

На правах рукописи

**Кораблёв Антон Павлович**

**ФОРМИРОВАНИЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА  
ВУЛКАНОГЕННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАМЧАТКИ  
(НА ПРИМЕРЕ ТОЛБАЧИНСКОГО ДОЛА)**

03.02.01 – «Ботаника»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург - 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук  
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук  
Нешатаева Валентина Юрьевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Крышень Александр Михайлович

кандидат биологических наук  
Холод Сергей Серафимович

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный  
университет

Защита состоится 26 октября 2011 года в 14 часов на заседании  
диссертационного совета Д 002.211.01 при Учреждении Российской  
академии наук Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН по адресу:  
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2.  
Факс (812)346-36-43.  
E-mail: binadmin@binran.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического  
института им. В. Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан сентября 2011 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

О. Ю. Сизоненко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Вулканизм – это одна из наиболее мощных природных стихий, которая издавна привлекала внимание человечества и оказывала большое влияние на жизнь в вулканических районах. Вулканизм – явление не только регионального характера. Наиболее заметные его проявления вблизи вулканов – лавовые потоки, катастрофические оползни и лахары, вулканические взрывы и пирокластические потоки, скопления выброшенной тефры. Кроме этого, вулканические извержения, поставляя в атмосферу гигантские объемы пеплов и газов, оказывают существенное влияние на глобальный климат Земли (Новейший вулканизм..., 2005), на ход процессов почвообразования (Зонн и др., 1963; Карпачевский, 1965; Соколов, 1973, и др.) и на динамику растительного покрова (Манько, 1980; Манько, Сидельников, 1989, и др.). В связи с этим крайне важно всесторонне изучать влияние вулканизма на природную среду и биогеоценотические процессы.

Различные аспекты вулканической деятельности и влияния ее на окружающую среду в России достаточно подробно изучают специалисты различных областей науки – вулканологи, геологи, географы, геофизики, геохимии, почвоведы. Специальные исследования по проблеме влияния вулканизма на растительный покров проводятся сотрудниками Биолого-Почвенного института ДВО РАН. Вопросами влияния вулканических извержений на растительность также занимаются сотрудники Института вулканологии и сейсмологии ДВО РАН. В настоящее время имеются данные по влиянию различных вулканогенных факторов на растительность Камчатки, однако вопросы восстановления и динамики растительного покрова после крупных вулканических извержений остаются слабоизученными. Это связано как с малым количеством подобных исследований в отечественной науке, так и с чрезвычайной сложностью вулканогенной динамики растительности, которая даже в пределах Камчатки в различных ее районах протекает по-разному.

В России до сих пор не было попыток классификации вулканогенно нарушенных сообществ, а исследования, включающие крупномасштабное геоботаническое картирование вулканических районов, встречаются редко. Решение этих задач необходимо для более глубокого понимания процессов динамики растительного покрова под влиянием вулканизма.

**Цели и задачи исследования.** Целью работы явилось выявление закономерностей формирования лесной растительности на вулканических отложениях на примере вулканического плато Толбачинский дол (п-ов Камчатка). Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

- изучить флористический состав и структуру вулканогенных сообществ и группировок;
- выявить разнообразие растительных сообществ и группировок лесного пояса на вулканогенных отложениях плато Толбачинский дол, разработать эколого-фитоценотическую классификацию растительных

сообществ и классификацию серийных растительных группировок вулканогенных местообитаний;

- охарактеризовать вулканогенно нарушенные растительные сообщества и группировки;
- составить серию крупномасштабных геоботанических карт, отражающих растительный покров ключевого участка до извержения 1975-1976 гг. и в настоящее время;
- выявить основные стадии и ряды восстановления лесной растительности на вулканогенных отложениях Толбачинского дола;
- выявить основные факторы, определяющие особенности восстановительной динамики растительности после катастрофических вулканогенных воздействий.

**Научная новизна.** На основании обширного полевого материала (206 описаний пробных площадей, заложенных в течение 5 полевых сезонов) впервые получены подробные данные о флористическом составе, структуре, разнообразии и динамике вулканогенных растительных сообществ лесного пояса на склонах Ключевской группы вулканов на примере плато Толбачинский дол. Впервые разработаны классификация вулканогенных растительных сообществ лесного пояса Толбачинского дола и классификация серийных растительных группировок. Дана геоботаническая характеристика 40 ассоциаций, выделено 19 новых ассоциаций, 4 субассоциации и 33 варианта. Впервые составлена серия крупномасштабных геоботанических карт, отражающих растительность вулканического плато Толбачинский дол до последнего извержения вулкана Плоский Толбачик 1975-1976 гг. и в настоящее время. Выявлены особенности формирования лесных сообществ на лавовых потоках и шлаковых полях. Проанализированы процессы восстановления лесной растительности после катастрофических вулканогенных нарушений.

**Научная и практическая значимость работы.** Район исследований находится на территории ООПТ «Природный парк «Ключевской»». Наши данные необходимы для ведения мониторинга растительного покрова территории. Кроме этого, полученные результаты могут быть использованы для планирования лесохозяйственных мероприятий по лесовосстановлению на нарушенных территориях после вулканических извержений на Камчатке, а также для разработки научных рекомендаций по рекультивации отвалов и терриконов на промышленных объектах Камчатки и Севера Дальнего Востока. Разработанная классификация вулканогенных растительных сообществ и группировок может быть использована при классификации растительности вулканогенно- и антропогенно-нарушенных местообитаний. Результаты исследований могут быть использованы при чтении курсов лекций по ботанике и экологии. Диссертация была выполнена в рамках плановых тем Лаборатории экологии растительных сообществ Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

**Личный вклад автора.** В основу диссертации положены материалы, собранные автором в составе Камчатского геоботанического отряда БИН РАН в течение 4 полевых сезонов (2007–2010 гг.). Автором была проведена камеральная обработка материала: обработка древесных кернов и спилов, подсчет их возраста, составление фитоценологических и таксационных таблиц, статистическая обработка данных. Разработана классификация растительности и классификация серийных растительных группировок лесного пояса плато Толбачинский дол. Составлена серия крупномасштабных геоботанических карт ключевого участка на плато Толбачинский дол. Построены схемы сукцессионных рядов растительного покрова лесного пояса после катастрофических вулканогенных нарушений.

**Апробация работы.** Материалы диссертационной работы представлены на Международной научно-практической конференции молодых ученых «Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка» (Санкт-Петербург, 2007), Международных научных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2007, 2008, 2009), XV Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2008), XII Делегатском Съезде РБО «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008), Международной научной конференции «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата» (Апатиты, 2009), 19<sup>th</sup> International Workshop of European Vegetation Survey “Flora, Vegetation, Environment and Land-Use at Large Scale” (Венгрия, Печ, 2010), International Conference “Ecology and diversity of forest ecosystems in the Asiatic part of Russia” (Чешская Республика, Костелец-над-Черними-Леси, 2010), Всероссийской конференции «Развитие геоботаники: история и современность» (Санкт-Петербург, 2011), а также на научных семинарах Лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН.

