

Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА

**РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ
ВУЛКАНИЧЕСКИХ ПЛАТО
ЦЕНТРАЛЬНОЙ КАМЧАТКИ**

(Ключевская группа вулканов)

Под редакцией В.Ю. Нешатаевой

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2014

УДК 581.9(292.518)
ББК 28.59(255.4)
Р 24

Р 24 **Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки** (Ключевская группа вулканов) / Под ред. В.Ю. Нешатаевой. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — 461 с., ил. + 32 с. цв. вкл.

На основании материалов многолетних полевых исследований получены новые данные о растительности Ключевской группы вулканов (Центральная Камчатка). Впервые на обширном фактическом материале детально изучена растительность вулканических плато Толбачинский дол и Ушковский дол. Выявлено фитоценоотическое разнообразие растительного покрова, проведен анализ флористического состава и структуры растительных сообществ, изучены особенности их экологической приуроченности и вулканогенной динамики. Разработана эколого-фитоценоотическая классификация вулканогенной растительности и классификация несомкнутых растительных группировок. Проанализированы закономерности зональной дифференциации и высотной поясности растительного покрова и их вулканогенной трансформации. Представлены результаты крупномасштабного картографирования растительности вулканических плато и картометрического анализа геоботанических карт. Материалы монографии представляют новую информацию для познания закономерностей динамики растительного покрова Камчатки под влиянием современного и голоценового вулканизма, а также для реконструкции четвертичной истории растительного покрова Северо-Восточной Азии.

Книга представляет большой интерес для ботаников, геоботаников, географов, вулканологов, почвоведов, экологов, специалистов по охране природы, научных сотрудников, аспирантов и студентов.

Библ. 313 назв., табл. 35.

Ответственный редактор
д.б.н. *В.Ю. Нешатаева*

Авторы:

*М.П. Вяткина, Д.Е. Гимельбрант, Л.Б. Головнева, М.В. Дулин, А.П. Кораблев,
Е.С. Кузнецова, Е.Ю. Кузьмина, В.Ю. Нешатаев, В.Ю. Нешатаева, И.С. Степанчикова,
И.В. Чернядьева, В.В. Якубов*

Рецензенты:

д.б.н. *А.М. Крышень*
к.б.н. *С.С. Холод*

*Издание осуществлено при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект 12-04-07008-д)*



Введение

Вулканизм — одна из наиболее мощных природных стихий, оказывающая значительное влияние на флору и растительность районов, прилегающих к действующим вулканам. Вулканические области широко распространены на Земном шаре. Из 540 действующих вулканов мира 328 приурочены к Тихоокеанскому вулканическому огненному кольцу, к которому также относится и полуостров Камчатка (Новейший..., 2005). Камчатка и Курильские острова — уникальный регион России, в котором наблюдается активный современный вулканизм, поэтому изучение растительного покрова полуострова Камчатка представляет значительный теоретический и практический интерес.

Ключевская группа вулканов, расположенная в Центральной Камчатке — наиболее активный район современного вулканизма на территории Курило-Камчатской вулканической области. Здесь находится крупнейший действующий вулкан Евразии — Ключевская сопка (4850 м над ур. моря). В связи с этим, растительность Центральной Камчатки постоянно испытывает существенное влияние современного вулканизма. Специфика растительного покрова этого района обусловлена постоянным отложением вулканических пеплов, влияющих на процессы почвообразования и динамику растительности. Из различных проявлений вулканизма наиболее сильные нарушения растительного покрова вызывает эруптивная деятельность, сопровождающаяся образованием лавовых потоков и выбросом больших объемов рыхлого пирокластического материала. При этом вулканические извержения уничтожают либо значительно нарушают растительный покров на обширных территориях.

Первые сведения о воздействии вулканизма на растительный покров Камчатки приводят участники Второй Камчатской экспедиции Витуса Беринга (1733–1743 гг) С.П. Крашенинников (1755) и Г.В. Стеллер (Steller, 1774). Они наблюдали возгорание лесов на склонах «горелых сопок» при их извержениях. Первым ботаником, отметившим влияние вулканических факторов на особенности флоры и растительности Камчатки, был В.Л. Комаров (1912, 1940). Губительное воздействие вулканических пеплопадов на растительность Южной Камчатки впервые охарактеризовал шведский ботаник Эрик Хультен (Hultén, 1924, 1974), описавший гибель растительности в окрестностях вулкана Ксудач после катастрофического извержения 1907 г.

Отмечено, что в результате вулканических пеплопадов зачастую происходит полное уничтожение растительности в окрестностях действующих вулканов

(Брайцева и др., 1978, 1979, 1983). Гибель растений происходит вследствие их погребения мощным слоем вулканического пепла, либо в результате механического повреждения надземных частей деревьев (Hultén, 1924; Горшков, Дубик, 1969; Сидельников, Шафрановский, 1981, 1985).

В.А. Шамшин (1963, 1965) указывал на гибель нижних ярусов лесных сообществ в результате погребения их вулканическим пеплом, что отражается на процессах естественного возобновления. По данным В.Г. Туркова (1963) и С.В. Зонна и др. (1963) пепел, выпадающий в умеренных количествах, создает благоприятные условия для возобновления лиственницы. Вулканические пеплопады способствуют возобновлению каменной березы (Чижиков, 1951; Елагин, 1963а; Турков, Шамшин, 1963; и др.) и ели аянской (Елагин, 1963а). В других случаях, пеплопады могут приводить к гибели мохового яруса, что отрицательно сказывается на возобновлении ели аянской (Турков, 1963; Шамшин, 1965, 1967). Исследования Ю.И. Манько и В.П. Ворошилова (1978) показали, что при приближении к действующим вулканам происходит уменьшение проективного покрытия мохового яруса.

В.А. Шамшин (1965) и Н.В. Ловелиус (1970) приводят данные об уменьшении годичного прироста лиственницы под влиянием пеплопадов. Выпадение пеплов приводит к загрязнению ассимиляционного аппарата и ухудшает жизнедеятельность растений (Манько, Сидельников, 1989). По мнению Ю.И. Манько (1974), вулканические пеплопады усиливают процессы сингенеза и способствуют повышению доли участия пионерных видов в сообществах.

Начиная с 1970-х годов, исследования воздействия вулканизма на растительный покров Камчатки и Курильских о-вов проводили сотрудники Биолого-почвенного института ДВО РАН под руководством Ю.И. Манько (С.Ю. Гришин, А.П. Левус, А.Н. Сидельников, В. А. Шафрановский и др.). Вопросами влияния вулканических извержений на растительность также занимались сотрудники института Вулканологии и сейсмологии ДВО РАН В.Г. Дирксен, О.В. Дирксен, В.Е. Быкасов и другие. В течение многих лет исследования динамики растительности Ключевской группы вулканов проводит С. Ю. Гришин с соавторами (Гришин, 1992, 1996, 2010; Гришин, Шляхов, 2009, и др.).

В 2004–2010 гг. Камчатским геоботаническим отрядом Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН проведены детальные исследования флоры и растительности вулканических плато Ушковский дол и Толбачинский дол, расположенных в Ключевской группе вулканов. Авторы стремились выявить основные закономерности растительного покрова, характерные для вулканических районов Центральной Камчатки, и на их примере показать влияние вулканизма на структуру и динамику растительности полуострова. В настоящей монографии обобщены результаты многолетних исследований растительного покрова плато Толбачинский дол и Ушковский дол, а также данные по изучению вулканогенной динамики растительности на лавовых потоках и шлаковых полях плато Толбачинский дол.

Авторы выражают сердечную благодарность всем участникам геоботанических экспедиций Ботанического института РАН, а также другим специалистам, принимавшим участие в полевых исследованиях разных лет: П.И. Алексееву, В.А. Бакалину, А.В. Быкасову, проф. Дж. Ван Клею, А.В. Мартыновой-Ван Клей, Я.Д. Муравьеву, П.Г. Ефимову, проф. Я. Лиире, М.Ю. Марковцу, А.Г. Наляну, Л. Л. Несову, А. А. Овсянникову, А. А. Оскольскому, проф. Я.Л. Паалю, Ю.В. Савенковой, В.Н. Тюрину, С.В. Щепетову. Авторы также глубоко признательны администрации Природного парка «Ключевской» и дирекции Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, а также заведующей Лаб. экологии растений КФ ТИГ ДВО РАН к.б.н. В.П. Ветровой и всем сотрудникам лаборатории за большую помощь в организации полевых исследований. Особую благодарность мы приносим к.б.н. С.С. Холоду за помощь и консультации в подготовке геоботанических карт, д.б.н. В.В. Горшкову, проф. Я.Л. Паалю и д-ру М. Салемаа за ценные консультации по статистической обработке данных и конструктивное обсуждение работы.

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований, проекты №№ 03-04-49593-а, 05-04-48035-а, 08-04-01294-а, 08-04-00569-а, 11-04-00027-а, 05-04-63106-к, 06-04-63090-к, 07-04-10056-к, 08-04-10115-к, 09-04-10037-к, 10-04-10080-к.

Глава 1. Природные условия района исследований

В.Ю. Нешатаева, А.П. Корablёв, В.Ю. Нешатаев

Полуостров Камчатка расположен на крайнем востоке Евразии между $50^{\circ}52'$ и $60^{\circ}52'$ с.ш. и $155^{\circ}34'$ и $164^{\circ}00'$ в.д. Площадь полуострова составляет 350 тыс. км², общая протяженность с севера на юг 1200 км, наибольшая ширина 480 км. Ключевская группа вулканов находится в северной части Центральной Камчатской депрессии между $55^{\circ}28'$ и $56^{\circ}20'$ с.ш. и $159^{\circ}55'$ и $160^{\circ}56'$ в.д., ее площадь около 6,5 тыс. км², что составляет менее двух процентов от площади полуострова. При этом она является самой активной группой во всей Курило-Камчатской вулканической дуге, здесь сосредоточено 12 крупных вулканов, 4 из которых — действующие.

1.1. Рельеф и геология

Рельеф Камчатки очень разнообразен (рис. 1), он сформировался относительно недавно, в конце кайнозойской эры. На полуострове представлены тектонический, структурно-вулканический, аккумулятивный и другие типы рельефа. Геоморфологические зоны вытянуты в меридиональном направлении. Тектоническую структуру полуострова, расположение вулканов, рисунок гидрологической сети, характер береговой линии, общую форму полуострова определяют крупные разломы, вытянутые в северо-восточном и северо-западном направлении. Кроме них в Восточно-Камчатских горах существует ряд коротких разломов широтного направления, связанных с положением Алеутской тектонической дуги. Четко выражены в рельефе сбросы, ограничивающие восточный склон Срединного хребта и западный склон Восточного хребта. Кроме того, в вулканических районах отмечены многочисленные современные трещины. Тектонические движения активно продолжаются, обуславливая высокую сейсмичность полуострова и современный вулканизм (Любимова, 1961; Пармузин, 1967; Мелекесцев и др., 1970; Мелекесцев, 1974а, б). Тектоническое строение полуострова определяет расположение гидрологической сети: речные долины Центральной и Восточной Камчатки ориентированы так же, как и основные тектонические линии. Ряд крупных озер (Курильское, Кроноцкое) расположены в кальдерах. Поперечные долины рек также имеют тектоническое происхождение (рр. Быстрая, Банная, Кроноцкая, Озерная и др.).

Ключевская группа вулканов (рис. 2) находится на севере Центральной Камчатской депрессии, в нижнем течении р. Камчатки. В ней берут начало рр. Сухая Хапица, Правый Толбачик, Левый Толбачик и Студёная. Ключевская группа входит в состав северной группы вулканов Камчатки и является крупнейшим



Рис. 1. Карта-схема рельефа п-ова Камчатка и Ключевская группа вулканов.

