264.
83. Миркин, Б.М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б.М. Миркин. – Уфа: Гилем. – 2012. – С. 262–298.
84. Миркин, Б.М. Толковый словарь современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука. – 1983. – С. 133.
85. Мощное извержение вулкана Пик Сарычева (Курильские острова, 2009 г.) и его воздействие на растительный покров / С.Ю. Гришин, О.А. Гирина, Е.М. Верещага и др. // Вестник ДВО РАН. – 2010. – № 3. – С. 40–50.
86. Нешатаева, В.Ю. Растительность полуострова Камчатка / В.Ю. Нешатаева (отв. ред. В.Т. Ярмишко). – М.: КМК. – 2009. – С. 537.
87. Нешатаева, В.Ю. Растительность термальных полей кальдеры вулкана Узон (Восточная Камчатка) / В.Ю. Нешатаева, А.О. Пестеров, А.П. Кораблев // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2013. – № 2. – С. 22–38.
88. Новаковский, А.Б. Методы ординации в современной геоботанике / А.Б. Новаковский // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. – 2008. – № 10 (132). – С. 2–8.

89. О влиянии извержений в кальдере Академии Наук и вулкана Карымский 1996–2000 гг. на окружающую среду (Рельеф, водоемы, растительность) / В.И. Андреев, Г.А. Карпов, М.А. Магуськин и др. // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2003. – № 1. – С. 61–73.

90. Онихченко, В.Г. Функциональная фитоценология / В.Г. Онихченко. – М.: Красанд. – 2013. – С. 640.

91. Определитель высших сосудистых растений Сахалина и Курильских островов / Е.М. Егорова, А.И. Толмачев, А.М. Черняева и др. (отв. ред. А.И. Толмачев). – Л.: Наука. – 1974. – С. 372.

92. Побережная, Т.М. Биогеохимические и анатомические особенности растений в местах проявления современного вулканизма / Т.М. Побережная, А.В. Копанина // Сибир. экол. журн. – 2011. – Т. 18, № 2. – С. 285–292.

93. Побережная, Т.М. Геохимия природных и техногенных ландшафтов Сахалина и Южных Курильских островов / Т.М. Побережная. – Владивосток: Дальнаука. – 2010. – С. 124.

94. Полевые вулканологические и экологические исследования на Курильских островах в 2015 г. / А.В. Рыбин, Л.М. Богомолов, А.В. Дегтерев и др. // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2015. – № 4 (28). – С. 94–99.

95. Потёмкин, А.Д. Печеночники кальдеры вулкана Узон (Кроноцкий заповедник, Камчатка) / А.Д. Потёмкин, Е.Ю. Кузьмина, Т.И. Коротеева (Нюшко) // Новости систематики низших растений. – 2011. – Т. 45. – С. 386–393.

96. Работнов, Т.А. Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов / Т.А. Работнов // Полевая геоботаника. – Л.: Наука. – 1974. – Т. 4. – С. 95–136.

97. Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во Московского университета. – 1992. – С. 352.

98. Разумовский, С.М. Закономерности динамики биоценозов / С.М. Разумовский. – М. Наука. – 1981. С. 55–555.

99. Роль климата и природных катастроф в развитии ландшафтов о. Матуа (Центральные Курилы) в позднем голоцене / Н.Г. Разжигаева, Л.А.

Ганзей, Т.А. Гребенникова и др. // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2012. – № 3. – С. 71–80.

100. Рыбин, А.В. Активность вулканов Курильских островов в 2016 г. / А.В. Рыбин, М.В. Чибисова, А.В. Дегтерев // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2017б. – № 1 (33). – С. 83–88.

101. Рыбин, А.В. Активность вулканов Курильских островов в 2017 г. / А.В. Рыбин, М.В. Чибисова, А.В. Дегтерев // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2018. – № 2 (38). – С. 102–109.

102. Самарин И.А. История острова Матуа / И.А. Самарин; М-во культуры и архивного дела; Сахалин. обл.; Музейно-Мемориальный комплекс «Победа»; ред. О.А. Шубина. – Белгород: Константа, 2019. – Том первый: Открытие, изучение и освоение острова Матуа. – 207 с.: ил.