**Публикации.** По результатам исследований опубликовано 13 работ, в том числе 2 статьи в Ботаническом журнале (список ВАК).

**Структура и объём диссертации.** Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и трех приложений. Текст диссертации изложен на 315 страницах, включая 72 страницы приложений. Работа содержит 26 таблиц и 52 рисунка, из них 2 карты. В списке литературы 319 источников, в том числе 84 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### **Глава 1. История изучения динамики растительного покрова под влиянием вулканогенных факторов**

Особое внимание к проблеме влияния вулканической деятельности на растительность привлекло катастрофическое извержение вулкана Кракатау (Индонезия) в 1883 г., после которого среди ботаников возникла оживленная

дискуссия по вопросам заселения растениями вулканического острова (Richards, 1998). Вскоре начали осуществляться исследования в других областях вулканической деятельности в тропиках (Vaupel, 1910; Beard, 1945; Taylor, 1957; Richards, 1998, и др.). В настоящее время исследования вулканогенной динамики растительности проводятся во многих районах Земного шара: в Южном полушарии - в Новой Зеландии, Африке, в Южной Америке (Чили, Аргентина), в Северном полушарии - на Гавайских о-вах, в Японии, Индонезии, Исландии, Италии, Греции, Северной Америке (США, Мексика) (Tsuyuzaki, 1987, 1995; Poli Marchese et al., 1988; Bjarnason, 1991; del Moral, 1993, 2000; del Moral et al., 1995, 2005; Haruki, Tsuyuzaki, 2001; Fuller & del Moral, 2003; Lawrence, 2005, и др.). В зарубежной ботанической литературе представлены результаты исследований динамики растительного покрова и процессов первичных и вторичных сукцессий, идущих на вулканогенных субстратах после извержений вулканов. В большинстве работ особое внимание уделено различным аспектам вулканогенных нарушений растительного покрова, изучению ранних стадий восстановительной динамики и механизмам формирования растительного покрова на вулканогенных субстратах. Кроме того, в литературе имеются данные по флористическому составу растительных сообществ, формирующихся на различных вулканогенных субстратах (лавах и шлаках).

Начало изучению влияния вулканизма на растительность в России было положено Ю.И. Манько (1974б, 1980). Его работы вместе с сотрудниками Биолого-Почвенного института ДВО РАН посвящены изучению процессов зарастания вулканогенных отложений в районах действующих вулканов Камчатки и Курильских островов, а также влиянию на растительность различных проявлений вулканической деятельности (Манько, 1974б, 1980; Сидельников, Шафрановский, 1981, 1985; Сидельников, 1987; Манько, Сидельников, 1989; Гришин, 1992, 1996, 2010; Grishin del Moral, 2006; Воронкова и др., 2008, 2011, и др.). Вопросами влияния вулканизма на растительность занимаются также сотрудники Института вулканологии и сейсмологии ДВО РАН (Быкасов, 1981; Дирксен О., Дирксен В., 2005, 2008; Быкасов В., Быкасов А., 2009, и др.).

Тем не менее, проблеме влияния вулканизма на растительный покров в нашей стране уделяется недостаточно внимания. Многие аспекты вулканической деятельности остаются вне поля зрения ботаников, либо по ним имеются лишь немногочисленные данные. Процессы и закономерности формирования растительности на вулканогенных субстратах Камчатки изучены слабо и требуют детальных исследований.

## **Глава 2. Природные условия района исследований**

Район исследований – вулканическое плато Толбачинский дол – находится в юго-западном секторе Ключевской группы вулканов (Центральная Камчатка). Общая площадь плато составляет 875 км<sup>2</sup>. Плато образовано многочисленными лавовыми потоками и пеплово-шлаковыми

отложениями голоценовых извержений. Рельеф района исследований горный, вулканическое плато простирается от вулканов Острый Толбачик (3700 м) и Плоский Толбачик (3100 м) более чем на 40 км в юго-западном направлении и расположено на высотах от 1800 м до 70 м над ур. моря. Годовая сумма осадков здесь составляет 700 мм, на высоте 900 м среднемесячная температура июля 11.4°C, января –23.6°C. Почвы слоисто-пепловые вулканические с многочисленными прослоями пеплов и захороненными гумусовыми горизонтами. Район Толбачинского дола является одним из наиболее активных регионов современного вулканизма в России. Территория плато подробно изучена вулканологами. На основе радиоуглеродного датирования и методов тефрохронологии составлена схема разновозрастных голоценовых лавовых потоков (Брайцева и др., 1984). На Толбачинском долу представлены следующие высотные пояса растительности: лесной пояс – до 800 м, стланиковый пояс – 800-1000 м, горно-тундровый пояс – до 1600 м, снеговая линия находится на высоте около 2000 м над ур. моря.

В 1975-1976 гг. на плато произошло Большое трещинное Толбачинское извержение (БТТИ), в результате которого растительность была полностью уничтожена на площади 100 км<sup>2</sup> и сильно повреждена на площади 400 км<sup>2</sup>. В настоящее время растительный покров плато представлен пионерными группировками и вулканогенно нарушенными сообществами на разных стадиях восстановления.

### **Глава 3. Методы сбора и обработки материалов**

**3.1. Методы полевых исследований.** При изучении растительности Толбачинского дола и фоновых территорий применяли маршрутные методы, включавшие рекогносцировочно-маршрутные и детально-маршрутные исследования. При детально-маршрутных исследованиях закладывали пробные площади (ПП) размерами 400 м<sup>2</sup> в лесных и 100 м<sup>2</sup> в стланиковых, кустарниковых, луговых и тундровых сообществах. Геоботанические описания выполняли по стандартной методике (Методы..., 2002). Координаты ПП фиксировали с помощью GPS-навигатора. На каждой ПП закладывали почвенный разрез до подстилающего лавового потока и проводили описания почвенного профиля. Кроме того, закладывали опорные геоботанические профили с описаниями растительности через каждые 200 м.

**3.2. Методы камеральных исследований.** При камеральной обработке материала данные полевых описаний заносили в электронные таблицы Excel. Применяли метод табличного анализа геоботанических описаний (Нешатаев Ю., 1971, 1987 и др.). Для статистического анализа описаний использовали компьютерные программы SPSS Statistics 17.0, R-project 2.11, PCord 4.0.

**3.3. Методы картографирования растительного покрова вулканогенных местообитаний.** Карты растительности ключевого участка плато Толбачинский дол составлены в программе MapInfo Professional 10.0. Геоботаническая карта 1971 г. составлена на основе дешифрирования

аэрофотоснимков 1971 г. и материалов описания пробных площадей 2006–2010 гг., привязанных к картографической основе с помощью GPS-навигатора. Карта растительного покрова 2010 г. составлена на основе космоснимка Яндекс.Карты 2006 г. и материалов описания пробных площадей, а также маршрутных исследований 2006-2010 гг. При составлении геоботанических карт учитывались рекомендации, разработанные в Отделе геоботаники БИН РАН (Грибова, Исаченко, 1972; Сочава, 1979, и др.).