на полуострове скоплением вулканических сооружений, ее площадь составляет 6500 км². В составе группы насчитывается 12 крупных вулканов и свыше 400 небольших вулканических построек — лавовых и шлаковых конусов, экструзивных куполов и воронок взрыва (Мелекесцев и др., 1991; Камчатка..., 1994). Здесь находится самый высокий и наиболее активный вулкан Евразии — Ключевская сопка, ее высота составляет 4835 м, суммарный объем изверженных пород около 250–300 км³. В Ключевской группе расположены четыре действующих вулкана: Ключевской, Плоский Толбачик (3085 м), Безымянный (2950 м) и Ушковский или Дальняя Плоская Сопка (4108 м). Вулкан Ушковский вместе с расположенным рядом с ним вулканом Крестовским или Ближней Плоской Сопкой (3943 м), является наиболее крупным на Камчатке вулканическим сооружением объемом около 1200 км³ (Малышев, 2000). Другие вулканы, входящие в Ключевскую группу: Камень (4575 м), Острый Толбачик (3682 м), Овальная Зими́на (3081 м),

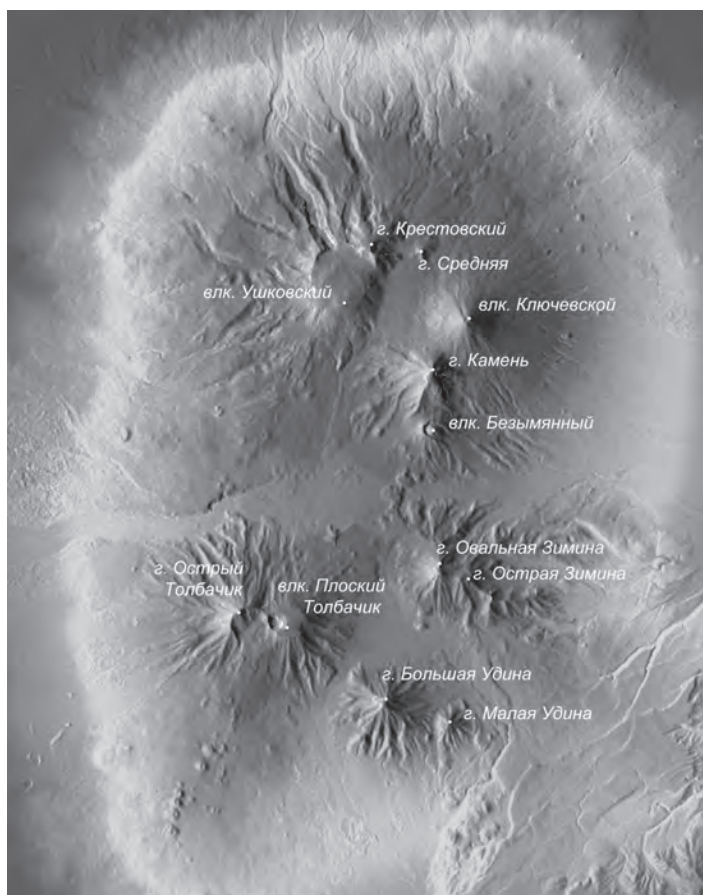


Рис. 2. Карта-схема рельефа Ключевской группы вулканов.

Острая Зими́на (2744 м), Большая Удина (2943 м), Малая Удина (1945 м), Средняя (2990 м).

Ключевская группа вулканов образована молодыми вулканами (не старше 40–50 тыс. лет) и вулканогенно-осадочными породами четвертичного возраста. Более древние породы встречаются лишь по периферии зоны. Скопление молодых вулканов и преобладание четвертичных отложений объясняется структурным положением Ключевской группы вулканов на стыке двух островных вулканических дуг — Курило-Камчатской и Алеутской. Это район активных тектонических опусканий. На разных участках скорость подвижек различается, это обусловлено разбиением фундамента на отдельные блоки разного размера и возраста, перемещаемые относительно независимо друг от друга глубинной миграцией больших масс магматического вещества. Наибольшая скорость опускания наблюдается под секторами, где расположены самые активные районы современного вулканиз-

ма — вулкан Ключевской и плато Толбачинский дол. Это связано с давлением на фундаментные блоки огромных масс продуктов извержений, вынесенных в течение четвертичного и голоценового времени на поверхность. В то же время под центром Ключевской группы вулканов наблюдается поднятие фундамента. Перечисленные выше факторы — главные причины современной сейсмической и вулканической активности зоны (Мелекесцев и др., 1991; Камчатка..., 1994).

В составе вулканических пород Ключевской группы вулканов преобладают базальты, андезито-базальты, андезиты, реже андезито-дациты и дациты. Здесь представлены базальты различного состава, от высокоглиноземистых до магнезиальных, а андезиты и андезито-дациты — от амфиболовых до двупироксеновых. Среди продуктов извержений выделяются 2 основные формации: базальт-андезито-базальтовая и базальт-андезито-дацитовая (Мелекесцев и др., 1991). Они связаны с различными структурными зонами и характерны для отдельных вулканов. Так, базальт-андезито-базальтовая серия характерна для вулканов Ушковский, Крестовский, Камень, Ключевской, Острый Толбачик, Плоский Толбачик, а также для региональной зоны шлаковых конусов. Она связана с дугообразными глубинными разломами, имеющими общее северо-восточное направление, с магматическим очагом в верхней мантии на глубине около 60–80 км. Базальт-андезито-дацитовая (андезитовая) серия соответствует разломам меридионального направления, поступление магматического вещества андезитового состава происходит с меньших глубин. Например, магматический очаг вулкана Безымянный расположен на глубине 10–12 км. Андезитовая серия представлена в вулканических породах вулканов Большая Удина, Зимина и Безымянный.

На стыке вулканов Ключевской, Камень и Ушковский образовалось выровненное плато с относительными высотами над уровнем моря около 2500 м, сформированное скоплениями фирна и льда, поставляемыми ледниками со склонов вулканов. По склонам плато спускаются крупные ледники: Богдановича — на юг и Эрмана — на север. Вулканы Ушковский и Крестовский выступают центрами современного горного оледенения. В вершинной кальдере вулкана Ушковского, размеры которой 4,5×5,5 км, наблюдается скопление огромных масс фирна и льда, питающих значительное количество ледников: Бильченок, Ушковский, Козыревский, Эульченок и др. Ледник Бильченок является самым длинным на Камчатке, его протяженность 17,6 км. Другой крупный ледник, Эульченок, спускается с вулкана Крестовский на север, его длина составляет 10,3 км (Семенов, 1988). Общая площадь современного оледенения на вулкане Ушковский составляет 43 км² (Овсянников и др., 1985).

В верхнем плейстоцене Ключевская группа вулканов вместе с вулканическим массивом Шивелуч являлась одним из самых крупных центров оледенения (Мелекесцев и др., 1970). Площадь ледниковых покровов в то время достигала 5000 км², общий объем ледников составлял около 580 км³. Впоследствии, после таяния ледников, у подножий вулканов сформировались обширные площади флювиогляциальных отложений, образовавших поля холмисто-котловинного ре-

льефа и пояса флювиогляциальных равнин. Общая площадь ледниковых отложений в Ключевской группе вулканов в настоящее время составляет около 1100–1150 км² (Мелекесцев и др., 1974б).

В районах действующих вулканов Ключевской группы широко развита эрозионно-аккумулятивная деятельность сухих рек — временных водотоков, характеризующихся отсутствием выраженного русла и отложением больших объемов рыхлого вулканического материала. Сухие реки формируют обширные равнины у подножий вулканов — конусы выноса или наземные дельты, они активно участвуют в рельефообразовании.

1.2. Новейший и современный вулканизм

Полуостров Камчатка занимает северную треть Курило-Камчатской вулканической островной дуги, протянувшейся с юго-запада на северо-восток на расстояние 2000 км. В островной дуге сосредоточено около 12% от всех действующих наземных вулканов мира, 68 крупных вулканических сооружений (Гущенко, 1979). В цепи действующих вулканов Камчатки насчитывается 29 вулканов, ее протяженность составляет 700 км. Здесь находятся самые крупные и мощные вулканы Курило-Камчатской вулканической области; продуктивность вулканов Камчатки выше, чем вулканов Курильских островов и Японии (Действующие..., 1991).

Вулканическая активность на территории современной Камчатки происходила еще в меловое время, ее усиление наблюдалось начиная с верхнего плейстоцена в течение последних 2–2,5 млн лет. В четвертичный период на Камчатке образовалось 2 вулканических пояса — Срединный и Восточный. В настоящее время в Срединном вулканическом поясе отмечен лишь 1 действующий вулкан — Ичинская Сопка. Наибольшую активность в голоценовое время проявляет Восточный вулканический пояс — в особенности Северная группа вулканов. Она расположена на стыке 2-х островных вулканических гряд — Курило-Камчатской и Алеутской. Сюда входят самые активные вулканы этого региона — Ключевской и Шивелуч.

Ключевская группа вулканов имеет сравнительно недавнюю геологическую историю, это область активного новейшего и современного вулканизма. Современные вулканы поставлены на пьедестал, образованный извержениями вулканов нескольких предыдущих поколений. Это были щитовые вулканы, образовавшиеся около 500 тыс. лет назад. Возраст вскрытых вулканических пород по периферии зоны соответствует началу среднего плейстоцена — около 700 тыс. лет назад (Мелекесцев и др., 1991). Затем появились современные конусовидные стратовулканы — Камень, Острый Толбачик, Ушковский, Крестовский и др. Последние из них сформировались в самом конце плейстоцена — начале голоцена — это современные действующие вулканы Безымянный, Плоский Толбачик, Ключевской и некоторые потухшие вулканы. Около половины объема пород и все

современные вулканы Ключевской группы сформировались в течение последних 40–50 тыс. лет. В это время вулканическая продуктивность всей группы составляла 100×106 т/год. Самый молодой и активный вулкан группы — Ключевская сопка, его возраст всего около 7 тыс. лет, средняя продуктивность 60×106 т/год (Мелекесцев, 1980; Хренов и др., 1991).

Действующие вулканы Ключевской группы различаются по составу извергаемых пород и типу деятельности. Так, Ключевской вулкан характеризуется деятельностью вулканского и стромболианского типов вершинного кратера с побочными извержениями по радиальным трещинам на его склонах. Состав продуктов извержений соответствует магнезиальным и глиноземистым базальтам. Для вулкана Плоский Толбачик, извергающего трахибазальты, типичны извержения гавайского типа, характерные для щитовых вулканов Исландии и Гавайских островов. Вулкан Безымянный отличается преимущественно эксплозивной деятельностью с выбросами пирокластики андезитового состава. Стратовулканы Камень и Острый Толбачик были частично разрушены в результате мощных обвалов (Мелекесцев и др., 1991).

Большинство вулканов Ключевской группы — центрального типа, с центральным проводящим каналом. Поступление магматического вещества идет по вертикальному желобу диаметром до 1 км и более. Побочные извержения в них происходят по радиальным трещинным разломам, возникающим на их склонах, что особенно хорошо прослеживается на Ключевской сопке.

Кроме вулканов центрального типа на территории Ключевской группы широко представлены также лавовые плато и лавовые равнины, в образовании которых значительное участие принимали трещинные излияния. Наиболее интересны из них плато Ушковский дол и Толбачинский дол. Эти два вулканических плато находятся на небольшом расстоянии друг от друга, обращены на юг, расположены на одинаковых высотах над уровнем моря, но при этом имеют разную историю извержений. Поэтому они являются прекрасными модельными территориями для сравнительного анализа растительного покрова и изучения вулканогенной динамики растительности.

Вулкан Ушковский (сопка Дальняя Плоская) и плато Ушковский дол занимают северо-западный и западный сектора Ключевской группы вулканов. Плато Ушковский дол образовано шлаковыми конусами и их многочисленными лавовыми потоками, переслаивающимися с пачками тефры. В составе покровов этой зоны преобладают андезито-базальты и андезиты. Плато примыкает с юга к вулкану Ушковский и ориентировано на юго-запад. Площадь плато составляет около 130 км^2 , перепад высот — от 600 до 1800 м над ур. моря. Цепочки шлаковых конусов тянутся вдоль линии глубинного разлома общего северо-восточного направления в пределах линейной зоны шириной около 6–7 км. Общая длина зоны шлаковых конусов вулкана Ушковский составляет 35 км. Захватывая плато Ушковский дол, она пересекает кальдеру вулкана Ушковский и далее продолжается в северо-восточном направлении (Флеров, Овсянников, 1991). Давность по-

следних извержений на плато Ушковский дол достоверно не установлена, однако известно, что самые молодые из конусов сформировались в самом начале голоцена. Таким образом, растительный покров плато не подвергался каким-либо существенным вулканогенным нарушениям в течение около 10 тыс. лет, и территорию Ушковского дола можно считать фоновой в пределах Ключевской группы вулканов.

Конечно, полное отсутствие вулканогенных нарушений растительности в условиях активного современного вулканизма Ключевской группы невозможно. Территория Ушковского дола, так же как и Толбачинского дола, подвергается воздействию аэральных пеплопадов от окружающих вулканов — Ключевского, Безымянного и Шивелуча. Однако эти пеплопады не приводят к существенным нарушениям растительности вследствие их малой мощности. Маркирующие пепловые слои вулкана Шивелуч широко используются вулканологами для тефрохронологического датирования возраста вулканических отложений. В частности, они были использованы вулканологами О.А. Брайцевой и др. (1984а) для возрастного расчленения продуктов извержений конусов Толбачинской региональной зоны.

Одним из наиболее изученных и вулканически активных районов в Ключевской группе вулканов является Толбачинская региональная зона шлаковых конусов. Это обширная область четвертичного базальтового ареального вулканизма, которая по мощности вулканических процессов во всей Курило-Камчатской дуге уступает только Ключевскому вулкану (Федотов и др., 1991). Зона образована многочисленными шлаковыми и лавовыми конусами и их отложениями, протянувшимися на 70 км в направлении с юга на северо-восток вдоль глубинного тектонического разлома, площадь зоны составляет 875 км². Толбачинские вулканы (Острый Толбачик и Плоский Толбачик) расположены в юго-западном секторе Ключевской группы вулканов. Большинство шлаковых и лавовых сооружений находятся к югу от Толбачинских вулканов, они образуют обширное плато Толбачинский дол с цепочками шлаковых конусов в его осевой части. Активная вулканическая деятельность в этой зоне протекала в течение всего голоцена и продолжается в настоящее время. С периодичностью в несколько столетий, а иногда и чаще, здесь происходят трещинные извержения с объемом продуктов более 1 км³. Продуктивность зоны в голоценовое время составляет в среднем 18×10⁶ т/год (Брайцева и др., 1984а). Средняя мощность голоценовых покровов Толбачинского дола составляет около 200–300 м, максимальная — около 500–600 м (Мелекесцев и др., 1970).