103. Самарин И.А. История острова Матуа / И.А. Самарин; М-во культуры и архивного дела; Сахалин. обл.; Музейно-Мемориальный комплекс «Победа»; ред. О.А. Шубина. – Белгород: Константа, 2019. – Том второй: Остров-крепость Матуа и его военно-историческое наследие. – 171 с: ил.

104. Самкова, Т.Ю. Пространственная неоднородность термального поля и ее отражение в структуре растительного покрова юго-восточного участка Больше-банного месторождения (Южная Камчатка) / Т.Ю. Самкова, С.А. Рылова, Е.С. Кляпицкий // Вестник КРАУНЦ. Науки о земле. – 2016. – № 3, вып. № 31. – С. 18–27.

105. Сирьк, И.М. Грязевые вулканы / И.М. Сирьк // Геология СССР. Остров Сахалин. – М.: Недра. – 1970. – Т. 33. – С. 355–368.

106. Скрипко, К.А. Извержение вулкана Безымянного 1956 года и его воздействие на биоту / К.А. Скрипко // Жизнь Земли. – 2016. – Т. 38, № 1. – С. 38–51.

107. Состояние вулкана Берутарубе в 2017 г. (о. Итуруп, Курильские острова) / А.В. Дегтерев, Д.Н. Козлов, Ф.А. Романюк и др. // Геосистемы переходных зон. – 2018. – Т. 2, №4. – С. 386–391.

108. Состояние действующих вулканов Камчатки и Курильских островов в 1982 г. / Б.В. Иванов, А.М. Чирков, Ю.М. Дубик и др. // Вулканология и сейсмология. – 1984. – № 4. – С. 104–110.
109. Справочник по климату СССР. Вып. 34. Сахалинская обл. – Л.: Гидрометеиздат. – 1970. – Ч. II. – С. 200.
110. Спутниковый мониторинг вулканической активности на Курильских островах / А.В. Рыбин, М.В. Чибисова, А.В. Дегтерев и др. // История науки и техники. – 2016. – № 6. – С. 81–89.
111. Сукачѳв, В.Н. Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» / В.Н. Сукачѳв, Н.В. Дылис (ред.) // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука. – 1964. – С. 5–49.
112. Трасс, Х.Х. О растительности окрестностей горячих ключей и гейзеров долины реки Гейзерной полуострова Камчатки / Х.Х. Трасс // Исследование природы Дальнего Востока. – Таллин: Изд-во АН ЭстССР. – 1963. – С. 112–146.
113. Урусов, В.М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке / В.М. Урусов. – Владивосток: ДВО АН СССР. – 1988. – С. 356.
114. Федорченко, В.И. Вулканизм Курильской островной дуги: геология и петрогенезис / В.И. Федорченко, А.И. Абдурахманов, Р.И. Родионова. – М.: Наука. – 1989. – С. 237.
115. Федотов, С.А. Большое трещинное Толбачинское извержение 1975 г., Камчатка / С.А. Федотов, А.П. Хренов, А.М. Чирков // Доклады АН СССР. – 1976. – Т. 228, № 5. – С. 1193–1196.
116. Флора и фауна острова Матуа (средние Курильские острова): атлас-определитель. Том 2. Земля / под ред. К.Э. Санамян, Н.П. Санамян. – Череповец: ООО «Интрон». – 2020. – С. 34–260 с.
117. Холодов, В.Н. О природе грязевых вулканов / В.Н. Холодов // Природа. – 2002. – № 11. – С. 47–58.