**3.4. Методы изучения смен растительности под воздействием вулканогенных факторов.** При изучении смен растительного покрова и восстановления истории фитоценозов применяли прямые и косвенные методы (по В.Д. Александровой, 1964): метод изучения сохранившихся растительных остатков; метод сопоставления современной растительности со старыми картами; метод установления сукцессионных связей на основании изучения пространственных рядов сообществ; метод экологических реликтов; метод инициальных видов; метод учета жизненности компонентов сообщества; метод изучения возрастной структуры древостоев; метод «шрамов»; метод изучения почвенного профиля; метод изучения реликтовых явлений в мезо- и микрорельефе.

## **Глава 4. Классификация растительности лесного пояса Толбачинского дола**

**4.1. Принципы и методы классификации лесной растительности.** В разделе обсуждаются принципы и методы эколого-фитоценологической классификации растительности. Мы использовали эколого-фитоценологический подход, поскольку он учитывает особенности структуры сообществ и ценологические особенности видов различных экобиоморф, а также флористические и экологические особенности фитоценозов. В соответствии с рекомендациями III Всесоюзного совещания по классификации растительности (1971) принята концепция крупных, экологически обособленных ассоциаций. Ассоциации выделяли на основе флористического состава сообществ, соотношения эколого-фитоценологических групп видов и доминантов, особенности структуры сообществ в связи с условиями местообитания. В пределах ассоциаций выделяли субассоциации по составу доминирующих видов и особенностям флористического состава сообществ, отражающим экологическое своеобразие фитоценозов. Варианты выделялись нами при незначительных флористических и структурных особенностях сообществ. Номенклатура синтаксонов приведена в соответствии с Проектом Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев В., 2001).

**4.2. Классификация растительных сообществ лесного пояса плато Толбачинский дол.** Растительные сообщества отнесены нами к 5 типам растительности, 4 подтипам растительности, 10 классам формаций, 11 группам формаций, 14 формациям, 27 группам ассоциаций, 40 ассоциациям, 10 субассоциациям и 34 вариантам. Выделены новые синтаксоны: 1 класс



формаций, 2 формации, 1 субформация, 11 групп ассоциаций, 19 ассоциаций, 4 субассоциации, 33 варианта.

СХЕМА СИНТАКСОНОВ ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ  
КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕСНОГО ПОЯСА ПЛАТО  
ТОЛБАЧИНСКИЙ ДОЛ

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Pinetion sylvestris (Silva boreales)* –

бореальные и гемибореальные леса

ПОДТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Piceetium (Aciculari silva boreales, Aciculilignosa, Aciculidendrosa)* – бореальные и гемибореальные хвойные леса

Класс формаций *Piceetosa (Sempervirentidendrosa)* – вечнозеленые темнохвойные бореальные леса

Группа формаций *Piceetosum ajanensis* – дальневосточные бореальные темнохвойные леса

Формация *Piceeta ajanensis*

Группа ассоциаций *Piceeta ajanensis hylocomiosa*

Асс. *Piceetum ajanensis hylocomiosum* (субасс. *nanoherbosum*)

Класс формаций *Laricetosa gmelinii (Therodendrosa)* – летнезеленые светлохвойные бореальные и гемибореальные леса

Группа формаций *Laricetosum gmelinii* – летнезеленые сибирско-дальневосточные светлохвойные леса

Формация *Lariceta cajanderi*

Группа асс. *Lariceta cajanderi fruticoso–varioherbosa*

Асс. *Laricetum cajanderi fruticoso–varioherbosum* (вар. *typicum*, вар. *oligoherbosum\**, вар. *uliginosi vaccinosum\**)

Асс. *Laricetum cajanderi juniperosum*

Группа асс. *Lariceta cajanderi ledosa*

Асс. *Laricetum cajanderi ledosum* (субасс. *vaccinietosum*)

Группа асс. *Lariceta cajanderi hylocomiosa*

Асс. *Laricetum cajanderi vaccinoso–hylocomiosum*

Группа асс. *Lariceta cajanderi pumilae pinosa*

Асс. *Laricetum cajanderi pumilae pinosum*

Асс. *Laricetum cajanderi ledoso–pumilae pinosum*

Группа асс. *Lariceta cajanderi uliginosi*

Асс. *Laricetum cajanderi uliginosi vaccinosum*

Группа асс. *Lariceta cajanderi oligoherbosa\**

Асс. *Laricetum oligoherbosum* (вар. *typicum\**, вар. *variobryosum\**, вар. *lichenosum\**)

Асс. *Laricetum racomitriosum\** (вар. *variobryosum\**, вар. *polytrichosum\**, вар. *fruticosum*)

---

\* синтаксоны выделены автором впервые.

Формация *Sublariceta cajanderi*

Группа асс. *Sublariceta cajanderi fruticoso–varioherbosa\**

Асс. *Sublaricetum cajanderi fruticoso–varioherbosum\** (вар. *oligoherbosum\**)

Группа асс. *Sublariceta cajanderi ledosa\**

Асс. *Sublaricetum cajanderi ledosum\**

Группа асс. *Sublariceta cajanderi uliginosi vacciniosa*

Асс. *Sublaricetum cajanderi uliginosi vaccinosum*

Асс. *Sublaricetum cajanderi leymoso interiori–uliginosi vaccinosum\** (вар. *typicum\**, вар. *fruticosum\**)

Группа асс. *Sublariceta cajanderi pumilae pinosa*

Асс. *Sublaricetum cajanderi pumilae pinosum*

Группа асс. *Sublariceta cajanderi alnosa kamtschaticae\**

Асс. *Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae\**

Группа асс. *Sublariceta cajanderi oligoherbosa\**

Асс. *Sublaricetum oligoherbosum\** (вар. *variobryosum\**)

Асс. *Sublaricetum racomitriosum\** (вар. *fruticosum\**, вар. *lichenosum\**)

ПОДТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Betuletium pendulae* (*Aestivali silva boreales, Aestilignosa*) – бореальные и гемибореальные лиственные леса

Класс формаций *Betuletosa tortuosae* – субаркто–бореальные и горные мелколиственные леса

Группа формаций – *Betuletosum ermanii* – дальневосточные субаркто–бореальные и горные мелколиственные леса

Формация *Betuleta ermanii*

Группа асс. *Betuleta ermanii varioherbosa*

Асс. *Betuletum ermanii fruticoso–varioherbosum* (субасс. *typicum*, субасс. *oligoherbosum\**)

Группа асс. *Betuleta ermanii fruticosa*

Асс. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae* (вар. *typicum*, вар. *oligoherbosum\**)

Субформация *Subbetuleta ermanii\**

Группа асс. *Subbetuleta ermanii fruticoso–varioherbosa\**

Асс. *Subbetuletum ermanii fruticoso–varioherbosum\** (субасс. *oligoherbosum\**)

Группа асс. *Subbetuleta ermanii fruticosa\**

Асс. *Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae\** (вар. *typicum\**, вар. *oligoherbosum\**)

Класс формаций *Betuletosa pendulae* – бореальные и гемибореальные мелколиственные леса

Группа формаций *Betuletosum platyphyllae* – сибирско–дальневосточные мелколиственные леса