По составу вулканитов Толбачинского дола выделяются 2 главных типа пород: известково-щелочные магнезиальные базальты умеренной щелочности (тип I) и субщелочные глиноземистые базальты (тип III), которые объединяются промежуточными разностями — магнезиальными базальтами (тип II) и глиноземистыми базальтами (тип IV). В общем объеме вулканитов преобладают субщелочные глиноземистые базальты.

О.А. Брайцевой и др. (1984а) в разрезе голоценовых образований Толбачинского дола выделено 6 возрастных групп вулканитов (цв. вкл., рис. 3): I группа — 7500–10 000 лет (раннеголоценовые лавовые потоки); II группа — 2000–7500 лет (среднеголоценовые), III группа — 1500–2000 лет (старые), IV группа — 1000–1500 лет (средневозрастные), V группа — менее 1000 лет (молодые), VI группа — лавовые потоки современных извержений (извержения 1941 г. и Большого трещинного Толбачинского извержения 1975–1976 гг.). Возрастное расчленение вулканитов было осуществлено на основании радиоуглеродного датирования и методом тефрохронологии, основанном на определении возраста пепловых слоев вулкана Шивелуч. Выявлена последовательность 6 крупных извержений Шивелуча, происходивших 900–1000, 1400–1500, 2000, 2500–2600, 7500 и около 8000 лет назад (Брайцева и др., 1984б).

Выделенные возрастные группы вулканитов соответствуют 2 крупным этапам вулканизма в геологической истории Толбачинской зоны. Во время первого этапа (10 000–2 000 лет назад) вулканическая активность проявлялась по всей площади зоны. Этот период характеризуется многочисленными извержениями, главным образом эффузивного характера с образованием невысоких (5–100 м высотой) шлаковых и лавовых конусов и куполов. Тогда же произошло формирование вершинной кальдеры вулкана Плоский Толбачик. Коэффициент эксплозивности¹ продуктов извержений этого этапа около 3 вес.%, масса вулканитов 125×10^9 т при интенсивности выноса 17×10^6 т/год. В этот период изливались главным образом субщелочные глиноземистые базальты (Брайцева и др., 1984а).

Второй этап (от 2 000 лет назад до настоящего времени) характеризуется извержениями в пределах узкой осевой полосы зоны по глубинному разлому. В этот период кроме субщелочных глиноземистых базальтов на дневную поверхность стали поступать магнезиальные базальты умеренной щелочности с высокой степенью эксплозивности, что способствовало изменению типа вулканизма. Это этап в основном эффузивно-эксплозивных извержений, сопровождающихся излиянием лавы и взрывами с выносом больших объемов пирокластического материала (пепел, шлак, лапилли и др.). Впервые начали формироваться крупные шлаковые конусы высотой 250–300 м и мощные отложения рыхлых вулканических материалов, сгладивших неровности рельефа. Коэффициент эксплозивности второго этапа повышается до 20–30%, масса вулканитов 47×10^9 т при интенсивности выноса до 25×10^6 т/год.

В 1975–1976 гг. на территории Толбачинского дола произошло самое крупное за последнее столетие на Камчатке извержение базальтов объемом $2,2 \text{ км}^3$ — Большое трещинное Толбачинское извержение (БТТИ). Это крупнейшее базальтовое извержение в Курило-Камчатском вулканическом поясе и одно из 6 наиболее мощных трещинных извержений на Земле в историческое время (Федо-

¹ Коэффициент эксплозивности (весовой) (%) рассчитывается как доля веса рыхлых продуктов извержения (пирокластики) к общему весу всех продуктов извержения.

тов и др., 1991). Извержение длилось полтора года с 6 июля 1975 г. по 10 декабря 1976 г. Оно проявилось двумя центрами: Северным и Южным прорывами, возникшими соответственно в 18 км (на высоте 880 м над ур. моря) и в 28 км (385 м над ур. моря) юго-западнее кратера вулкана Плоский Толбачик. В результате деятельности Северного прорыва образовались 3 шлаковых конуса высотой до 300 м и лавовое поле площадью 8,86 км² с объемом лавы 0,223 км³. Южный прорыв отличался резко выраженным эффузивным характером извержения. В результате образовался шлаковый конус высотой 165 м и излилось лавовое поле площадью 35,9 км² с объемом лавы 0,968 км³ (Федотов и др., 1991).

Большое трещинное Толбачинское извержение привело к серьезным гидрологическим и ландшафтным изменениям. Более старые лавовые потоки и пеплово-шлаковые поля в радиусе 6–8 км от Северного прорыва оказались перекрыты слоем пирокластики мощностью более 15 см. По нашим оценкам, во время извержения и в течение нескольких последующих лет на площади около 170 км² растительность была полностью уничтожена.

1.3. Климат

По климатическому районированию СССР (Григорьев, Будыко, 1959) Камчатка относится к дальневосточной муссонной области (Пармузин, 1967; Борисов, 1967, 1970), однако ряд авторов выделяет ее в самостоятельную область (Алисов, 1957, 1969; Ляхов, 1961, 1963; Кондратюк, 1974, и др.).

Детальное климатическое районирование Камчатской области разработано В. И. Кондратюком (1974). Он выделяет п-ов Камчатка в самостоятельную Тихоокеанскую лесную область, обосновывая это главным образом спецификой циркуляционных процессов. По характеру воздействия климатообразующих процессов на Камчатке им выделено 5 климатических подобластей, хорошо различающихся по условиям атмосферной циркуляции и радиационному режиму: 1) Западная подобласть, 2) Подобласть Срединного хребта, 3) Подобласть Центрально-Камчатской межгорной депрессии, 4) Восточная горно-вулканическая подобласть и 5) Восточная приморская подобласть. Подобласти подразделены на 15 климатических районов, различающихся по климатическим условиям в прибрежных и удаленных от побережий участках территории полуострова. Северная климатическая граница п-ова Камчатка проходит по юго-западным склонам Корякского нагорья и северным склонам Срединного хребта (Кондратюк, 1974). Основными причинами различий западного и восточного побережий являются неодинаковое тепловое воздействие Берингова и Охотского морей и Тихого океана, а также особенности сезонной циркуляции атмосферы (Сверлова, 1971; Кондратюк, 1974). Характерные для муссонного типа климата резкие различия в распределении осадков, облачности, влажности по сезонам на Камчатке не выражены. Вулканическая деятельность также оказывает большое влияние на климат Камчатки (Пармузин, 1967; Соколов, 1973; Манько, Сидельников, 1989, и др.), умень-

шая количество солнечной радиации вследствие выброса в атмосферу значительного количества пирокластического материала.

Согласно климатическому районированию Камчатки (Кондратюк, 1974), территория Ключевской группы вулканов, включающая Ушковский дол и Толбачинский дол, относится к Восточной горно-вулканической подобласти и Восточному горно-вулканическому району. Район характеризуется значительными различиями климатических условий восточных и западных склонов. На восточных склонах выпадает около 1500 мм осадков в год, высота снежного покрова достигает 2 м. Для западных склонов Ключевской группы вулканов характерна низкая среднегодовая температура воздуха: на высотах около 1000 м над ур. моря она составляет $-3-4$ °С. Продолжительность вегетационного периода около 50–60 дней в зависимости от высоты над уровнем моря. Годовая сумма осадков составляет 350–450 мм на подгорных равнинах. Значительно больше годовые суммы осадков на вулканических плато, высота снежного покрова, в зависимости о степени защищенности местообитания, изменяется от 0,7–1,0 до 1,5–2,0 м. Средняя температура января здесь $-18-22$ °С, что на $5-10^{\circ}$ ниже, чем на восточных склонах. Средняя температура июля $+11-12$ °С. Летом часты дожди и грозы (Научно-прикладной справочник..., 2001).

1.4. Почвы

Своеобразие почвенного покрова Камчатки, тесно связанное с современным вулканизмом, отмечают многие авторы (Зонн и др., 1963; Соколов, Таргульян, 1964; Соколов, 1973; Захарихина, Шоба, 2003; Захарихина, Литвиненко, 2008, 2011).

Исходным материалом для почвообразования здесь являются вулканические пеплы. В результате периодического поступления пирокластического материала на поверхность происходит своеобразное «омоложение» почв вследствие перекрытия их слоем вулканических пеплов и погребения ранее существовавших генетических горизонтов. Формируется сложный слоистый полигенетический почвенный профиль, состоящий из нескольких элементарных профилей, наложенных друг на друга (Захарихина, Литвиненко, 2011). Погребенные горизонты утрачивают свои функции и приобретают свойства, соответствующие их новому положению в профиле. Мощность почвенного профиля под влиянием пеплопадов нарастает, причем самыми молодыми, наименее измененными почвенными процессами оказываются верхние горизонты (Соколов, 1973; Малинин, 1981). В этих условиях почвообразование происходит под влиянием сочетания зональных факторов почвообразования и химизма свежего вулканического материала. И.А. Соколовым (1973) выделены на Камчатке 3 зоны в зависимости от частоты и интенсивности пеплопадов (рис. 3):

1. *Зона интенсивных пеплопадов* — расположена в окрестностях действующих вулканов, характеризуется частым и обильным выпадением вулканического

материала. Влияние зональных факторов почвообразования ослаблено. Зона вытянута вдоль восточного побережья, преобладают слоисто-охристые вулканические почвы.

2. *Зона умеренных пеплопадов* — формирование почв происходит под воздействием зональных факторов, а также периодического выпадения вулканического пепла. В периоды затухания активной вулканической деятельности почвообразование возобновляется на свежих отложениях. Занимает центральные и юго-западные районы полуострова, долину р. Авача, преобладают охристые вулканические почвы.

3–4. *Зоны слабых и ослабленных пеплопадов* значительно удалены от действующих вулканов. Занимают северные и северо-западные районы Камчатки, преобладают подзолисто-охристые почвы. Почвообразование подчинено воздействию зональных факторов.

Слоисто-пепловые вулканические почвы в наибольшей степени подвержены влиянию пеплопадов. Почвенный профиль характеризуется частым чередованием

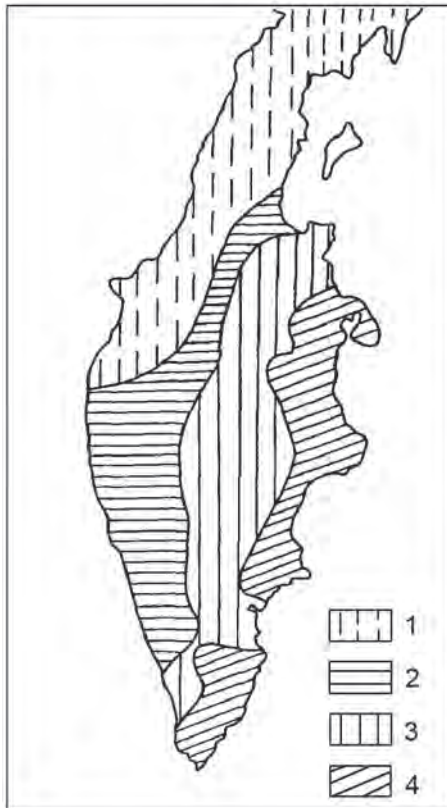


Рис. 3. Зоны интенсивности пеплопадов (по: Соколов, 1973).

1–4 — зоны пеплопадов: 1 — слабых, 2 — ослабленных, 3 — умеренных, 4 — интенсивных.

погребенных органогенных горизонтов, многочисленными прослойками пепла и шлака, слабо измененными процессами почвообразования.

Охристые (собственно) вулканические почвы имеют сложное полигенетическое строение, в их профиле выделяются 3 элементарных профиля, в которых присутствуют органогенные и иллювиально-гумусово-железистые горизонты. Охристые вулканические почвы распространены в вулканических областях; за пределами России — в холодных гумидных районах Аляски, Алеутских островов, северо-западной Канады, а также южнее — в Японии (Захарихина, Литвиненко, 2011).

Своеобразие вулканических почв в значительной мере определяется особенностями минералогического состава. Охристые почвы развиваются на андезитовом, андезито-базальтовом и базальтовом пирокластическом материале. В их составе преобладают следующие минералы: среднее и основное вулканическое стекло и полевые шпаты (Камчатка, Курильские..., 1974). В меньшем количестве присутствуют слюды, пироксены, роговая обманка, кварц, циркон.

Охристо-подзолистые почвы выделены на Западной Камчатке. Они характеризуются подзолистым типом строения профиля. Почвообразование протекает здесь в условиях слабых пеплопадов (Соколов, Таргульян, 1964).