118. Чарыгин, М.М. Общая и историческая геология / М.М. Чарыгин, Ю.М. Васильев. – М.: Недра. – 1968. – С. 448.
119. Шеннон, К. Математическая теория связи / К. Шеннон // Работы по теории информации и кибернетике. – М.: Ин. литер. – 1963. – С. 243–332.
120. Шитиков, В.К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. – Тольятти. – 2003. – С. 463.
121. Экспедиция «Вулкан Пик Сарычева – 2010» (Курильские острова) / Б.В. Левин, И.В. Мелекесцев, А.В. Рыбин и др. // Вестник ДВО РАН. – 2010. – № 6. – С. 152–159.
122. Эруптивная активность вулкана Эбеко в 2010-2011 гг. (о. Парамушир) / Т.А. Котенко, Л.В. Котенко, Е.И. Сандимирова и др. // Вестник КРАУНЦ. Науки о Земле. – 2012. – № 1 (19). – С. 160–167.
123. Южные Курильские острова (Природно-экономический очерк). – Южно-Сахалинск: ИМГиГ ДВО РАН. – 1992. – С. 158.
124. Якубов, А.А. Грязевой вулканизм Советского Союза и его связь с нефтегазоносностью / А.А. Якубов, Б.В. Григорьянц, А.Д. Алиев. – Баку: Элм. – 1980. – С. 167.
125. Якубов, А.А. Грязевые вулканы / А.А. Якубов, А.А. Алиев. – М.: Знание. – 1978. – С. 6.
126. Якушова, А.Ф. Общая геология / А.Ф. Якушова, В.Е. Хаин, В.И. Славин (под ред. В. Е. Хаина). – М.: Изд-во МГУ. – 1988. – С. 448.
127. Ярошенко, П.Д. Геоботаника: Основные понятия, направления и методы / П.Д. Ярошенко. – М.–Л.: Изд-во Акад. наук СССР. – 1961. – С. 474.
128. Aplet, G.H. Ecosystem development on Hawaiian lava flows: biomass and species composition / G.H. Aplet, R.F. Hughes, P.M. Vitousek // J. Veg. Sci. – 1998. – Vol. 9. – P. 17–26.
129. Aramaki, Sh. Pyroclastic flows in Japan / Sh. Aramaki, M. Yamasaki // Bull. Volcanol. – 1963. – Vol. 26. – P. 89–99.

130. Atkinson I.A.E. Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes. Hawaii / I.A.E. Atkinson // *Pacif. Sci.* – 1970. – N. 23. – P.14.
131. Boudon, G. The Evolution of La Grande Découverte (La Soufrière) Volcano, Guadeloupe (F.W.I.) / G. Boudon, M.P. Semet, P.M. Vincent // *Volcanic Hazards.* – 1989. – P. 86–109.
132. Bryan, T.S. The geysers of Yellowstone / T.S. Bryan. – Boulder: University Press of Colorado. – 1995. – P. 480.
133. Bunsen, R.W. Physikalische Beobachtungen uber die hauptsachlichsten Geysir Islands / R.W. Bunsen // *Annalen der Physik und Chemie.* – 1847. – Vol. 83. – P. 159–170.
134. Burns, B. Geothermal vegetation dynamics in Te Kopia Scenic Reserve / B. Burns, J. Leathwick. – Wellington, N. Z.: Dept. of Conservation. – 1995. – P. 26.
135. Burns, B. Vegetation change along a geothermal stress gradient at the Te Kopia steamfield / B. Burns // *Journal of the Royal Society of New Zealand.* – 1997. – Vol. 27, N. 2. – P. 279–293.
136. Carter, A. Long-term volcanic activity at Shiveluch volcano: nine years of aster spaceborne thermal infrared observations / A. Carter, M. Ramsey // *Remote Sensing.* – 2010. – Vol. 2, N. 11. – P. 2571–2583.
137. Castenholz, R.W. The thermophilic Cyanophytes of Iceland and the upper temperature limit / R.W. Castenholz // *J. Phycol.* – 1969. – Vol. 5, N. 4. – P. 360–368.
138. Chevallier, L. Evolution structurale du volcan actif du Piton de la Fournaise, Ile de la Réunion – Océan indien occidental / L. Chevallier, P. Bachelery // *Bull. Volcanol.* – 1981. – Vol. 44, Iss. 4. – P. 723–741.
139. Clark, R.B. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH / R.B. Clark // *Plant and Soil.* – 1997. – Vol. 192, N. 1. – P. 15–22.
140. Clark, R.B. Effects of mycorrhizal fungus isolates on mineral acquisition by *Panicum virgatum* in acidic soil / R.B. Clark, R.W. Zobel, S.K. Zeto // *Mycorrhiza.* – 1999. – Vol. 9, N. 3. – P. 167–176.