Формация *Betuleta platyphyllae*

Группа асс. *Betuleta platyphyllae fruticoso–herbosa*

Асс. *Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum* (субасс. *typicum*, вар. *typicum*)

Формация *Populeta tremulae* (syn.: *Tremuleta*)

Группа асс. *Populeta tremulae fruticosa*\*

Асс. *Populetum tremulae fruticoso-varioherbosum* (субасс. *oligoherbosum*\*)

Асс. *Populetum tremulae alnosum kamtschaticae*\*

Класс формаций *Subpopuleta suaveolentis*\* – бореальные и гемибореальные восточносибирско–дальневосточные тополевые редколесья

Группа формаций *Subpopuletosum suaveolentis*\* – восточносибирско–дальневосточные тополевые редколесья

Формация *Subpopuleta suaveolentis*\*

Группа асс. *Subpopuleta suaveolentis alnosa kamtschaticae*\*

Асс. *Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae*\*

Группа асс. *Subpopuleta suaveolentis oligoherbosa*

Асс. *Subpopuletum suaveolentis oligoherbosum* (вар. *leymosum interiori*\*, вар. *fruticosum*\*, вар. *lichenosum*\*)

Асс. *Subpopuletum suaveolentis racomitriosum*\*

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Salicetion (Fruticosa)* – гемибореальные, бореальные, субальпийские и субарктические стланики и кустарники

ПОДТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Pinetium pumilae (Pumilidendrosa)* – субаркто–бореальные, субальпийские и подгольцовые стланики и кустарники

Класс формаций *Pinetosa pumilae* – субаркто–бореальные и подгольцовые стланики

Группа формаций *Pinetosum pumilae* – сибирско–дальневосточные субаркто–бореальные и подгольцовые темнохвойные стланики

Формация *Pineta pumilae*

Группа асс. *Pineta pumilae fruticosa*

Асс. *Pinetum pumilae juniperosum*\* (субасс. *typicum*\*, субасс. *stereocaulosum vesuvianii*\*, вар. *betuletosum plathyphyllae*\*, вар. *laricetosum cajanderi*\*)

Группа асс. *Pineta pumilae lichenosa*

Асс. *Pinetum pumilae stereocauletosum*

Группа асс. *Pineta pumilae*\*

Асс. *Pinetum pumilae racomitriosum*\* (вар. *typicum*\*, вар. *laricetosum cajanderi*\*)

Группа формаций *Alnetosum fruticosae* – сибирско–дальневосточные субаркто–бореальные, субальпийские и подгольцовые лиственные стланики

Формация *Alneta kamtschaticae*

Группа асс. *Alneta kamtschaticae herbosa*

Асс. *Alnetum kamtschaticae chamerosum*\* (вар. *populetosum suaveolentis*\*)

Группа асс. *Alneta kamtschaticae calamagrostidosa* – ольховники  
вейниковые

Асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii* (субасс.  
*typicum*, вар. *laricetosum cajanderi*\*, вар. *sorbetosum*\*)

Группа асс. *Alneta kamtschaticae oligoherbosa*\*

Асс. *Alnetum kamtschaticae oligoherbosum* (вар. *laricetosum cajanderi*\*,  
вар. *betuletosum ermanii*\*, вар. *populetosum suaveolentis*\*, вар.  
*salicetosum udensis*\*)

Асс. *Alnetum kamtschaticae racomitriosum*\* (вар. *typicum*\*)

ПОДТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Salicetium pulchrae* – бореальные и  
субарктические лиственные кустарники

Класс формаций *Salicetosa pulchrae* – бореальные и субарктические  
мезофитные листопадные кустарники

Группа формаций *Salicetosum pulchrae* – гигромезофитные кустарники

Формация *Saliceta bebbianae*

Асс. *Salicetum bebbianae oligoherbosum*\*

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Festucetion pratensis (Prataherbosa)* – луговой

Класс формаций *Leymetosa mollis* – приморские псаммофитные луга

Группа формаций *Leymetosum interioris*\* – псаммомезофитные луга

Формация *Leymeta interioris*

Асс. *Leymetum interioris*

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Cladonion* – аркто-бореальный лишайниковый

Класс формаций *Cladonietosa* – аркто-бореальные лишайниковые тундры и  
пустоши

Группа формаций *Cetrarietosum islandici* – аркто-бореальные и  
высокогорные лишайниковые тундры и пустоши

Формация *Stereocauleta vesuvianii*\*

Асс. *Stereocaulatum vesuvianii*\*

Асс. *Stereocaulatum vesuviani racomitriosum*\*

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ *Grimmion* – ксерофитномоховой

Класс формаций *Grimmietosa* – гриммиевый

Группа формаций *Grimmietosum* – гриммиевая

Формация *Racomitrieta lanuginosii*

Асс. *Racomitriosum lanuginosii*

Формация *Racomitrieta canescentis*

Асс. *Racomitriosum canescentis*

Геоботаническая характеристика выделенных синтаксонов приведена в  
разделе 5.1.

**4.3. Принципы и методы классификации серийных растительных  
группировок.** Разработана классификация серийных растительных  
группировок зарастающих вулканогенных отложений, представляющих  
собой крайне неоднородные сочетания синузий, фрагментов фитоценозов

(семиагрегации) и единичных особей растений (агрегации), зачастую настолько разреженных, что они совершенно не контактируют между собой и ценотически не влияют друг на друга. Такие участки растительного покрова мы решили рассматривать как территориальные единицы (ТЕ), которые широко применяются в качестве картируемых единиц на территориях с сильно расчлененной и неоднородной растительностью. Описанные на Толбачинском долу ТЕ соответствуют сериям растительных сообществ (Грибова, Исаченко, 1972). В настоящей работе в качестве синонима термина «серии» мы используем понятие «серийные растительные группировки», подчеркивая, тем самым, их неустойчивый динамический статус, с одной стороны, и обособленность этих единиц в системе динамических серийных рядов, с другой стороны. В разделе приведены принципы классификации серийных растительных группировок.

**4.4. Классификация серийных растительных группировок лесного пояса плато Толбачинский дол.** В лесном поясе Толбачинского дола нами выделен 21 тип серийных растительных группировок. Ниже приведен список ТЕ, в скобках даны наиболее часто встречающиеся виды.