Почвы Камчатки являются весьма специфичными для Евразии. Их специфичность обусловлена сочетанием ряда факторов почвообразования, не встречающихся в других частях материка: холодным, избыточно влажным в приморских районах климатом, разнообразием рельефа, особенностями растительности, особыми почвообразующими породами вулканического происхождения. В мировом масштабе ближайшими аналогами условий почвообразования Камчатки являются в северном полушарии — Исландия, а также северо-западное побережье Америки (Аляска) и северо-запад Канады; в южном полушарии — юго-запад Чили и Аргентины, Огненная Земля. Сложный рельеф, разнообразные климатические условия, активный современный вулканизм, характер растительности определяют высокую пестроту почвенного покрова полуострова (Соколов, 1973).

Изученность почв Камчатки до настоящего времени остается далеко неполной. Некоторые вопросы до настоящего времени являются дискуссионными: развитие подзолистых почв на вулканогенных отложениях, влияние пеплопадов на плодородие почв, диагностика и классификация вулканических почв. В настоящее время для Камчатки известно 28 типов почв.

Классификация вулканических почв Камчатки

С использованием классификации почв России, разработанной Л.Л. Шишовым, В.Д. Тонконозовым и И.И. Лебедевой в Почвенном институте им. В. В. Докучаева РАСХН (Классификация почв..., 2004), Л. В. Захарихина (2001, 2004, 2009 и др.) выделяет на Камчатке следующие типы и подтипы вулканических почв.

Ствол Синлитогенные почвы

Синлитогенные почвы — это почвы, в которых почвообразование идет одновременно с аккумуляцией свежего минерального материала, которая препятствует развитию почвенного профиля, адекватного внешним факторам, и омолаживает субстрат. В пределах синлитогенных почв выделяются почвы пойм — аллювиальные (аккумуляция аллювиального материала) и почвы, формирующиеся под влиянием привноса пирокластического вулканического материала, — вулканические.

Отдел Вулканические почвы

Тип Охристые почвы

Подтипы: вулканические охристые типичные дерновые грубогумусовые
вулканические охристые типичные крупносkeletalные
вулканические охристые типичные оторфованные
вулканические охристые типичные перегнойные

Тип Аллювиальные вулканические почвы

Подтипы: аллювиальные вулканические оторфованные
аллювиальные вулканические дерновые грубогумусовые

Вулканические почвы представлены двумя типами — охристые и аллювиальные вулканические. Особенности вулканических почв является слоистость и полигенетичность профиля, состоящего из двух и более наложенных друг на друга элементарных профилей, в каждом из которых выделяются органогенные горизонты и несколько четко диагностируемых слоев слабо трансформированных вулканических пеплов.

Тип Охристые почвы. Охристые почвы наиболее широко распространены среди вулканических почв. Их характерными морфологическими признаками являются: полигенное строение профиля, наличие охристого иллювиально-метаморфического горизонта Bmf, перекрывающего материнскую породу. Этот горизонт располагается на глубине 20–40 см, его специфика определяется пирокластической природой субстрата, выраженным явлением псевдотиксотропии (выделением влаги при разминании структурных отдельностей) и аномально высоким содержанием валового железа (8–10%) и алюминия (15–20%). Охристый горизонт Bmf — продукт извержений разной мощности и результат вторичного переотложения пеплов. Как правило, он сложен среднеголоценовыми пеплами вулканов южной группы (Авачинский, Ксудач, Курильское озеро), а также пеплом извержения вулкана Хангар. Ареал охристых почв совпадает с ареалом пеплов указанных извержений (Braitseva et al., 1997). Почвы с горизонтом Bmf — типичные вулканические охристые почвы, специфичные для Камчатки (Соколов, 1973).

Центральные районы полуострова находятся на оси пеплопадов трех крупнейших голоценовых извержений: Ксудач 6907 лет назад, Хангар 7769 л.н., Ку-

рильское озеро 8459 л.н. Эти пеплы формируют литогенную основу горизонта Bmf, в профиле они имеют исходно желтый (вулкан Хангар) и охристый (вулканы Ксудач и Курильское озеро) цвета.

На территории Толбачинского дола, особенно при приближении к осевой части зоны голоценовых шлаковых конусов, почвенный профиль характеризуется наличием большого количества слоев перекрывающихся пеплово-шлаковых отложений разных извержений и погребенных органогенных горизонтов разной степени зрелости (цв. вкл., рис. 1, 2). Кроме пирокластического материала извержений конусов Толбачинской региональной зоны, в разрезах также присутствуют маркирующие пеплы извержений Курильского озера, вулкана Хангар, вулкана Ксудач и 5 слоев пеплов Шивелуча, датированных О.А. Брайцевой и др. (1983) по данным радиоуглеродного анализа.

Анализ разложения ареалов маркирующих пеплов на Камчатке показывает, что возраст поверхностных (дневных) почв варьирует от нескольких десятков лет до 2920 лет (Захарихина, 2001, 2004). По характеру поверхностных гумусовых горизонтов почвы дневных поверхностей Камчатки с возрастом от 100 до 2920 лет не обнаруживают заметных различий. Характерное время формирования зрелого гумусового горизонта в почвах Камчатки оценивается в 100–150 лет.

Для профиля охристых почв характерно присутствие трех или более погребенных элементарных почвенных профилей, включающих гумусированный горизонт А, иллювиальный горизонт В и несколько пепловых прослоек, разделяющих погребенные профили почвы. Эти почвы характеризуются высоким содержанием органического вещества. Они различаются характером дневного гумусового горизонта, мощность которого варьирует в пределах 5–7 см, он хорошо отслаивается от нижележащего профиля, является грубогумусовым. В зависимости от типа растительности, под которым он сформировался, этот горизонт в большей или меньшей степени минерализован, оторфован или перегноен. Охристые почвы развиваются на положительных, хорошо дренируемых участках рельефа: высоких коренных берегах, бровках высоких террас, верхних участках горных склонов. Они развиты под каменноберезняками, белоберезняками, ольховыми стланиками, а также под разнотравными лугами.

В пределах типа охристых вулканических почв выделено 4 подтипа, отличающихся свойствами современных органогенных горизонтов, связанными с характером растительности, под которой они сформировались.

1. *Подтип вулканические охристые типичные дерновые грубогумусовые почвы.* Хорошо выражен дерновый грубогумусовый горизонт. Формируются под каменно-березняками кустарниково-разнотравными и белоберезняками кустарниково-разнотравными.

2. *Подтип вулканические охристые типичные оторфованные почвы.* Поверхностный органогенный горизонт оторфован. Формируются под злаково-разнотравными лугами с участием шикши и голубики.

3. *Подтип вулканические охристые типичные перегнойные почвы.* Под поверхностным дерновым горизонтом выделяется хорошо выраженный перегнойный горизонт. Формируются под ольховыми стланиками.

4. *Подтип вулканические охристые типичные крупносkeletalные почвы.* Распространены на крутых склонах (около 45°). Отличаются сильной скелетностью профиля, включающего более 50% крупнообломочного делювиального материала (практически с самой поверхности).

Для вулканических районов Камчатки характерно закономерное распределение почв в зависимости от расстояния от действующих вулканов. В непосредственной близости от вулканов формируются наиболее молодые слоисто-пепловые типичные почвы с малой мощностью современных и погребенных органогенных горизонтов, переслоенных негумусированными пирокластическими отложениями. Почвенный профиль представляет собой несколько наложенных друг на друга элементарных профилей. По мере удаления от действующих вулканов погребение органогенных горизонтов происходит реже, поэтому их мощность увеличивается, а количество элементарных профилей в почвенном профиле уменьшается. Здесь формируются слоисто-пепловые иллювиально-Al-Fe-гумусовые почвы. В наиболее удаленных от вулканов районах формирование почв идет при эпизодическом погребении органогенных горизонтов. Здесь развиваются наиболее зрелые слоисто-охристые почвы, характеризующиеся значительной мощностью органогенных горизонтов, высокой гумусированностью пепловых прослоек и малым количеством погребенных горизонтов (Соколов, 1973; Малинин, 1981). Однако на плато Толбачинский дол формирование почв идет крайне медленно в связи с постоянными нарушениями и «омоложением» почвенного профиля под воздействием пеплопадов (Гришин, Шляхов, 2009).

Глава 2. Методы сбора и обработки материалов

А.П. Корablёв, В.Ю. Нешатаева

2.1. Методы полевых исследований

Маршрутные методы. При изучении растительного покрова плато Ушковский дол и Толбачинский дол применяли маршрутные методы исследования, включавшие рекогносцировочно-маршрутные и детально-маршрутные. Рекогносцировочно-маршрутные методы применяли при обследовании растительности отдаленных труднодоступных участков в целях проведения инвентаризации растительности, выделения наиболее распространенных сообществ и предварительного учета их площадей. При изучении растительности ключевых участков проводили детально-маршрутные исследования, при которых исследуемый участок покрывали сетью геоботанических маршрутов, при необходимости закладывали геоботанические профили. Применяли следующие приборы и оборудование: персональный навигатор GPS, горный компас для горных территорий, угломер (для определения крутизны склонов). При закладке пробных площадей применяли рулетки (10, 20 и 50 м). При описании почвенных разрезов использовали складной метр и портновский сантиметр. Наряду с глазомерным описанием фитоценозов применяли инструментальные методы таксации древостоев. Использовались мерная вилка, возрастной бурав Преслера, оптический высотомер (для измерения высоты деревьев). Кроме этого делали фотофиксацию пробной площади, ее окружения и почвенного профиля. Для регистрации наблюдений при маршрутных исследованиях использовали бланки геоботанических описаний, разработанные на кафедре геоботаники Санкт-Петербургского университета. Важное преимущество бланков — возможность их быстрой сортировки по заданным критериям при последующей камеральной обработке, удобство ввода информации в компьютерные базы данных.

Подбор и закладка пробных площадей. Размещение пробных площадей на местности производили с помощью произвольных маршрутов либо методом опорных геоботанических профилей. Пробные площади закладывали таким образом, чтобы их размеры были не меньше площади выявления фитоценоза, которая меняется в зависимости от сложности его состава и структуры. Для описания лесных сообществ закладывали пробные площади 400 м² (20×20 м). Для стланиковых и кустарниковых сообществ, так же как и для луговых, тундровых и болотных фитоценозов, пробные площади имели размеры 100 м² (10×10 м). Для описания растительного покрова мохово-лишайниковых группировок на поверхности лавовых потоков закладывали пробные площади размером 25 м². (5×5 м). Координаты пробных площадей определяли с помощью персонального навигатора GPS, по топографической карте и ориентирам. Особое внимание уделяли тому,

чтобы пробная площадь была типичной для данного местообитания и достаточно однородной по мезорельефу и условиям увлажнения.

Метод произвольных маршрутов. Работу по закладке пробных площадей начинали с рекогносцировочных маршрутов, при этом особое внимание обращали на рельеф и гидрологические условия местности. Маршруты и места закладки пробных площадей выбирали, исходя из особенностей рельефа и строения растительного покрова с учетом информации, содержащейся на топографических картах или аэрофотоснимках. Пробные площади в вулканических районах закладывали в нарушенных сообществах, находящихся на разных стадиях восстановительных сукцессий, опираясь на схему датированных разновозрастных лавовых потоков (Брайцева и др., 1984а), космические снимки, аэрофотоснимки и топографические карты м. 1 : 100 000 и м. 1 : 25 000. Пробные площади на окружающих (фоновых) территориях закладывали в коренных (условно-коренных) сообществах.

Метод опорных геоботанических профилей. Для исследования характера восстановления растительности в зависимости от удаления от источника извержения был заложен опорный геоботанический профиль в северо-восточном направлении от одного из важнейших центров извержения 1975 г. (1-й конус Северного прорыва) до шлакового конуса «гора Бурая». Он пересекал вулканическую пустыню с единичными группировками растений, погибший лес с восстанавливающейся растительностью, далее шел к более сомкнутому и менее нарушенным лесным сообществам окрестностей горы Бурая. Протяженность профиля составила 8 км. Линию профиля прокладывали инструментально с точной привязкой по GPS-навигатору. Профиль с помощью GPS и 50-метровой рулетки разбивали на пикеты с шагом 200 м. Точки пикетов отмечали колышками, в них определяли положение в рельефе, высоту над уровнем моря (в метрах), экспозицию (по 8 румбам) и крутизну склона (в градусах). В реперных точках профиля, а при необходимости и в дополнительных точках, закладывали временные пробные площади и выполняли полные геоботанические описания.