141. Clarke, K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure / K.R. Clarke // *Austral. J. Ecol.* – 1993. – Vol. 18. – P. 117–143.
142. Clarkson, B.D. A review of vegetation development following recent (<450 years) volcanic disturbance in North Island, New Zealand / B.D. Clarkson // *New Zealand Journal of Ecology.* – 1990. – N. 14. – P. 59–71.
143. Connel, J.H. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization / J.H. Connel, R.O. Slatyer // *American Naturalist.* – 1977. – Vol. 111, N. 982. – P. 1119–1144.
144. Cuenca, G. The presence of aluminum in arbuscular mycorrhizas of *Clusia multiflora* exposed to increased acidity / G. Cuenca, Z. Deandrade, E. Meneses // *Plant and Soil.* – 2001. – Vol. 231, N. 2. – P. 233–241.
145. Cullings, K. Ectomycorrhizal fungal associates of *Pinus contorta* in soils associated with a hot spring in Norris Geyser Basin, Yellowstone National Park, Wyoming / K. Cullings, S. Makhija // *Applied and Environmental Microbiology.* – 2001. – Vol. 67, N. 12. – P. 5538–5543.
146. Cutler, N.A. Spatial patterns of microsite colonisation on two young lava flows on Mount Hekla, Iceland / N.A. Cutler, L.R. Belyea, A.J. Dugmore // *Journal of Vegetation Science.* – 2008. – Vol. 19, N. 2. – P. 277–286.
147. Degens, E.T. Sedimentological events in Saleh Bay, off Mount Tambora / E.T. Degens, B. Buch // *Netherlands Journal of Sea Research.* – 1989. – Vol. 24, Iss. 4. – P. 399–404.
148. del Moral, R. Dynamics of herbaceous vegetation recovery on Mount St. Helens, Washington, USA, after a volcanic eruption / R. del Moral, D.M. Wood // *Vegetatio.* – 1988. – Vol. 74, Iss. 1. – P. 11–27.
149. del Moral, R. Limits to convergence of vegetation during early primary succession / R. del Moral // *Journal of Vegetation Science.* – 2007. – Vol. 18, N. 4. – P. 479–488.
150. del Moral, R. Long-term effects of *Lupinus lepidus* on vegetation dynamics at Mount St. Helens / R. del Moral, L.R. Rozzell // *Plant ecology.* – 2005. – Vol. 181, N. 2. – P. 203–215.

151. del Moral, R. Proximity, microsites, and biotic interactions during early succession / R. del Moral, D.M. Wood, J.H. Titus // *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens.* – N.Y.: Springer. – 2005. – P. 93–110.
152. del Moral, R. Volcanic disturbance and ecosystem recovery / R. del Moral, S. Grishin // *Ecosystems of Disturbed Ground.* – Amsterdam: Elsevier Science. – 1999. – P. 137–160.
153. Dimitrov, L.I. Mud volcanoes – a significant source of atmospheric methane / L.I. Dimitrov // *Geo-marine Letters.* – 2003. – N. 23. – P. 155–161.
154. Dimitrov, L.I. Mud volcanoes – the most important pathway for degassing deeply buried sediments / L.I. Dimitrov // *Earth-Science Reviews.* – 2002. – N. 52. – P. 49–76.
155. Diversity of fungi associated with plants growing in geothermal ecosystems and evaluation of their capacities to enhance thermotolerance of host plants / W.-N. Zhou, J.F. White, M.A. Soares et.al // *Journal of Plant Interactions.* – 2015. – Vol. 10, Iss. 1. – P. 305–314.
156. *Ecological Responses at Mount St. Helens: Revisited 35 years after the 1980 Eruption* / Crisafulli C.M., Charles M., Dale V.H., eds. – N.Y.: Springer. – 2018. – P. 336.
157. *Ecological Responses to the 1980 Eruption of Mount St. Helens* / Dale V.H., Swanson F.J., Crisafulli C.M., eds. – N.Y.: Springer. – 2005. – P. 342.
158. *Ecology and Man in Mexico's Central Volcanoes Area* / G. Heil, R. Bobbink, N.T. Boix, eds. – Dordrecht: Springer. – 2003. – P. 219.
159. *Ecosystem responses to the eruption of Mount St. Helens* / J.F. Franklin, J.A. MacMahon; F.J. Swanson et.al // *Nat. Geogr. Res.* – 1985. – N. 1. – P. 198–216.
160. Egger, W.A. Manner of invasion of volcanic deposits with further evidence from Paricutin and Jorullo / W.A. Egger // *Ecol. Monogr.* – 1959. – P. 267 – 284.
161. *Environmental Effects on Volcanic Eruptions* / J.R. Zimbelman, T.K. Gregg (eds.) – Boston, MA: Springer. – 2000. – P. 251.