Класс I. Серийные растительные группировки на лавах

**Группа 1. Серийные мохово-лишайниковые группировки на лавах**

Тип 1. Моховые группировки на лавах (*Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Pogonatum urnigerum*)

Тип 2. Лишайниково-моховые группировки на лавах (*Racomitrium lanuginosum*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *Stereocaulon vesuvianum*, *Cladonia carneola*, *C. pleurota*)

**Группа 2. Серийные группировки на лавах с участием деревьев**

Тип 3. Кедровостланиково-тополевые группировки на лавах (*Populus suaveolens*, *Pinus pumila*)

Класс II. Серийные растительные группировки на пеплово-шлаковых отложениях

**Группа 1. Серийные мохово-лишайниковые группировки на пеплово-шлаковых отложениях**

Тип 4. Лишайниковые группировки на пеплово-шлаковых отложениях (*Trapeliopsis granulosa*, *Cladonia cornuta*, *C. botrytes*, *C. carneola*)

Тип 5. Моховые группировки на пеплово-шлаковых отложениях (*Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*)

Тип 6. Мохово-лишайниковые группировки на пеплово-шлаковых отложениях (*Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*, *Cladonia chlorophaea*, *C. cornuta*, *Stereocaulon glareosum*)

**Группа 2. Серийные травяные группировки на пеплово-шлаковых отложениях**

Тип 7. Травяные группировки (*Ermania parryoides*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Chamerion angustifolium*, *Saxifraga funstonii*, *Poa malacantha*)

### **Группа 3. Серийные кустарниковые группировки**

Тип 8. Лишайниково-ивовые группировки (*Salix pulchra*, *S. bebbiana*, *Stereocaulon glareosum*, *Cladonia carneola*)

Тип 9. мохово-ивовые группировки (*Salix pulchra*, *S. caprea*, *Racomitrium lanuginosum*)

Тип 10. Травяно-кустарниковые группировки (*Populus suaveolens* f. *fruticosa*, *Salix bebbiana*, *Alnus fruticosa*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Chamerion angustifolium*)

### **Группа 4. Серийные стланиковые группировки**

Тип 11. Травяно-кедровостланиковые группировки (*Pinus pumila*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Empetrum nigrum*, *Festuca altaica*)

Тип 12. Травяно-ольховниковые группировки (*Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Poa platyantha*)

### **Группа 5. Серийные группировки с участием деревьев**

#### **Подгруппа 5.1. Серийные осиновые группировки (*Populus tremula*)**

Тип 13. Кедровостланиково-осиновые группировки (*Populus tremula*, *Pinus pumila*, *Chamerion angustifolium*)

**Подгруппа 5.2. Серийные тополевые группировки (*Populus suaveolens*)**

Тип 14. Лишайниково-тополевые группировки (*Populus suaveolens*, *Umbilicaria* spp., *Stereocaulon vesuvianum*)

Тип 15. Мохово-тополевые группировки (*Populus suaveolens*, *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Ceratodon purpureus*)

Тип 16. Травяно-тополевые группировки (*Populus suaveolens*, *Chamerion angustifolium*, *Leymus interior*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*)

Тип 17. Кустарниково-тополевые группировки (*Populus suaveolens*, *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix bebbiana*)

Тип 18. Кедровостланиково-тополевые группировки (*Populus suaveolens*, *Pinus pumila*, *Empetrum nigrum*)

Тип 19. Ольховниково-тополевые группировки (*Populus suaveolens*, *Alnus fruticosa*, *Chamerion angustifolium*)

**Подгруппа 5.3. Серийные лиственничные группировки (*Larix cajanderi*)**

Тип 20. Кустарниково-лиственничные группировки (*Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*, *Spiraea media*)

Тип 21. Ольховниково-лиственничные группировки (*Larix cajanderi*, *Alnus fruticosa*, *Leymus interior*, *Chamerion angustifolium*)

В районе сопредельного плато Ушковский дол, территорию которого мы рассматриваем как фоновую, в лесном поясе преобладают лиственничные леса (асс. *Laricetum cajanderi uliginosi vaccinosum*, *L. c. fruticoso-varioherbosum* и *L. c. pumilae pinosum*). Местами формируются участки еловых лесов (асс. *Piceetum ajanensis hylocomiosum*), которые мы рассматриваем как зональные сообщества в лесном поясе Центральной Камчатки. На верхней границе леса распространены лиственничные редколесья (асс. *Sublaricetum cajanderi pumilae pinosum*) и каменноберезняки (асс. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae*). В стланиковом поясе преобладают заросли кедрового (асс. *Pinetum pumilae hylocomioso-fruticulosum*) и ольхового (асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii*) стлаников.

Описанные на плато Толбачинский дол растительные сообщества отличаются от сообществ фоновых местообитаний значительной степенью вулканогенной трансформации, которая выражается в изменении структуры сообществ, существенных отличиях во флористическом составе, количественных соотношениях видов-доминантов, содоминантов и подчиненных видов и в нарушении соотношения различных экологических групп видов по сравнению с сообществами, не подверженными сильному влиянию вулканизма. Ценофлора описанных сообществ характеризуется наличием и/или доминированием видов, обычных для начальных стадий зарастания вулканических отложений. Большинство выделенных нами новых синтаксонов являются вулканогенно-трансформированными аналогами уже известных типов сообществ, распространенных в фоновых районах Камчатки, значительно отличаясь от них структурой фитоценозов, флористическим составом, положением в сукцессионных рядах, более молодым динамическим статусом.

Таким образом, современный вулканизм значительно нарушает естественные закономерности структуры растительного покрова и поддерживает существование пионерных и серийных растительных сообществ и группировок на обширных территориях.

## **Глава 5. Особенности формирования лесной растительности на вулканических отложениях Толбачинского дола**

**5.1. Краткая геоботаническая характеристика растительных сообществ лесного пояса вулканического плато Толбачинский дол.** В разделе приведена геоботаническая характеристика синтаксонов, выделенных в лесном поясе Толбачинского дола.

**5.2. Отражение вулканогенной динамики растительного покрова плато Толбачинский дол на геоботанических картах.** Составлены крупномасштабные (М. 1 : 50 000) геоботанические карты, отражающие растительность ключевого участка плато Толбачинский дол в 1971 г. до последнего извержения и в настоящее время (2010 г.). Площадь ключевого

участка 278 км<sup>2</sup>, он покрывает центральную и западную часть плато и охватывает высоты от 200 м до 1600 м над ур. моря.

Для оценки изменения площадей, занятых фитоценозами основных формаций и типов растительности, в результате БТТИ проведен картометрический анализ. Нами составлены круговые диаграммы на 1971 и 2010 гг. (рис. 1). Как можно видеть из диаграмм, состав растительных сообществ и группировок на картируемой территории значительно изменился.

Получены данные, характеризующие изменения в структуре растительного покрова, произошедшие под воздействием последнего извержения: уничтожение пояса стлаников и лиственничных редколесий на верхней границе леса, массовое усыхание лиственничных древостоев, значительное сокращение доли кедровых стлаников, сильное нарушение растительного покрова на обширной территории, увеличение доли пионерных группировок.

Установлены основные тенденции восстановительной динамики растительного покрова: формирование несомкнутых группировок из розеточных трав, длиннокорневищных злаков и пионерных мхов и лишайников на свежих пеплово-шлаковых отложениях; формирование несомкнутых группировок и сообществ эпилитных лишайников и мхов на современных лавовых потоках; увеличение доли тополевых редколесий и ольховых стлаников; активное заселение молодых лавовых потоков тополевыми и тополево-лиственничными редколесьями редкотравными.

**5.3. Оценка степени поражения растительного покрова в результате погребения пеплом.** Проанализированы данные, полученные на пробных площадях, заложенных на плато Толбачинский дол на высотах от 50 до 900 м над ур. моря. При описании сообществ отмечалась мощность слоя тефры последнего извержения и история фитоценозов на основании присутствия выживших компонентов прежних сообществ, наличия видов-индикаторов старых сообществ и наличия мертвых остатков прежней растительности на поверхности почвы и в почвенном разрезе.