Методика описания растительных сообществ. На пробной площади проводили детальный учет флористического состава фитоценоза по ярусам, пересчет деревьев и кустарников. Для каждого вида определяли проективное покрытие (в процентах), среднюю высоту, фенофазу и жизненность. Для лесных сообществ проводили инструментальную таксацию древостоя, для каждого дерева указывали высоту, диаметр ствола на высоте груди (1,3 м), средний и максимальный диаметр кроны, высоту до первой живой ветки (протяженность кроны), жизненность. Для определения высоты и диаметра деревьев использовали оптический высотомер и мерную вилку либо портновский сантиметр. Для определения максимального и среднего возраста древостоев отбирали керны с помощью бура Преслера. Для древесного яруса указывали сомкнутость крон, средний и максимальный диаметр стволов и высоту яруса, средний возраст, количество стволов, полноту и бонитет для каждого элемента леса. Состав древесных пород определяли отдельно для каждого полога (подъяруса) перечислением всех входящих в

него видов и оценивая участие по запасу каждого из них по 10-балльной шкале. При характеристике всходов и подроста указывали их видовой состав, возраст, высоту, количество экземпляров, происхождение (порословое, семенное), характер распределения по площади, жизненное состояние. Количество подроста и всходов учитывали на пробной площади в целом, с последующим пересчетом на гектар. Отмечали общую сомкнутость подлеска (кустарникового яруса), видовой состав образующих его пород, проективное покрытие, максимальную и господствующую высоту каждого вида. При описании травяно-кустарничкового яруса оценивали его суммарное проективное покрытие, особенности сложения, сезонный аспект, вертикальную (подъярусы) и горизонтальную (синузии) структуру, высоту и сложение каждого подъяруса. Выявляли полный флористический состав травяно-кустарничкового яруса, отмечали проективное покрытие (в процентах), среднюю высоту, фенофазу и жизненность каждого вида. При характеристике мхово-лишайникового яруса указывали его общее покрытие (в процентах) отдельно для напочвенных, эпиксильных и эпилитных видов, мощность яруса (в сантиметрах), соотношение мхов и лишайников, их видовой состав, проективное покрытие, характер распределения для каждого вида. Отдельно описывали внеярусную растительность. Отмечали имеющиеся признаки вулканогенных нарушений. В заключение указывали место фитоценоза в экологическом ряду, наличие переходов к окружающим фитоценозам. Рядом с каждой пробной площадью закладывали почвенный разрез (до подстилающего лавового потока в вулканогенных местообитаниях и до коренной материнской породы — в фоновых) и выполняли морфологические описания почв.

2.2. Методы камеральных исследований

Табличный анализ. При камеральной обработке материала данные полевых описаний заносили в электронные таблицы Excel, далее применяли метод табличного анализа геоботанических описаний, разработанный на кафедре геоботаники Санкт-Петербургского университета (Нешатаев Ю., 1971, 1987 и др.). Процедура обработки включала следующие этапы: 1) эколого-фитоценотический анализ описаний; 2) эколого-флористический анализ видового состава; 3) предварительная сортировка описаний в соответствии с рабочими наименованиями сообществ; 4) ранжирование пробных площадей по ведущим факторам среды; 5) составление первичной сводной таблицы описаний; 6) сравнительный анализ и перегруппировка описаний и видов; 7) выделение фитоценозов (безранговых групп). После табличной обработки проводили эколого-фитоценотическую классификацию фитоценозов, описания группировали по ассоциациям и составляли синоптические таблицы. Таксационные данные по древостоям заносили в отдельные таблицы в соответствии с выделенными ассоциациями.

Статистический анализ. Для статистического анализа сообществ использовали компьютерные программы SPSS Statistics, R, PC-ORD.

Для вычисления связи структуры и флористического состава растительных сообществ с параметрами окружающей среды был выбран метод неметрического многомерного шкалирования — non-metric multidimensional scaling (NMDS) в программе **R** (Oksanen, 2013), широко используемый в последнее время при экологических и геоботанических исследованиях. Ординация производилась в программе **R**, при расчете ординационных расстояний методом NMDS использовался коэффициент Брея-Кертиса:

$$K_B = 2w / (a+b),$$

где w — сумма меньших количественных показателей для видов, отмеченных на обеих площадях; a — сумма показателей видов 1-й площади, b — сумма показателей видов 2-й площади (Faith et al., 1987; Minchin, 1987). В случае, если коэффициент сходства равен 1, то 2 сообщества обладают абсолютным сходством, если 0, то абсолютным несходством.

Степень линейной корреляции распределения сообществ в ординационном пространстве с параметрами окружающей среды оценивали через коэффициент детерминации, рассчитываемый в **R** 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.

С целью визуализации нелинейной связи между характеристиками местообитаний и положением сообществ в ординационном пространстве применяли функцию `ordisurf` в программе **R**. Функция, используя обобщенную аддитивную модель — generalized additive model (GAM) (Wood, 2002, 2006), строит на двухмерном ординационном пространстве диаграммы функции отклика, или изолинии параметров окружающей среды. Корреляция между параметрами среды и распределением сообществ в этом случае больше, чем линейная корреляция. Оценивается она также через коэффициент детерминации R^2 .

Для определения степени поражения растительных сообществ, отдельных ярусов и видов растений, произошедшего в результате выпадения тефры Большого трещинного Толбачинского извержения, использовали программу SPSS Statistics. С ее помощью строили точечные диаграммы, диаграммы относительных частот, производили регрессионный анализ, расчет коэффициентов уравнений, сравнение средних по выборкам и выборок на основе непараметрических критериев Хи-квадрат и Коломогорова-Смирнова, однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA).

2.3. Методы картографирования растительного покрова вулканогенных местообитаний

Геоботанические карты, или карты растительности, являются важным элементом при изучении структуры и динамики растительного покрова вулкано-

генных местообитаний. Серия карт растительности, составленных на одну и ту же территорию в разные годы наблюдений, демонстрирует изменения, произошедшие в структуре растительного покрова, под воздействием тех или иных факторов. Картометрический анализ серии карт позволяет выявлять масштабы и характер этих изменений, оперируя точными количественными данными, что существенно повышает познавательную ценность методов картографирования в изучении динамики растительного покрова.

Мы поставили перед собой задачу на основе методов геоботанического картографирования проследить изменения в растительном покрове, вызванные крупным извержением 1975–1976 гг. на плато Толбачинский дол и последующее восстановление растительности в течение ряда лет, охватывающих 39-летний период (Кораблёв, 2011; Нешатаева, Кораблёв, 2011). С этой целью была составлена серия аналитических обзорных крупномасштабных карт ключевого участка плато Толбачинский дол: карта актуальной растительности (по состоянию на 2010 г.), карта растительности, существовавшей до извержения 1975–1976 гг. (по состоянию на 1971 г.) и карта растительности, уцелевшей после извержения (по состоянию на 1977 г.) (см. вкладку). Размер ключевого участка ограничен территорией, охваченной аэрофотосъемкой 1971 г. и 1977 г. и составляет 273,1 км², он ориентирован с юга на север и захватывает осевую часть плато и его юго-западный макросклон, включая, тем самым, оба эпицентра извержения. Перепад высот в пределах ключевого участка — от 200 м (в юго-западном секторе) до 1600 м над ур. моря (в северо-восточном секторе).

При составлении ретроспективных карт были использованы материалы аэрофотосъемки, выполненной в 1971 г. до Большого трещинного Толбачинского извержения (БТТИ) и вскоре после него (в 1977 г.). В обоих случаях аэрофотосъемка проводилась в осенний период приблизительно в м. 1 : 35 000. При дешифрировании растительности по аэрофотоснимкам мы использовали методы инструментально-визуального дешифрирования с применением измерительной линейки, лупы, стереоскопа. При выделении контуров растительности оценивали прямые признаки: тон, рисунок, тени, форму и размер элементов изображения; а также косвенные признаки: местоположение данного объекта среди других, приуроченность к формам рельефа, гидрографической сети и др. По выделенным на снимках контурам давали предварительную оценку и характеристику их растительности. Так были составлены пре-карты растительного покрова ключевого участка.

Большим достоинством аэрофотоснимков является их информативность и достаточно высокое разрешение, однако они имеют и ряд недостатков, с которыми мы столкнулись во время работы: аэрофотоснимки одного маршрута и в особенности разных маршрутов нередко разномасштабны; отдельные точки местности, имеющие неодинаковую высоту, получают в разном масштабе (особенно это выражено в горной местности); периферия снимков имеет большие оптические искажения; по аэрофотоснимкам нельзя установить абсолютные высоты;

они не ориентированы на местности относительно геодезической сети. Тем самым, составленные по аэрофотоснимкам 1971 и 1977 гг. пре-карты растительности имели значительные оптические искажения и несоответствия масштабов. Для исправления этих недостатков потребовалась модификация пре-карт в графическом редакторе Adobe Photoshop. В программе производилось совмещение пре-карт с топографической основой (топографическая карта м. 1 : 25 000) по выраженным элементам рельефа (шлаковые вулканические конусы, лавовые потоки, гидрографическая сеть) и контурам растительности путем многократного искажения отдельных участков изображений. Затем исправленные пре-карты были зарегистрированы и привязаны к сети географических координат в программе MapInfo Professional и в качестве отдельного слоя наложены на дополнительные картографические основы: космический снимок Landsat с разрешением 15 м/пикс., топографические карты м. 1 : 25 000 и 1 : 100 000, растровая карта России м. 1 : 1 000 000. Космический снимок Landsat был получен в программе SAS. Планета. Кроме этого, в MapInfo Professional были зарегистрированы и привязаны к сети географических координат все точки пробных площадей, заложенных в полевой период. Карта растительности 2010 г. была составлена на основании дешифрирования космического снимка Landsat с использованием данных геоботанических описаний.

В полевые периоды 2006–2010 гг. были проведены рекогносцировочные маршруты с целью верификации выделенных по дистанционным материалам контуров и выполнены подробные описания растительности на 350 пробных площадях в различных сообществах с фиксацией географических координат по GPS-навигатору. При описаниях растительных сообществ восстанавливали историю фитоценозов, которые были на их месте до извержения, по остаткам живых и отмерших компонентов старых сообществ на поверхности и в почвенном профиле.

Далее проводили эмпирический анализ пре-карт с сопоставлением имеющихся картографических материалов и данных полевых исследований. По результатам анализа принимали решения об изменении границ контуров растительности, их разбиении либо объединении.

Нами разработана единая легенда к трем разновременным геоботаническим картам, включающая 56 номеров. При выборе красочно-цветовой шкалы на серии карт пользовались рекомендациями по применению цветовых обозначений, разработанными в отечественной картографии и обобщенными А.Н. Лукичевой (1962). При составлении легенды руководствовались принципами, разработанными в Лаборатории географии и картографии растительности БИН РАН (Грибова, Исаченко, 1972, и др.). В основу легенды положены эколого-фитоценотическая классификация растительных сообществ и классификация несомкнутых группировок плато Толбачинский дол (Кораблёв, 2011; Кораблёв, Нешатаева, 2011а).

При построении высших единиц легенды учитывали типы растительности и преобладающие экобиоморфы. Подразделения легенды среднего ранга, как правило, соответствуют формациям (или группам формаций). Низшие картируемые

единицы соответствуют группам ассоциаций (или ассоциациям). Подобное построение легенды, основанное на классификации растительности, очень удобно для проведения картометрического анализа и изучения динамики растительного покрова, поскольку имеется возможность прямого поконтурного анализа разновременных карт в одних и тех же точках. Это позволяет с высокой достоверностью выявлять смены различных растительных сообществ и группировок, произошедшие как сразу после извержения, так и в течение 35 лет, прошедших после него.

2.4. Методы изучения динамики растительности под воздействием вулканогенных факторов

Изучение динамики растительности при вулканогенных нарушениях позволяет выявить механизмы формирования растительного покрова под воздействием вулканизма, роль различных экологических факторов в развитии фитоценозов, скорость и направление сукцессий. Кроме этого изучение серийных рядов и выявление климаксовых сообществ необходимо при разработке любых классификационных построений, особенно для целей картирования растительности и создания легенд при составлении карт любых масштабов (Александрова, 1964).

Смены растительности, происходящие в результате вулканических извержений, классифицируются как катастрофические частные смены (Александрова, 1964) и характеризуются резким воздействием внешнего фактора, полностью либо частично поражающего растительность. При катастрофическом нарушении фитоценоза происходит гибель его компонентов, в результате чего уцелевшая растительность начинает развиваться в другом направлении. Такие смены называются посткатастрофическими, они могут быть отнесены к группе демулационных (Александрова, 1964) или восстановительных (Шенников, 1964) смен.

При изучении динамики растительности под воздействием вулканогенных факторов мы использовали как прямые, так и косвенные методы. Методы, применяемые при изучении смен растительности, проанализированы В.Д. Александровой (1964):

I. Прямые методы: метод непосредственных наблюдений за ходом смен; метод эксперимента; метод изучения сохранившихся растительных остатков; метод сопоставления современной растительности со старыми планами, картами, геоботаническими описаниями и др.

II. Косвенные методы: 1) методы, основанные на изучении растительности: метод установления сукцессионных связей на основании изучения пространственных (экологических и фитоценологических) рядов сообществ; метод экологических реликтов; метод инициальных видов; метод учета жизненности компонентов сообщества; метод изучения возрастной структуры популяций, слагающих сообщество; метод годичных колец и анализа хода роста деревьев; метод «шрамов»; 2) методы, основанные на изучении экотопа: а) почвенного профиля, б) реликтовых явлений в микрорельефе.