162. Fall vs flow activity during the 1991 climactic eruption of Pinatubo Volcano (Philippines) / M. Rosi, M. Paladio-Melosantos, A. Di Muro et.al // *Bull. Volcanol.* – 2001. – Vol. 62, Iss. 8. – P. 549–566.

163. Fierstein, J. The plinian eruptions of 1912 at Novarupta, Katmai National Park, Alaska / J. Fierstein, W. Hildreth // *Bull. Volcanol.* – 1992. – Vol. 54, Iss. 8. – P. 646–684.

164. Foxworthy, B.L. Volcanic eruptions of 1980 at Mount St. Helens. The first 100 days / B.L. Foxworthy, M. Hill // *U.S. Geological Survey Professional Paper.* – 1982. – N. 1249. – P. 125.

165. Francalanci, L. Volcanological and magmatological evolution of Stromboli volcano (Aeolian Islands): The roles of fractional crystallization, magma mixing, crustal contamination and source heterogeneity / L. Francalanci, P. Manetti, A. Peccerillo // *Bull. Volcanol.* – 1989. – Vol. 51, Iss. 5. – P. 355–378.

166. Frenzen, P.M. Establishment of conifers from seed on tephra deposited by the eruptions of Mount St. Helens, Washington / P.M. Frenzen, J.F. Franklin // *Am. Midland Nat.* – 1985. – Vol. 114, N. 1. – P. 84–97.

167. Fungi from Geothermal Soils in Yellowstone National Park / R.S. Redman, A. Litvintseva, K.B. Sheehan et.al // *Applied and Environmental Microbiology.* – 1999. – Vol. 65, N. 12. – P. 5193–5197.

168. Fungi in Yellowstone's Geothermal Soils and Plants / J. Henson, R. Redman, R. Rodriguez et.al // *Yellowstone Science.* – 2005. – Vol. 4, N. 13. – P. 25–30.

169. Geochemistry of recent hydrothermal systems of Mendeleev volcano, Kuril Islands, Russia / O. Chudaev, V. Chudaeva, K. Sugimori et.al // *Journal of Geochemical Exploration.* – 2006. – Vol. 88, N. 1–3, SPEC. ISS. – P. 95–100.

170. Given, D.R. Vegetation on heated soils at Karapiti, central North Island, New Zealand, and its relation to ground temperature / D.R. Given // *New Zealand journal of botany.* – 1980. – N. 18. – P. 1–13.

171. Gomez-Romero, M. Effect of tephra depth on vegetation development in areas affected by volcanism / M. Gomez-Romero, R. Lindig-Cisneros, S. Galindo-Vallejo // *Plant Ecology*. – 2006. – Vol. 183, Iss. 2. – P. 207–213.
172. Griggs, R.F. The recovery of vegetation at Kodiak / R.F. Griggs // *Ohio Journal of Science*. – 1918. – N. 19. – P. 1–57.
173. Holmes, A. Principles of physical geology. 2nd ed. / A. Holmes. – N.Y.: Ronald press. – 1965. – P. 138.
174. Howard, R.A. Volcanism and vegetation in the Lesser Antilles / R.A. Howard // *J. Arnold Arb.* – 1962. – Vol. 43, N 3. – P. 279–314.
175. Influence of volcanic activity on vegetation succession and growth environment on the hillslope of Sakurajima Volcano in southern Kyushu, Japan / Yu. Teramoto, E. Shimokawa, T. Ezaki et.al // *Journal of Forestry Research*. – 2017. – Vol. 10, N. 2. – P. 309–317.
176. Ingebritsen, S.E. Controls on geyser periodicity / S.E. Ingebritsen, S.A. Rojstaczer. – *Science*. – 1993. – Vol. 262. – P. 889–892.
177. Kenkel, N.C. Trends and interrelationship in boreal wetland vegetation / N.C. Kenkel // *Can. J. Bot.* – 1987. – Vol. 65. – P. 12–22.
178. Koltai, H. Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function / H. Koltai, Y. Kapulnik, eds. – Dordrecht: Springer. – 2010. – P. 323.
179. Kopf, A.J. Significance of mud volcanism / A.J. Kopf // *Reviews of Geophysics*. – 2002. – Vol. 40, N. 2. – P. 1–52.
180. Late palaeogene emplacement and late neogene-quaternary exhumation of the Kuril Island-arc root (Kunashir Island) constrained by multi-method thermochronometry / J. De Grave, F.I. Zhimulev, G.V. Kuznetsov et.al // *Geoscience Frontiers*. – 2016. – Vol. 7, N. 2. – P. 211–220.
181. *Lava Flows and Domes* / J.H. Fink, editor. – Berlin, Heidelberg: Springer. – 1990. – P. 243.
182. Lichen Community Development Along a Volcanic Disturbance Gradient at Mount St. Helens / P.R. Nelson, B. McCune, T. Wheeler et.al // *Ecological*