Получены количественные данные, отражающие зависимость гибели основных ценозообразователей лесного пояса Толбачинский дол от мощности слоя выпавшей тефры во время БТТИ, позволяющие судить о степени устойчивости отдельных видов к шлако-пеплопадам. Наиболее устойчивым в этом отношении является тополь душистый, который может выдерживать погребение 85-сантиметровым слоем тефры. Также устойчивы лиственница Каяндера и ольховый стланик, выживающие при мощности тефры в 60 см. Ель аянская не устойчива к пеплопадам, но в отдельных случаях может выживать при мощности пеплово-шлакового чехла в 40 см. Наименее устойчивы кедровый стланик и береза каменная, гибель которых наблюдается при 30-35 см выпавшей тефры.



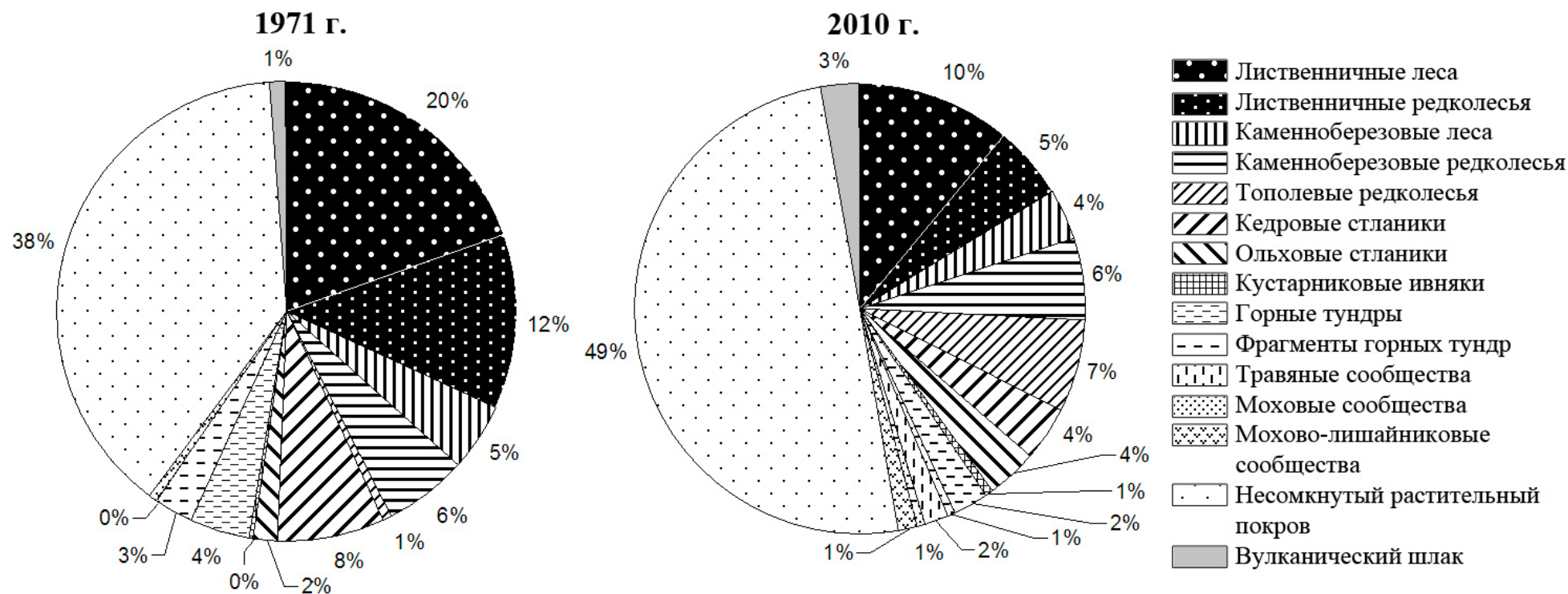


Рис. 1. Изменение доли участия по площади основных формаций и типов растительности на геоботанических картах плато Толбачинский дол в 1971 г. и 2010 г.

**5.4. Первичные сукцессии на лавовых потоках.** Рассмотрены первичные сукцессии на 7 обнаженных лавовых потоках (не перекрытых тефрой более поздних извержений) возраста от 35 до 1800 лет в пределах лесного пояса вулканического плато Толбачинский дол (31 пробная площадь, 20 км маршрутных исследований).

Проведена ординация геоботанических описаний с использованием неметрического многомерного шкалирования (NMDS) в программе R-project на основе мер сходства-различия сообществ, которые вычислялись с учетом их флористического состава и проективного покрытия видов. NMDS было выполнено в 3 измерениях, при вычислении ординационных расстояний был использован коэффициент сходства Брея-Кёртиса. В таблице приведены коэффициенты детерминации различных факторов с ординационными расстояниями сообществ. Состав и структура растительного покрова на обнаженных лавовых потоках Толбачинского дола наиболее скоррелированы с возрастом лавового потока, высотой над уровнем моря и толщиной почвенно-пирокластического чехла на поверхности лав.

Приведена характеристика пионерных, серийных и длительнопроизводных сообществ на разновозрастных лавовых потоках. Оценена степень влияния различных факторов на ход сукцессий. Установлены основные факторы, влияющие на характер и скорость протекания первичных сукцессий на лавовых субстратах. Показано, что на характер протекания первичных сукцессий на лаве влияют: тип лавы и структура лавовой поверхности; возможность привноса мелкозема (в первую очередь, пепла и шлака); расстояние до ближайших источников семян; высота над уровнем моря. Установлены последовательные стадии формирования лесных сообществ на разновозрастных лавовых потоках, дана

Таблица. Корреляция характеристик местообитаний с распределением сообществ в ординационном пространстве NMDS

Характеристики местообитаний	R <sup>2</sup>		
	1	2	3
Возраст лав	0.7180***	0.0869	0.4638***
Высота над уровнем моря	0.6252***	0.5485***	0.5047***
Мощность ППЧ	0.6072***	0.2789***	0.2374***
Мощность тефры 1975-1976 гг.	0.3326*	0.6794***	0.5167***
Уклон поверхности	0.1853	0.1995**	0.1248*
Расстояние до уцелевшей растит-ти	—	0.6829***	—

**Примечание.** Цифрами обозначены: 1 – первичные сукцессии на лавах, 2 – первичные сукцессии на тефре, 3 – вторичные сукцессии. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, рассчитываемый в R-project по формуле:  $R^2 = 1 - ss_w/ss_t$ , где  $ss_w$  – сумма квадратов стандартных отклонений между группами,  $ss_t$  – общая сумма квадратов стандартных отклонений. Звездочками отмечен уровень значимости: 0 – ‘\*\*\*’; 0.001 – ‘\*\*’; 0.01 – ‘\*’, 1 – ‘.’. ППЧ – почвенно-пирокластический чехол.