Наиболее широко при исследовании смен растительных сообществ применяется метод установления сукцессионных связей на основании изучения пространственных (экологических и фитоценологических) рядов сообществ. Он позволяет подобрать за один или несколько полевых сезонов серии фитоценозов, которые могут рассматриваться как разные возрастные стадии одного и того же сукцессионного ряда. В качестве пространственных рядов нами рассматривались сообщества, развивающиеся на лавовых потоках и пирокластических отложениях разного возраста, на различных элементах рельефа, а также территория, подвергшаяся нарушениям в результате извержения 1975–1976 гг.

Из прямых методов изучения смен мы использовали метод изучения сохранившихся растительных остатков. Их наличие в почве и тефре является прямым доказательством произошедшей смены, по ним можно судить о характере предыдущей растительности. В вулканогенно-нарушенных сообществах растительные остатки были отмечены нами в виде сухих стволов деревьев и кустарников, погибших после последнего извержения, также растительные остатки часто обнаруживаются в почве, погребенной под слоями пеплов разных извержений — это корни деревьев и кустарников, стволы деревьев, древесная кора и листва (хвоя). Наличие остатков того или иного вида позволяет судить о растительности, произраставшей до нарушения.

Также нами был использован метод сопоставления современной растительности с картой растительности лесного пояса плато Толбачинский дол, существовавшей до извержения, составленной нами по аэрофотоснимкам 1971 г. Этот метод имеет большое значение при изучении сукцессий, однако он может показать лишь общее направление изменений, в то время как промежуточные этапы изменений остаются неизвестными. Поэтому для более точного отражения сукцессий необходимо совмещать этот метод с другими прямыми и косвенными методами.

Метод экологических «реликтов» дает представление о составе растительного сообщества до его смены другим. Экологические реликты — это виды, оставшиеся в новом сообществе, пришедшем на смену старому, при изменившихся условиях среды. Они свидетельствуют об условиях существования предыдущего сообщества (Бейдеман и др., 1962). В нашем случае экологические реликты были отмечены в сообществах, относительно мало нарушенных извержением. К подобным «реликтам» могут быть отнесены, например, виды растений, характеризующие выработанные лесные фитоценозы (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Empetrum nigrum* и др.).

Метод инициальных видов заключается в выявлении видов, недавно проникших в сообщество и свидетельствующих о начинающейся сукцессии. Для исследуемой территории инициальными являются такие пионерные виды, как *Leymus interior*, *Chamerion angustifolium*, *Ermania parryoides*, *Eritrichium villosum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* и др.

Методы учета жизненности компонентов сообщества и изучения возрастной структуры популяций необходимы для выявления тенденций в развитии сообще-

ства и направлении смен. Особое значение при изучении вулканогенных смен растительности на плато Толбачинский дол мы придавали учету жизненности и возрастной структуры потенциальных видов-ценозообразователей, в первую очередь деревьев и стлаников.

Изучение почв в целях выявления смен растительного покрова также может дать много ценных доказательств. Как отмечает В.Д. Александрова (1964), «наиболее интимная связь имеется между растительностью и почвой, причем в последней, как правило, долго сохраняются следы ее былых состояний и поэтому суждения о сменах растительности, высказанные на основании изучения почв, могут отличаться высокой степенью достоверности» (с. 425). При описании растительного покрова вулканогенных местообитаний большое внимание мы уделяли изучению почвенного профиля. В условиях активного вулканизма почвенный профиль представляет собой мощную толщу пеплово-шлаковых отложений различных извержений, перекрывающих погребенные горизонты разной степени зрелости. Погребенные почвы несут в себе важную информацию о составе предыдущей растительности, а также могут указывать на возраст формирующихся сообществ. Изучение микро- и мезорельефа в вулканически активных районах дает информацию об истории местообитаний, в частности, о давности нарушений и возрасте подстилающей породы.

Глава 3. Флора вулканических плато Ушковский дол и Толбачинский дол

3.1. Сосудистые растения

В.В. Якубов

Список сосудистых растений вулканов Ушковский (Дальняя Плоская) и Толбачик (включая Острый Толбачик и Плоский Толбачик) составлен на основе следующих материалов: многолетних гербарных сборов и наблюдений В.В. Якубова (сезоны 1995, 2000, 2001, 2003, 2004, 2009, 2010 гг.); гербарных сборов В.Ю. Нешатаева и В.Ю. Нешатаевой, М.П. Вяткиной, В.Ю. Верхолат, В.Ю. Баркалова; ряда коллекций, хранящихся в фондах Дальневосточного регионального гербария (коллекторы К.Д. Степанова, Ю.И. Манько, А.Н. Сидельников, В.А. Шафрановский, А.Е. Кожевников и М. Ю. Горшков, С.Ю. Гришин, Н.С. Павлова и др.), Ботанического ин-та им. В.Л. Комарова (И.Н. Елагин, Н.В. Шилова и др.); литературных данных (Комаров, 1927–1930, 1951; Hultén, 1927–1930, 1973; Якубов, Чернягина, 2004, 2007). Семейства в списке расположены по системе Энглера, роды и виды — по алфавиту. Названия даны преимущественно по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996), за исключением тех случаев, когда я был не согласен с трактовкой таксонов или их статусом. В последнем случае названия родов и видов приведены по таким сводкам, как Арктическая флора СССР (1960–1987), Е. Hultén (1968), Н.Н. Цвелёв (1976), Флора Сибири (1988–1997), Т.В. Егорова (1999) и др.

В списке использованы следующие сокращения: У — вулкан Ушковский (сопка Дальняя Плоская), Т — вулкан Толбачик, Л — лесной пояс, СА — субальпийский пояс, А — альпийский пояс.

Botrychiaceae — Гроздовниковые

Botrychium boreale Milde — Гроздовник северный. У, Т. Травяно-кустарничковые горные тундры и шлаковые поля, боковые морены. Спорадически в А.

Botrychium lanceolatum (S.G. Gmel.) Ångstr. — Гроздовник ланцетный. У, Т. Субальпийские луга, зарастающие лавовые потоки и шлаковые поля, редко в СА–А, до 1000 м над ур. моря.

Botrychium lunaria (L.) Sw. — Гроздовник полулунный. Т. Травяно-кустарничковые тундры, шлаковые поля. Спорадически в СА–А, до 1100 м над ур. моря.

Cryptogrammeae — Скрытокучницевые

Cryptogramma acrostichoides R. Br. — Скрытокучница верхорядниковая. Т. Среди камней на лавовом потоке. Редко в Л.

Cryptogramma stelleri (S.G. Gmel.) Prantl — Скрытокучница Стеллера. У. На обнажениях лав по берегу ручья. Редко в Л.

Polypodiaceae — Многоножковые

Polypodium sibiricum Sipl. — Многоножка сибирская. У. На обнажениях лав по берегу ручья. Редко в Л.

Hypolepidaceae — Подчешуйниковые

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn — Орляк обыкновенный. У. Каменноберезовые леса, спорадически.

Aspidiaceae — Щитовниковые

Dryopteris expansa (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy — Щитовник расширенный. У, Т. Каменноберезовые леса, крутые склоны в СА, на экотоне верхней границы леса, до 810 м над ур. моря.

Dryopteris fragrans (L.) Schott — Щитовник душистый. Т. На лавовых потоках и скалах, до 900 м над ур. моря, часто.

Athyriaceae — Кочедыжниковые

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. ssp. **dickieana** (R. Sim.) Nyl. — Пузырник Дайка. У, Т. На обнажениях лав в Л, спорадически в Л–СА, до 900 м над ур. моря.

Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. — Голокучник обыкновенный. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, спорадически.

Gymnocarpium jessoense (Koidz.) Koidz. — Голокучник иезский. Т. Лавовые потоки в Л, редко.

Woodsiaceae — Вудсиевые

Woodsia ilvensis R. Br. — Вудсия эльбская. У, Т. На лавовых потоках, скальных останцах и шлаковых вулканических конусах. Спорадически в Л–СА.

Equisetaceae — Хвощовые

Equisetum arvense L. — Хвощ полевой. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, травяно-кустарничковые и луговинные тундры, склоны у снежников, часто, более редок на вулканических шлаковых полях. Л–А, до 1520 м над ур. моря.

Equisetum hyemale L. — Хвощ зимующий. У, Т. Каменноберезовые леса, спорадически.

Equisetum palustre L. — Хвощ болотный. У, Т. Заболоченный участок у края поля Магуськина. Редко.

Equisetum pratense L. — Хвощ луговой. У, Т. Леса, заросли кустарников, травянистые склоны, луговинные, моховые и пятнистые тундры. Часто в Л–Са, более редко в А, до 1170 м над ур. моря.

Equisetum scirpoides Michx. — Хвощ камышовый. У, Т. Лиственничные леса, моховые тундры, часто и обильно в Л, редко в СА–А, до 960 м над ур. моря.

Equisetum sylvaticum L. — Хвощ лесной. У, Т. Леса, часто.

Equisetum variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. — Хвощ пестрый. У, Т. Зарастающие лавовые потоки (на сырых шлаковых проплешинах), берега ручьев, редко в А, до 1560 м над ур. моря.

Hyperziaceae — Баранцовые

Hyperzia arctica (Tolm.) Sipl. — Баранец арктический. У. Горные тундры, редко.

Hyperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. — Баранец обыкновенный. У. Опушки зарослей кедрового стланика и горные тундры, редко.

Lycopodiaceae — Плауновые

Diphasiastrum alpinum (L.) Holub — Дифазиаструм альпийский. У, Т. Горные тундры, спорадически.

Diphasiastrum complanatum (L.) Holub — Дифазиаструм уплощенный. У, Т. Лиственничные леса, спорадически.

Diphasiastrum sitchense (Rupr.) Holub — Дифазиаструм ситхинский. У. Горные тундры в местах длительного залегания снега, редко.

Lycopodium annotinum L. s. str. — Плаун годичный. У, Т. Леса, стланиковые заросли, спорадически в Л–СА.

Lycopodium annotinum L. ssp. **pungens** (Desv.) Hult. — Плаун колючий. У. Заболоченные берега горных озер, редко.

Lycopodium clavatum L. s. str. — Плаун булавовидный. У. Хвойные леса, спорадически.

Selaginellaceae — Плаунковые

Selaginella rupestris (L.) Spring — Плаунок наскальный. Т. На лавах в небольшом кратере в урочище «Погибший лес». Редко в Л.

Pinaceae — Сосновые

Larix cajanderi Mayr — Лиственница Каяндера. У, Т. Образует лиственничные леса по склонам вулканов.

Picea ajanensis (Lindl. ex Gord.) Fisch. ex Carr. — Ель аянская. У, Т. Довольно часто, в качестве небольшой примеси в лиственничных лесах, местами образует чистые древостои.

Pinus pumila (Pall.) Regel — Кедровый стланик. У, Т. Спорадически в лиственничных и каменноберезовых лесах, более обычен на экотоне верхней границы леса, до 1000 м над ур. моря.

Cupressaceae — Кипарисовые

Juniperus sibirica Burged. — Можжевельник сибирский. У, Т. Спорадически в лиственничных и каменноберезовых лесах, изредка на экотоне верхней границы леса.

Typhaceae — Рогозовые

Sparganium emersum Rehm. — Ежеголовник всплывший. Т. Озерки в Л. Редко.

Sparganium glomeratum Laest. — Ежеголовник скученный. Т. Озерки в Л. Редко.

Sparganium hyperboreum Laest. — Ежеголовник северный. У, Т. Озера, часто в Л–А.

Potamogetonaceae — Рдестовые

Potamogeton berchtoldii Fieb. — Рдест Берхтольда. Т. Озерки в Л. Редко.

Potamogeton friesii Rupr. — Рдест Фриза. Т. В озерке в урочище «Кекуры». Редко.

Potamogeton gramineus L. — Рдест злаковый. Т. Озерки в Л. Редко.

Potamogeton tenuifolius Rafin. — Рдест тонколистный. У. На мелководьях озер, редко в СА.

Juncaginaceae — Ситниковидные

Triglochin palustre L. — Триостренник болотный. Т. Берег озера в Л, редко.

Poaceae — Мятликовые

Agrostis clavata Trin. — Полевица булавовидная. Т. У дороги близ родника. Редко в Л–СА (заносное).

Agrostis kudoi Honda — Полевица Кудо. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, горные тундры, временные водотоки. Часто в СА–А, до 1240 м над ур. моря.

Agrostis mertensii Trin. — Полевица Мертенса. У, Т. Кустарничково-моховые горные тундры, мерзлотные проплешины, сырые песчаные берега р. Студёной, заросшие лавовые потоки. Спорадически в А, до 1520 м над ур. моря.

Alopecurus aequalis Sobol. — Лисохвост короткоостый. Т. Берег ручья у дороги. Редко.

Alopecurus alpinus Smith ssp. **stejnegeri** (Vasey) Hult. — Лисохвост Штейнегера. У. Сырые горные тундры у снежников, переувлажненные нивальные лужайки. Редко в А.

Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. — Арктополевица широколистная. У. Сырые или заболоченные горные тундры, часто в СА–А, около 930–1200 м над ур. моря.