Responses at Mount St. Helens: Revisited 35 years after the 1980 Eruption. – N.Y.: Springer. – 2018. – P. 185–198.

183. Longpre, M.-A. The November 2002 eruption at Piton de la Fournaise volcano, La Réunion Island: ground deformation, seismicity, and pit crater collapse / M.-A. Longpre, T. Staudacher, J. Stix // *Bull. Volcanol.* – 2007. – Vol. 69, Iss. 5. – P. 511–525.

184. Long-term in situ monitoring at Dashgil mud volcano, Azerbaijan: a link between seismicity, pore-pressure transients and methane emission / A. Kopf, G. Delisle, E. Faber et.al // *International Journal of Earth Sciences.* – 2009. – Vol. 99, N. 1. – P. 227–240.

185. Lu, X. A review of progress in understanding of geysers / X. Lu, A. Watson // *Proceedings of World Geothermal Congress.* – 2005. – P.1–6.

186. Macdonald, G.A. Activity of Hawaiian Volcanoes during the years 1940–1950 / G.A. Macdonald // *Bull. Volcanol.* – 1954. – Vol. 15, Iss. 1. – P. 119–179.

187. Macdonald, G.A. The 1959 and 1960 eruptions of Kilauea volcano, Hawaii, and the construction of walls to restrict the spread of the lava flows / G.A. Macdonald // *Bull. Volcanol.* – 1962. – Vol. 24, Iss. 1. – P. 249–294.

188. Mackenzie, G.S. Travels in the Island of Iceland / G.S. Mackenzie. – Edinburgh: Allam and Company. – 1811. – P 27.

189. Manga, M. Earthquake triggering of mud volcanoes / M. Manga, M. Brumm, M.L. Rudolph // *Marine and Petroleum Geology.* – 2009. – Vol. 26, N. 9. – P. 1785–1798.

190. McCune, B. Analysis of ecological communities / B. McCune, J.B. Grace. – Gleneden Beach, Oregon: MjM Software Design. – 2002. – P. 300.

191. Minchin, P.R. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination / P.R. Minchin // *Vegetatio.* – 1987. – Vol. 67. – P. 1167–1179.

192. Monitoring of active volcanoes of the Kurile Islands: Present and future / A.V. Rybin, Y.V. Karagusov, P.E. Izbekov et.al // *The 2nd International Conference on Volcanic Ash and Aviation Safety.* June 21–24, 2004, Washington, USA. – 2004. – P. 55–61.