оценка продолжительности различных стадий первичных сукцессий, составлена обобщенная схема сукцессий (Рис. 2). Время формирования фоновой растительности на обнаженных лавовых потоках в лесном поясе занимает свыше 2500 лет.

**5.5. Первичные сукцессии на рыхлых пирокластических отложениях.** Рассмотрены первичные сукцессии растительности при зарастании ювенильных пирокластических отложений последнего извержения 1975-1976 гг. в лесном поясе, на высотах до 950 м над ур. моря. Для исследования процесса формирования лесной растительности на тефре использованы геоботанические описания 74 пробных площадей, заложенных по градиенту высоты над уровнем моря и мощности тефры БТТИ в экотопах с полностью уничтоженным растительным покровом. Выполнена ординация описаний с использованием NMDS в 4 измерениях, использован коэффициент сходства Брея-Кёртиса (Таблица на стр. 18). Состав и структура растительного покрова на шлаковых полях наиболее скоррелированы с расстоянием до уцелевшей растительности и высотой над уровнем моря.

Приведена характеристика пионерных, серийных и длительнопроизводных сообществ. Рассмотрены особенности первичных сукцессий в зависимости от условий экотопов и факторов среды. Установлены основные факторы, влияющие на характер и скорость протекания первичных сукцессий на рыхлых шлаково-пепловых отложениях. Наиболее важными факторами, регулирующими процессы первичных сукцессий на рыхлых пирокластических отложениях, являются: степень подвижности субстрата, расстояние до ближайших источников семян, высота над уровнем моря. Установлены последовательные стадии формирования лесных сообществ на рыхлых отложениях тефры, дана оценка продолжительности стадий первичных сукцессий, составлена обобщенная схема сукцессий (Рис. 3). Время формирования растительности, близкой к фоновой, на рыхлых пирокластических отложениях в лесном поясе плато Толбачинский дол оценивается в 300–500 лет и более.

**5.6. Особенности восстановления лесной растительности на разновозрастных лавовых потоках.** Изучен растительный покров в лесном поясе плато Толбачинский дол на разновозрастных лавовых потоках на высотах от 450 до 900 м над ур. моря. На основании данных 101 описания пробных площадей, а также карты растительности плато на 1971 г. нами были восстановлены исходные сообщества, нарушенные во время БТТИ, и прослежены темпы и направления восстановления лесной растительности. Был обследован растительный покров пяти возрастных групп и 15 лавовых потоков. Возраст наиболее молодого из рассмотренных лавового потока оценивается в 300 лет, наиболее старого – в 8000 лет.

Проведена ординация описаний с использованием NMDS в 4 измерениях, использован коэффициент сходства Брея-Кертиса (Таблица на стр. 18). Состав и структура растительного покрова на разновозрастных лавовых потоках Толбачинского дола более всего скоррелированы с



Рис. 2. Схема первичных сукцессий на лавовых потоках лесного пояса.



Рис. 3. Схема первичных сукцессий в лесном поясе на рыхлых пирокластических отложениях.

мощностью слоя тефры БТТИ, высотой над уровнем моря и возрастом подстилающих лав.

Приведена характеристика пионерных, серийных, длительнопроизводных и субклимаксовых сообществ. Рассмотрены особенности восстановительной динамики различных сообществ на разновозрастных лавовых потоках в зависимости от условий местообитания и факторов среды. Установлено, что выпадение тефры на молодые лавовые потоки (возраста менее 1500 лет) с разреженным растительным покровом инициирует усиленное возобновление древесных и кустарниковых растений. Через 35 лет после извержения на обширной территории сформировались серийные древесные группировки и редколесья из тополя, реже лиственницы, редкотравные и ольховниковые. Растительность лавовых потоков старше 1500 лет более сомкнута, что объясняется наличием мощного почвенно-пирокластического чехла (ППЧ) на потоках, сформировавшегося благодаря мощным вулканическим извержениям, произошедшим после их возникновения. До БТТИ на них произрастали лиственничные леса и редколесья кедровостланиковые, голубичные и кустарниково-разнотравные, также широко были представлены каменноберезняки ольховниковые. Растительность на лавовых потоках старше 2000 лет была близка к лесным сообществам фоновых местообитаний. Установлено, что при выпадении тефры мощностью более 50 см и гибели древесного яруса в течение 35 лет формируются серийные стланиковые (*Alnus fruticosa*) и древесные (*Populus suaveolens*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*) группировки, реже сомкнутые сообщества. При мощности тефры БТТИ более 30–40 см лиственничные редколесья часто деградируют до серийных кустарниково-лиственничных (*Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea*) группировок. При мощности свежего шлака 15–30 см нередко формируются «сообщества-химеры», для которых характерно значительное участие как лесных видов старых фитоценозов, так и видов, внедрившихся на свободный субстрат – различных кустарников, злаков и других пионерных видов трав, мохообразных и лишайников. Наиболее устойчивы к нарушениям лиственничники голубичные (асс. *Laricetum cajanderi uliginosi vaccinosum*), которые при мощности шлака БТТИ до 30–40 см на наиболее старых лавовых потоках способны восстанавливаться за 35 лет до состояния, близкого к изначальному.

Наименее устойчивы к пеплопадам каменноберезовые сообщества, которые погибают при мощности шлака более 30-35 см. В то же время они достаточно быстро восстанавливаются. При мощности шлака до 60-70 см на их месте часто формируются молодые каменноберезняки (асс. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae*) и каменноберезовые редколесья (асс. *Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae*). Тополевые редколесья наиболее устойчивы к погребению пеплом, и даже при мощности тефры до 100 см выживают отдельные экземпляры тополя. На месте тополевых редколесий ольховниковых (асс. *Subpopuletum suaveolentis alnosum*

*kamtschaticae*) обычно формируются тополевые редколесья редкотравные (асс. *S. s. oligoherbosum*) и ольховниковые.

Характер протекания восстановительных сукцессий зависит от степени нарушенности исходной растительности (существовавшей до извержения); степени сукцессионной зрелости сообществ, сформировавшихся до извержения; мощности пирокластических отложений на поверхности почвы; возможности сохранения отдельных особей растений в микрорефугиумах; наличия банков семян в почве; возможности заноса зачатков растений; высоты над уровнем моря.

Построены обобщенные схемы вторичных сукцессий, оценены темпы восстановления лесной растительности после вулканогенных нарушений. Восстановление лиственных сообществ занимает до 300–500 лет, каменноберезовых – до 100–150 лет, тополевых – до 50 лет.

## **Выводы**

1. В лесном поясе вулканического плато Толбачинский дол отмечено 173 вида сосудистых растений, из них 11 видов деревьев, 22 вида кустарников (включая 2 вида стлаников), 7 видов кустарничков, 131 вид трав, в т.ч. 5 видов папоротников. А также 145 видов эпигейных и эпилитных мохообразных и 171 вид эпигейных и эпилитных лишайников.

2. Разработана эколого-фитоценотическая классификация растительности Толбачинского дола. Выявленное разнообразие растительных сообществ представлено 5 типами растительности, 14 формациями, 40 ассоциациями, 10 субассоциациями и 34 вариантами. Впервые описаны 1 класс формаций, 2 формации, 19 ассоциаций, 4 субассоциации, 33 варианта. Разработана классификация серийных растительных группировок на вулканогенных отложениях Толбачинского дола. Разнообразие растительных группировок представлено 21 типом.