Avenella flexuosa (L.) Drej. — Овсик извилистый. У. Низкотравные лужайки и кустарничковые тундры на экотоне верхней границы леса, спорадически.

Avenula dahurica (Kom.) Holub — Овсец даурский. У. Разнотравные сухие лужайки на прогалинах среди лиственничного леса. Спорадически.

Bromopsis canadensis (Michx.) Holub — Кострец канадский. У. Разнотравные сухие лужайки на прогалинах среди лиственничного леса. Спорадически.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub s. l. — Кострец Пампэлла. У, Т. Каменноберезовые леса, субальпийские разнотравные луга, шлаково-пепловые отложения (чаще всего по окраинам зарослей колосняка или в их середине). Спорадически в Л–А, до 1100 м над ур. моря.

Calamagrostis angustifolia Kom. ssp. **tenuis** (V. Vassil.) Tzvel. — Вейник тонкий. Т. На шлаке у подножия вулканического конуса в месте залеживания снега. Редко в Л.

Calamagrostis korotkyi Litv. — Вейник Короткого. Т. На лавах в поясе лиственничных лесов, довольно часто.

Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — Вейник лапландский. У, Т. Опушки лиственничников и стланиковых зарослей, спорадически.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — Вейник незамечаемый. У, Т. Сырые осоковые и заболоченные горные тундры, спорадически в СА–А, около 950–1240 м над ур. моря.

Calamagrostis purpurascens R. Br. — Вейник краснеющий. Т. На лавовых потоках в Л–СА, довольно часто. До 900 м над ур. моря.

Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin. s. l. — Вейник пурпурный. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, стланиковые заросли, лавовые потоки. Часто в Л–СА, более редко в А, до 1015 м над ур. моря.

Calamagrostis sesquiflora (Trin.) Trin. — Вейник полуторацетковый. У, Т. Горные тундры, зарастающие лавовые потоки, часто в А, до 1520 м над ур. моря.

Danthonia riabuschinskii (Kom.) Kom. — Дантония Рябушинского. У. Сухие низкотравные лужайки на прогалинах среди лиственничного леса, спорадически.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. — Щучка северная. У, Т. На скалах и каменистых склонах, у нивальных ручейков, по временным водотокам и сухим речкам, на голой почве в местах залеживания снега. Спорадически в СА–А, до 1460 м над ур. моря.

Elymus hyperarcticus (Polun.) Tzvel. — Пырейник высокоарктический. У. Сухие лужайки по южным склонам на экотоне верхней границы леса.

Elymus kameczadolorum (Nevski) Tzvel. — Пырейник камчадалов. У. Сухие разнотравные лужайки на прогалинах среди лиственничного леса, спорадически.

Elymus mutabilis (Drob.) Tzvel. — Пырейник изменчивый. Т. На разнотравных лужайках экотона верхней границы леса, спорадически у жилья и дорог.

Elymus sibiricus L. — Пырейник сибирский. Т. В погибшем лиственничнике (заносное). Редко.

Festuca altaica Trin. — Овсяница алтайская. У, Т. Лиственничные редколесья, каменноберезняки, субальпийские луга, лавовые потоки, шлаковые поля, кустарничково-луговинные и моховые тундры, более редко в Л, часто в СА–А, до 1520 м над ур. моря.

Festuca brevissima Jurtz. — Овсяница кратчайшая. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые поля, расщелины скал, пятнистые горные тундры. Спорадически в СА–А, 900–1650 м над ур. моря.

Festuca kamtschatica (St.-Yves) Tzvel. — Овсяница камчатская. У, Т. Зарастающие лавовые потоки, часто в СА–А, до 1130 м над ур. моря.

Festuca kolymensis Drob. — Овсяница колымская. У, Т. Лавовые кекуры, скалы по берегам рек, сухие лужайки по южным склонам, спорадически в СА.

Festuca rubra L. — Овсяница красная. У, Т. Шлаковые поля и лавовые потоки, мелкоземистые проплешины на кустарничково-моховых тундрах, пеплово-мелкоземистые склоны к сухим руслуам, спорадически в А, до 1300 м над ур. моря.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — Зубровка альпийская. У, Т. Лавовые потоки, травяно-кустарничковые, моховые и пятнистые горные тундры, каменистые склоны, часто в А, до 1670 м над ур. моря.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. — Колосняк материковый. У, Т. Один из пионеров зарастаний пеплово-шлаковых отложений, боковых морен, обычен в Л–А, но наиболее обилен близ верхней границы леса. До 1520 м над ур. моря.

Melica nutans L. — Перловник поникающий. У. Каменноберезовые леса, спорадически.

Phleum alpinum L. — Тимофеевка альпийская. У. Пятнистые горные тундры, Спорадически в А, около 1240 м над ур. моря.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. — Тростник обыкновенный. Т. В шлаковой воронке близ кратера Звезда, редко в Л.

Poa arctica R. Br. — Мятлик арктический. У, Т. Сырые горные тундры. Редко в А.

Poa attenuata Trin. ssp. **botryoides** (Trin. ex Griseb.) Kom. — Мятлик кистевидный. Т. На зарастающих лавовых потоках. Редко в Л.

Poa glauca Vahl — Мятлик сизый. Т. На лавах в Л, спорадически.

Poa kamczatensis Probat. — Мятлик камчатский. Т. Лавовые кекуры у южных конусов.

Poa leptocoma Trin. s. str. — Мятлик тонкохохолковый. У. На замоховелом каменистом склоне у ручья в СА, около 900 м над ур. моря.

Poa malacantha Kom. — Мятлик мягкоцветковый. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, травяно-кустарничковые, моховые и пятнистые горные тундры. Редко в Л, часто в СА–А, до 1800 м над ур. моря. Наряду с типовой разновидностью вполне обычна var. **vivipara** (Roshev.) Tzvel.

Poa nemoralis L. — Мятлик дубравный. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, заросли ольховника, субальпийские луга. Часто в Л, реже в СА, до 800 м над ур. моря.

Poa platyantha Kom. — Мятлик плоскоцветковый. У, Т. Лиственничные и каменноберёзовые леса, заросли ольховника, субальпийские луга. Часто в Л, реже в СА, до 960 м над ур. моря. Наиболее обычна типовая разновидность, реже встречается var. **vivipara** (Kom. ex Roshev.) Tzvel.

Poa pratensis L. s. str. — Мятлик луговой. У, Т. Разнотравные луга в Л, sporadически.

Poa shumushuensis Ohwi — Мятлик шумшуйский. У. Сырые травянистые склоны у ручьев в СА, sporadически.

Schizachne komarovii Roshev. — Овсовидка, или схизахна Комарова. У. Разнотравные сухие лужайки на прогалинах среди лиственничного леса. Sporadически.

Trisetum sibiricum Rupr. s. str. — Трищетинник сибирский. У, Т. — Лиственничные и каменноберёзовые леса, заросли ольховника, субальпийские луга. Sporadически в Л–СА, до 910 м над ур. моря.

Trisetum spicatum (L.) K. Richt. s. str. — Трищетинник колосистый. У, Т. Лавовые потоки, горные тундры, sporadически в СА–А, до 1460 м над ур. моря.

Сyperaceae — Осоковые

Carex appendiculata (Trautv. et С.А. Mey.) Kük. — Осока придатконосная. У, Т. Осоковые болотца, местами образует заросли по берегам тундровых озер. Довольно часто в СА.

Carex aquatilis Wahlenb. ssp. **stans** (Drej.) Hult. — Осока прямостоящая. У, Т. Сырые осоковые тундры в А, до 1100 м над ур. моря.

Carex augustinowiczii Meinsh. — Осока Августиновича. У. Берега ручьев, sporadически в Л.

Carex canescens L. — Осока сероватая. У. Заболоченные берега озер, sporadически в Л–СА.

Carex eleusinoides Turcz. ex Kunth — Осока элевзиновидная. У. Берег озера, редко в СА.

Carex falcata Turcz. — Осока серповидная. У. Лиственничные и каменноберёзовые леса, разнотравные луга, sporadически в Л–СА.

Carex flavocuspis Franch. et Savat. ssp. **krascheninnikovii** (Kom. ex V. Krecz.) Egor. — Осока Крашенинникова. У, Т. Лавовые потоки, шлаково-пепловые поля, окраины снежников, травяно-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые и замоховелые горные тундры, обычна в А, до 1750 м над ур. моря.

Carex fuscidula V. Krecz. ex Egor. — Осока буроватенькая. У. Заболоченные берега озер, пятнистые горные тундры, sporadически в СА–А, до 1240 м над ур. моря.

Carex globularis L. — Осока шаровидная. Т. Лиственничные редколесья, редко в Л.

Carex gynocrates Wormsk. — Осока женосильная. У. Сырые моховые и осоковые тундры, довольно часто в СА–А, до 1240 м над ур. моря. Помимо преоб-

ладающих в популяциях двудомных растений, здесь же встречаются растения, у которых в основании тычиночного колоска имеются 2 мешочка.

Carex kamtschatica Gorodk. — Осока камчатская. У, Т. Осоковые и травяно-кустарничковые горные тундры на плоских или слабонаклонных участках в СА–А, до 1460 м над ур. моря, часто.

Carex koraginensis Meinsh. — Осока карагинская. У, Т. Лиственничные редколесья, опушки каменноберезовых лесов и стланиковых зарослей, лавовые потоки и шлаковые поля, субальпийские лужайки, временные водотоки, окраины снежников, травяно-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые и замоховелые горные тундры, спорадически в Л, обычна в СА–А, до 1540 м над ур. моря.

Carex lachenalii Schkuhr — Осока Лашеналея. У, Т. Берега ручьев, редко в Л, спорадически в СА–А, около 850–1560 м над ур. моря.

Carex limosa L. — Осока топяная. Т. Заболоченный берег тундрового озера, редко в А.

Carex longirostrata С.А. Меу. — Осока длинноклювая. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, часто.

Carex lyngbyei Hornem. ssp. **cryptocarpa** (С.А. Меу.) Hult. — Осока скрытоплодная. У. Заболоченный берег тундрового озера, редко в А.

Carex media R. Br. — Осока средняя. Т. В небольшом кратере на сырых лавках, редко в Л.

Carex melanocarpa Cham. et Trautv. — Осока черноплодная. У. Кустарничково-лишайниковые и пятнистые горные тундры, до 1240 м над ур. моря, спорадически.

Carex micropoda С.А. Меу. — Осока коротконожковая. У. Тундры и травянистые лужайки в местах длительного залеживания снега, спорадически в А.

Carex microtricha Franch. — Осока мелковолосистая. У. Сухие лужайки среди лиственничных лесов и на экотоне верхней границы леса, спорадически в Л–СА.

Carex misandra R. Br. — Осока мужененавистническая. У, Т. Сырые каменистые склоны, кустарничково-лишайниковые, замоховелые и пятнистые горные тундры, спорадически в СА–А, около 910–1240 м над ур. моря.

Carex nemurensis Franch. — Осока немуровская. У. Заболоченные берега озер в А, редко.

Carex oxyandra (Franch. et Savat.) Kudo var. **pauzhetica** (А.Е. Козhevnikov) А.Е. Козhevnikov — Осока паужетская. У. Зарастающие лавовые потоки на экотоне верхней границы леса, редко.

Carex pallida С.А. Меу. — Осока бледная. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, часто в Л, до 900 м над ур. моря.

Carex rariflora (Wahlenb.) Smith — Осока редкоцветковая. У. Заболоченные берега озер в СА–А, редко.

Carex rhizina Blytt ex Lindblom ssp. **reventa** (V. Krecz.) Egor. — Осока возвратившаяся. У. Лиственничные леса, спорадически, местами обычна.

Carex rostrata Stokes — Осока вздутая. У. Берег озера, редко в СА.

Carex rupestris All. — Осока скальная. У. Кустарничково-лишайниковые и пятнистые горные тундры, около 1240 м над ур. моря, спорадически.

Carex saxatilis L. — Осока каменная. У, Т. Сырые мохово-осоковые тундры, берега озер и тундровых ручейков, осоковые болота, довольно часто в СА, редко в А, до 1460 м над ур. моря.

Carex scirpoidea Michx. — Осока камышевидная. У. Сырые мохово-осоковые тундры, берега тундровых озер, спорадически в А, до 1240 м над ур. моря.

Carex sordida Neurck et Muell. Arg. — Осока грязноватая. У. В поймах и по берегам рек, часто в Л.

Carex vaginata Tausch ssp. **quasivaginata** (С.В. Clarke) Malyshev — Осока влагилицевидная. У. Сырые осоковые и мохово-осоковые тундры, спорадически в А.

Carex vanheurckii Muell. Arg. — Осока Ван-Хьюрка. Т. Лавовые потоки. Спорадически в Л–СА.

Carex vesicata Meinsh. — Осока пузыреватая. Т. Край осокового болотца в ложбине, близ р. Студёной. Спорадически в СА.

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult. — Болотница болотная. Т. В озерах у северного склона вулкана. Редко в СА.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. — Пушица короткопыльниковая. У, Т. Сырые тундры, берега озер и ручьев, спорадически в СА–А.