193. Moore, J.G. The September 28–30, 1965 eruption of Taal Volcano, Philippines / J.G. Moore, K. Nakamura, A. Alcaraz // *Bull. Volcanol.* – 1966. – Vol. 29, Iss. 1. – P. 75–76.
194. Morpho-physiological plasticity contributes to tolerance of *Calluna vulgaris* in an active geothermal field / G. Bartoli, S. Bottega, L.M.C. Forino et.al // *Australian Journal of Botany.* – 2013. – Vol. 61, N. 1. – P. 107–118.
195. Moyersoen, B. Abundance and characteristics of *Pisolithus ectomycorrhizas* in New Zealand and geothermal areas / B. Moyersoen, R.E. Beever // *Mycologia.* – 2004. – Vol. 96, N. 6. – P. 1225–1232.
196. Numata, M. Natural and semi-natural vegetation in Japan / M. Numata, A. Miyawaki, S. Itow // *Blumea – Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants.* – 1972. – Vol. 20, N. 2. – P. 435–496.
197. Pavlik, B.M. Developing an ecosystem perspective from experimental monitoring programs: II. Ecophysiological responses of a rare geothermal grass to soil water / B.M. Pavlik // *Environmental Management.* – 2001. – Vol. 28, N. 2. – P. 243–253.
198. Peterson, R.L. *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology* / R.L. Peterson, H.B. Massicotte, L.H. Melville. – Ottawa: NRC Research Press. – 2004. – 182 p.
199. Pielou, E.C. *Ecological Diversity* / E.C. Pielou. – NY.: Gordon & Breach Sci. Publ. – 1975. – P. 165.
200. Pielou, E.C. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and measure / E.C. Pielou // *Amer. Natur.* – 1966. – Vol. 100. – P. 463–465.
201. Pielou, E.C. *The interpretation of ecological data: A primer on classification and ordination* / E.C. Pielou. – N.Y.: John Wiley & Sons. – 1984. – P. 288.
202. Poli Marchese, E. Primary succession on lava flows on Mt. Etna / E. Poli Marchese, M. Grillo // *Acta Phytogeogr. Suec.* – 2000. – Vol. 85. – P. 61–71.
203. *Plate Tectonics, Volcanoes, and Earthquakes* / J.P. Rafferty, editor. – New York: Britannica Educational Publishing. – 2010. – 288 p.

204. Preliminary study on magnetic structure and geothermal activity of Tyatya volcano, Southwestern Kuril Islands / N. Okazaki, H. Takahashi, H. Oshima et.al // *Volcanism and Subduction: The Kamchatka Region*. – 2013. – P. 365–369.
205. Prentice, I.C. Non-metric ordination methods in ecology / I.C. Prentice // *Journal of Ecology*. – 1977. – Vol. 65. – P. 85–94.
206. Schmidt, A. Modelling Tropospheric Volcanic Aerosol / A. Schmidt. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. – 2013. – P. 134.
207. Schmincke, H.-U. *Volcanism* / H.-U. Schmincke. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. – 2004. – P. 290.
208. Scolamacchia, T. Active Volcanoes of Chiapas (Mexico): El Chichón and Tacaná / T. Scolamacchia, J.L. Macías, eds. – Berlin, Heidelberg: Springer. – 2015. – P. 177.
209. Siebert, L. *Volcanoes of the World* / Siebert L, Simkin T, Kimberly P. – Berkeley: University of California Press. – 2011. – P. 568.
210. Simkin, T. Krakatau 1883. The volcanic eruption and its effects / T. Simkin, R.S. Fiske. – Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. – 1983. – P. 464.
211. Simpson, E.H. Measurement of diversity / E.H. Simpson // *Nature*. – 1949. – Vol. 163, N. 4148. – P. 668.
212. Smathers, G.A. Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawaii / GA. Smathers, D. Mueller-Dombois. – Washington: National Park Service. – 1974. – P. 129.
213. Smith, R.L. Ash flows / R.L. Smith // *Bull. Geol. Soc. Amer.* – 1960. – Vol. 71, N. 6. – P. 795–842.
214. Stothers, R.B. The Great Tambora Eruption in 1815 and Its Aftermath / R.B. Stothers // *Science*. – 1984. – Vol. 224, Iss. 4654. – P. 1191–1198.
215. Stout, R.G. Heat-tolerant flowering plants of active geothermal areas in Yellowstone National Park / R.G. Stout, T.S. Al-Niemi // *Annals of Botany*. – 2002. – Vol. 90, N. 2. – P. 259–267.