3. Охарактеризованы растительные сообщества и группировки лесного пояса плато Толбачинский дол. Большинство выделенных новых синтаксонов эколого-фитоценотической классификации являются вулканогенными аналогами уже известных типов сообществ, распространенных в фоновых районах Камчатки. Серийные растительные группировки отличаются разреженным характером растительного покрова, неоднородностью горизонтального сложения и неустойчивым динамическим статусом.

4. Составлены 2 разновременные геоботанические карты. Выявлены изменения в растительном покрове, произошедшие в результате Большого трещинного Толбачинского извержения: уничтожение пояса стлаников и лиственных редколесий на верхней границе леса; массовое усыхание лиственных древостоев; значительное сокращение доли кедровых стлаников; сильное нарушение растительного покрова на обширной территории; увеличение доли пионерных группировок.

При анализе геоботанических карт модельного участка установлены основные тенденции восстановительной динамики растительного покрова: формирование несомкнутых группировок из розеточных трав, длиннокорневищных злаков и пионерных мхов и лишайников на свежих пеплово-шлаковых отложениях; формирование несомкнутых группировок и сообществ эпилитных лишайников и мхов на современных лавовых потоках; увеличение доли тополевых редколесий и ольховых стлаников; активное заселение молодых лавовых потоков тополевыми и тополево-лиственничными редколесьями.

5. Установлены основные стадии и ряды первичных и вторичных сукцессий лесной растительности на вулканогенных отложениях плато Толбачинский дол. Показано, что стадии первичных сукцессий на лавовых потоках и на пеплово-шлаковых отложениях существенно отличаются по скорости протекания смен и по составу растительных сообществ. Время формирования растительности, близкой к фоновой, на рыхлых пирокластических отложениях в лесном поясе оценивается в 300-500 лет и более, на обнаженных лавовых потоках этот процесс занимает свыше 2500 лет.

6. Выявлены основные факторы, определяющие особенности восстановительной динамики растительности после катастрофических вулканогенных воздействий. Характер протекания первичных сукцессий на лаве зависит от типа лавы и структуры лавовой поверхности; возможности привноса мелкозема; расстояния до ближайших источников семян; высоты над уровнем моря. Характер протекания первичных сукцессий на тефре зависит от степени подвижности тефры; расстояния до ближайших источников семян; высоты над уровнем моря. На характер протекания восстановительных сукцессий влияют: степень нарушенности исходной растительности (существовавшей до извержения); степень сукцессионной зрелости сообществ, сформировавшихся до извержения; мощность пирокластических отложений на поверхности почвы; возможность сохранения отдельных особей растений в микрорефугиумах; наличие банков семян в почве; возможность заноса зачатков растений; высота над уровнем моря.

### **Список работ, опубликованных по теме диссертации**

– в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Нешатаева В.Ю., **Кораблёв А. П.**, Вяткина М.П.. Еловые леса из *Picea ajanensis* (Pinaceae) Центральной Камчатки и их классификация // Ботан. журн. 2010. Т. 95. № 11. С. 1521-1549.
2. **Кораблёв А. П.**, Нешатаева В. Ю. Динамика лесной растительности на лавовых потоках плато Толбачинский дол (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Ботан. журн. 2011. Т. 96. №11. (В печати).

– в прочих изданиях:



3. Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Головнева Л.Б., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., **Кораблёв А.П.**, Алексеев П.И. Формирование пионерного растительного покрова на лавовых потоках Северного и Южного прорывов (Толбачинский дол, Камчатка) / Материалы VIII Междунар. Научн. Конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих Морей». Петропавловск-Камчатский, 2007. С. 78-82.
4. **Кораблёв А.П.** Возрастная структура древесного яруса на лавовых потоках Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) / Материалы докладов I Всерос. молодежн. научн. конф. «Молодежь и наука на Севере». Т. 3. Сыктывкар, 2008. С. 129 – 131.
5. Нешатаева В. Ю., Головнева Л. Б., Вяткина М. П., Гимельбрант Д. Е., Чернядьева И. В., **Кораблёв А. П.**, Алексеев П. И., Степанчикова И. С. Формирование лесной растительности на вулканогенных отложениях Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VIII Междунар. научн. конф. – Петропавловск-Камчатский: изд-во «Камчатпресс», 2008. С. 167 – 227.
6. Нешатаева В.Ю., Головнева Л.Б., Вяткина М.П., Гимельбрант Д.Е., Дулин М.В., Степанчикова И.С., **Кораблёв А.П.** Растительный покров лавовых потоков в горно-тундровом поясе Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) / Материалы IX Междунар. научн. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 2008 г. С. 89-94.
7. Нешатаева В.Ю., Головнева Л.Б., Вяткина М.П., Гимельбрант Д.Е., **Кораблёв А.П.**, Чернядьева И.В., Степанчикова И.С., Кузьмина Е.Ю. Формирование горно-тундровой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. IX Междунар. научн. конф. Петропавловск-Камчатский, 2009. С. 172-217.
8. **Кораблёв А.П.**, Нешатаева В.Ю.. Роль мощных вулканических пеплопадов в формировании растительности на лавах (п-ов Камчатка) // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата. Тезисы Междунар. научн. конф. Апатиты, 2009. С. 68-69.
9. **Korablev A.** Spruce Forests of River Valleys of Central Kamchatka (Russian Far East) // 19th International Workshop of European Vegetation Survey “Flora, Vegetation, Environment and Land-Use at Large Scale”. Pecs, Hungary. 27 April – 2 May 2010. Pecs, 2010. P. 104.
10. Neshataeva V. Yu., **Korablev A. P.** The spruce (*Picea ajanensis*) forest types of the Kamchatka peninsula (Russian Far East) // Ecology and diversity of forest ecosystems in the Asiatic part of Russia 2010. Boock of abstracts from International conference, 25.3-27.3.2010. Kostelec nad Cernymi lesy. Czech Republic, 2010. P. 24.
11. Neshataeva V. Yu., **Korablev A. P.** The spruce (*Picea ajanensis*) forest types of the Kamchatka peninsula (Russian Far East) // Ecology and diversity of forest

ecosystems in the Asiatic part of Russia 2010. Proceedings from International conference, 25.3-27.3.2010. Czech Republic: Kostelec nad Cernymi lesy, 2010. P. 93–106.

12. **Кораблёв А.П.**, Нешатаева В.Ю. Классификация растительных сообществ вулканогенных местообитаний (Толбачинский дол, Камчатка) // Материалы Всерос. конф. «Развитие геоботаники: история и современность», СПб, 31 января – 2 февраля 2011 г. С. 53.

13. Нешатаева В.Ю., **Кораблёв А.П.** Отражение вулканогенной динамики растительного покрова плато Толбачинский дол (Камчатка) на геоботанических картах // Материалы Всерос. конф. «Развитие геоботаники: история и современность», СПб, 31 января–2 февраля 2011 г. С. 85.