216. Stress-induced changes to the flora in a geothermal field in central Italy / A. Pippucci, R. Lorenzi, C. Spano et.al // *Acta Physiol. Plant.* – 2015. Vol. 37, N. 198. – P. 37-198.
217. Sukachov, V.N. Principles of classification of the spruce communities of European Russia / V.N. Sukachov // *J. Ecology.* – 1928. – Vol. 16, N. 1. – P. 1–18.
218. Tagawa, H. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, South-West Japan. I. Dynamics of vegetation / H. Tagawa // *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. E. (Bot.)*. – 1964. – Vol. 3, N. 3–4. – P. 165–228.
219. Tatewaki, M. Geobotanical studies on the Kurile Islands / M. Tatewaki // *Acta Horti Gotoburg.* – 1957. – Vol. XXI, N. 2. – P. 43–123.
220. Teramoto, Yu. Temporal changes in vegetation and soil environment caused by volcanic activity of Mount Sakurajima / Yu. Teramoto, E. Shimokawa // *Journal of the Japanese Society of Coastal Forest.* – 2010. – Vol. 9, N. 2. – P. 59–62.
221. The 1980 eruptions of Mount St. Helens, Washington / P.W. Lipman, D.R. Mullineaux, eds // *U.S. Geological Survey Professional Paper.* – 1981. – N. 1250. – P. 844.
222. The recent Plinian explosive activity of Mt. Pelée volcano (Lesser Antilles): The P1 AD 1300 eruption / G. Carazzo, S. Tait, E. Kaminski et.al // *Bull. Volcanol.* – 2012. – Vol. 74, Iss. 9. – P. 2187–2203.
223. Thorarinsson, S. The Hekla Eruption of 1970 / S. Thorarinsson, G.E. Sigvaldason // *Bull. Volcanol.* – 1972. – Vol. 36, Iss. 2. – P. 269–288.
224. Titus, J.H. Distribution of plants in relation to microsites on recent volcanic substrates on Mount Koma, Hokkaido, Japan / J.H. Titus, S. Tsuyuzaki // *Ecol. Res.* – 2003. – N. 18. – P. 91–98.
225. Tryggvason, E. Surface deformation at the Krafla volcano, North Iceland, 1982–1992 / E. Tryggvason // *Bull. Volcanol.* – 1994. – Iss. 56. – P. 98–107.
226. Vegetation at the limits for vegetation: Vascular plants, bryophytes and lichens in a geothermal field / A. Chiarucci, M. Calderisi, F. Casini et.al // *Folia Geobotanica.* – 2008. – Vol. 43, N. 1. – P. 19–33.

227. Velazquez, A. Multivariate analysis of the vegetation of the volcanoes Tláloc and Pelado, Mexico / A. Velazquez // *Journal of Vegetation Science*. – 1994. – Vol. 5, N. 2. – P. 263–270.
228. *Volcanic Hazards – Assessment and Monitoring* / Latter J.H., editor. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. – 1989. – P. 598.
229. Walker, L.R. Primary succession and ecosystem rehabilitation / L.R. Walker, R. del Moral. – N.Y.: Cambr. Univ. Press. – 2003. – P. 456.
230. Wang, C.Y. Geysers / C.Y. Wang, M. Manga // *Earthquakes and water*. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. – 2009. – P. 117–123.
231. Ward, J.H. Hierarchical grouping to optimize the objective function / J.H. Ward // *J. Am. Statist. Assoc.* – 1963. – Vol. 58. – P. 236–244.
232. White, D.E. Thermal waters of volcanic origin / D.E. White // *Bull. Geol. Soc. Amer.* – 1957. – Vol. 68, N. 12. – P. 1637–1357.
233. Wood D.M. Colonizing plants on the pumice plains, Mount St. Helens, Washington / D.M. Wood, R. del Moral // *Am. J. Bot.* – 1988. – Vol. 75. – P. 1228–1237.
234. Yoshioka, K. Volcanic vegetation / K. Yoshioka // *The Flora and Vegetation of Japan*. – Tokyo: Kodansha Ltd. – 1974. – P. 237–267.
235. Yoshioka, K. Volcanic vegetation: Studies on conservation of natural terrestrial ecosystems in Japan / K. Yoshioka // *JIBP synthesis*. – 1975. – N. 8. – P. 92–95.
236. Zobel, D.B. Growth and Development of natural seedlings of *Abies* and *Tsuga* in old-growth forest / D.B. Zobel, J.A. Antos // *J. Ecol.* – 1991. – N. 79. – P. 985–998.