Eriophorum callitrix Cham. ex С.А. Mey. — Пушица красивощетинковая. У. Сырые горные тундры, спорадически в А.

Eriophorum humile Turcz. ex Steud. — Пушица низкая. У. Сырые горные тундры, спорадически в А.

Eriophorum polystachyon L. — Пушица многоколосковая. У, Т. Берега озер (местами образует сплошные заросли), сырые осоковые тундры. Спорадически в СА–А, до 1130 м над ур. моря, местами обильно.

Eriophorum scheuchzeri Норре — Пушица Шейхцера. У, Т. Илистые берега озер и ручьев, заболоченные осоковые тундры в СА–А, до 1100 м над ур. моря, редко.

Eriophorum vaginatum L. — Пушица влагилицевидная. У, Т. Переувлажненные участки горных тундр, заболоченные берега озер, спорадически в А.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. — Кобрезия мышехвостниковая. У, Т. Травяно-кустарничковые, кустарничково-моховые и каменистые горные тундры в А, изредка также на лавовых потоках и шлаковых полях, до 1520 м над ур. моря.

Kobresia sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Voeck. — Кобрезия сибирская. У. Осоковые, кустарничково-травяные и пятнистые горные тундры, довольно обычна в А, около 1100–1240 м над ур. моря.

Trichophorum alpinum (L.) Pers. — Пухонос альпийский. У. Сырые горные тундры на плоских участках водоразделов, спорадически в А.

Trichophorum cespitosum (L.) C. Hartm. — Пухонос дернистый. У. Сырые горные тундры на плоских участках водоразделов, спорадически в А.

Juncaceae — Ситниковые

Juncus beringensis Buchenau — Ситник берингийский. У, Т. Окраины снежников, берега ручьев, склоны к временным водотокам, нивальные лужайки. Редко в СА, часто в А, около 910–1540 м над ур. моря.

Juncus biglumis L. — Ситник двухчешуйный. У, Т. На сыром мелкоземе по переувлажненным моховым и травяно-кустарничковым горным тундрам, спорадически в А, около 1100–1390 м над ур. моря.

Juncus castaneus Smith ssp. **leucochlamys** (Zing. ex V. Krecz.) Hult. — Ситник белооберточный. У, Т. Заболоченные или сырые мохово-осоковые и пятнистые тундры в А, около 1100–1240 м над ур. моря.

Juncus triglumis L. — Ситник трехчешуйный. У, Т. На сыром мелкоземе кустарничково-моховых пятнистых горных тундр, спорадически в А, до 1200 м над ур. моря.

Luzula arcuata (Wahlenb.) Sw. ssp. **unalaschkensis** (Buchenau) Hult. — Ожика уналашкинская. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, травяно-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые, мохово-осоковые и пятнистые горные тундры. Редко в Л–СА, часто в А, до 1800 м над ур. моря. Наряду с типичными встречаются нередко более высокие и плотнодерновинные растения с более-менее выраженной красно-коричневой окраской в основании стеблей.

Luzula multiflora (Ehrh. ex Retz.) Lej. ssp. **sibirica** V. Krecz. — Ожика сибирская. У, Т. Луговинные, мохово-осоковые и кустарничковые горные тундры, спорадически в А, до 1520 м над ур. моря.

Luzula pallescens Sw. — Ожика бледноватая. У. Сухие лужайки на прогалинах среди лиственничных лесов, спорадически в Л.

Luzula rufescens Fisch. ex E. Mey. s. str. — Ожика красноватая. Т. Луговинная тундра близ родника в А, редко.

Luzula tundricola Gorodk. ex V. Krecz. — Ожика тундровая. У. Горные тундры, редко.

Luzula wahlenbergii Rupr. ssp. **piperi** (Cov.) Hult. — Ожика Пайпера. У. Осоковые тундры, редко в А, около 1230 м над ур. моря.

Liliaceae s.l. — Лилиевые

Allium ochotense Prokh. — Лук охотский. У. Каменноберезовые леса, спорадически.

Allium strictum Schard. — Лук торчащий. У, Т. На шлаковых полях и лавовых потоках, сухих субальпийских лужайках в Л–СА, спорадически, до 1100 м над ур. моря.

Fritillaria camtschaticensis (L.) Ker-Gawl. — Рябчик камчатский. У. Субальпийские разнотравные луга, до 950 м над ур. моря.

Lilium debile Kittlitz — Лилия слабая. У. Каменноберезовые леса, спорадически.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. — Ллойдия поздняя. У, Т. На скалах, лавовых потоках и шлаковых полях, боковых моренах, горных тундрах, в СА–А, до 1740 м над ур. моря, спорадически.

Maianthemum bifolium (L.) F.W. Schmidt — Майник двулистный. У, Т. Леса, разнотравные луга вдоль опушек лиственничников, обычен.

Maianthemum dilatatum (Wood) Nels. et Macbr. — Майник широколистный. У. Каменноберезовые леса, часто.

Streptopus amplexifolius (L.) DC. — Стрептопус стеблеобъемлющий. У. Долинный тополевый лес с ольховником, спорадически в Л.

Tofieldia coccinea Richards. — Тофильдия ярко-красная. У, Т. На скалах в СА, по кустарничковым и травяно-кустарничковым горным тундрам, шлаковым и пепловым полям в А, около 900–1300 м над ур. моря, часто.

Veratrum oxysepalum Turcz. — Чемерица остродольная. У, Т. Леса, луга, заросли кустарников, спорадически в Л–СА, до 960 м над ур. моря.

Iridaceae — Ирисовые

Iris setosa Pall. ex Link — Ирис щетинистый. У. Лиственничные редколесья, каменноберезовые леса, разнотравные луга, спорадически в Л.

Orchidaceae — Орхидные

Coeloglossum viride (L.) Hartm. — Пололепестник зеленый. У, Т. Травяно-кустарничковые, кустарничковые и пятнистые горные тундры, спорадически в А, до 1240 м над ур. моря.

Corallorhiza trifida Chatel. — Ладьян трехнадрезанный. У, Т. Зарастающие лавовые потоки, травяно-кустарничковые горные тундры, редко в А, около 1100 м над ур. моря.

Cypripedium guttatum Sw. — Венерин башмачок крапчатый. У. Собран в высокогорьях вулкана Ушковский, но экология неизвестна. В фондах БИН РАН имеются сборы В. Протопопова с предгорий Толбачика, на этикетке отмечено, что окраска цветков вполне типичная для *C. guttatum*.

Cypripedium yatabeanum Makino — Венерин башмачок Ятабе. У, Т. В каменноберезовых лесах, у опушек лиственничных лесов, по олуговелым окраинам кустарничковых тундр близ ледника. Спорадически в Л–А.

Goodyera repens (L.) R. Br. — Гудайера ползучая. У, Т. Лиственничные леса, спорадически.

Salicaceae — Ивовые

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — Чозения толокнянколистная. Т. На шлаковых полях и по долинам сухих речек в Л, спорадически.

Populus suaveolens Fisch. s. l. — Тополь душистый. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые и пепловые поля, долины сухих речек. Обычен в Л, где встречается по

берегам рек, а также является одним из пионеров зарастаний лавовых потоков, образуя местами тополевые редколесья. Спорадически в СА–А, где встречается в виде маленьких обмерзших кустиков и проростков. До 1160 м над ур. моря.

***Populus tremula* L.** — Осина обыкновенная. У, Т. Лиственничные леса, спорадически.

***Salix alaxensis* Cov.** — Ива аляскинская. Т. У ледника на северном склоне Толбачика. Образует кустарниковые заросли в СА (до 2 м высоты).

***Salix arctica* Pall.** — Ива арктическая. У, Т. Опушки стланиковых зарослей, луговые склоны, лавовые потоки, подножия скал, травяно-кустарничковые и пятнистые горные тундры, часто в СА–А, до 1650 м над ур. моря.

***Salix bebbiana* Sarg.** — Ива Бебба. У, Т. Леса, луга, лавовые потоки и шлаковые поля, спорадически в Л, до 900 м над ур. моря.

***Salix caprea* L.** — Ива козья. У, Т. Леса (небольшое дерево), лавовые потоки и шлаковые поля (в виде маленьких кустиков), обычна в Л, редко в СА–А, до 1160 м над ур. моря.

***Salix chamissonis* Andress.** — Ива Шамиссо. У, Т. Временные водотоки, травянистые склоны к ручьям, окраины снежников и места их длительного залегания, сырые горные тундры, спорадически в А, местами обычна и обильна, до 1500 м над ур. моря.

***Salix erythrocarpa* Kom.** — Ива красноплодная. У, Т. Лавовые потоки, каменистые и травяно-кустарничковые горные тундры. Часто в А, около 1100–1670 м над ур. моря.

***Salix fuscescens* Andress.** — Ива чернеющая. У. Заболоченные берега озер, спорадически в СА.

***Salix glauca* L.** — Ива сизая. Т. Лавовые потоки, каменистые склоны, кустарничковые тундры в долине р. Студёной. Спорадически в СА, редко в А, до 1600 м над ур. моря.

***Salix hastata* L.** — Ива копьевидная. У, Т. Спорадически на экотоне верхней границы леса, более обычна в зарослях ив вдоль ледника на северном склоне Толбачика.

***Salix krylovii* E. Wolf** — Ива Крылова. У. Небольшие монодоминантные группы зарослей в ложбине на экотоне верхней границы леса (кусты 0,4–1,4 м высотой), а также вдоль ледника на вулкане Толбачик, редко в СА.

***Salix nummularia* Anderss.** — Ива монетовидная. Т. На отложениях, покрывающих верх ледника, очень редко в А. Представлена всего несколькими вегетативными куртинками с очень мелкими листьями. По мнению В.Ю. Баркалова, данные образцы правильнее отнести к следующему виду.

***Salix phlebophylla* Anderss.** — Ива жилколистная. Т. Каменистые горные тундры, редко.

***Salix polaris* Wahlenb.** — Ива полярная. Т. Берега горных ручьев, временные водотоки, переувлажненные участки горных тундр. Спорадически в А, около 1390–1650 м над ур. моря.

Salix pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder. — Ива ложнопятитычинковая. Т. Лесные опушки, лавовые потоки. Редко в Л.

Salix pulchra Cham. — Ива красивая. У, Т. Леса, заросли ольховника, лавовые потоки и шлаковые поля, тундровые склоны. Часто в Л–СА (кустарник до 1,5 м высоты), редко в А (до 15–20 см высоты), до 1230 м над ур. моря.

Salix reptans Rupr. — Ива ползучая. У, Т. Шлаковые склоны лавовых потоков, боковые морены у ледников, спорадически в А, до 1520 м над ур. моря.

Salix reticulata L. — Ива сетчатая. У, Т. Луговинные, травяно-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые и замоховелые горные тундры, часто в А, около 1050–1520 м над ур. моря.

Salix schwerinii E. Wolf. — Ива Шверина. У, Т. Берега ручьев, шлаковые поля в Л, редко.

Salix sphenophylla A. Skvorts. — Ива клинолистная. У, Т. Травяно-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые, замоховелые и каменистые горные тундры, лавовые потоки и шлаковые поля, часто в А, около 930–1800 м над ур. моря.

Salix tschuktschorum A. Skvorts. — Ива чукчей. У, Т. Лавовые потоки и каменистые горные тундры, крупнокаменистые осыпи и россыпи, часто в СА–А, около 900–1660 м над ур. моря.

Salix udensis Trautv. et Mey. — Ива удская. У, Т. Поймы ручьев и сухих речек, опушки зарослей ольховника, лавовые потоки и шлаковые поля, боковые морены. Часто в Л–СА (дерево или высокий кустарник), редко в А (небольшие кустики до 20–30 см высоты), до 1520 м над ур. моря.

Betulaceae — Березовые

Alnus fruticosa Pall. s.l. — Ольха кустарниковая, ольховник. У, Т. Образует кустарниковые заросли по берегам ручьев в Л, небольшими группами встречается в каменноберезняках, является доминантом кустарниковых зарослей в СА. Повсеместно, до 930 м над ур. моря.

Alnus hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr. — Ольха волосистая. У. Берега рек и ручьев в Л.

Betula ermanii Cham. — Береза Эрмана, или каменная береза. У, Т. В качестве примеси в лиственничных лесах, доминант каменноберезовых лесов (до 930 м над ур. моря), отдельными деревьями и группами встречается среди кустарниковых зарослей в СА, в виде проростков спорадически встречается на лавовых потоках и шлаковых полях в А.

Betula exilis Sukacz. — Береза тощая. У, Т. Кустарничковые тундры в Л–А, до 1120 м над ур. моря, спорадически, но местами обильно (в голубично-ерниковой тундре — один из доминантов).

Betula middendorffii Trautv. et Mey. — Береза Миддендорфа. У, Т. Лиственничные леса, редко.

Betula platyphylla Sukacz. — Береза плосколистная. У, Т. В качестве небольшой примеси довольно обычна в лиственничных лесах.

Urticaceae — Крапивные

Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. — Крапива узколистная. Т. На лавовом потоке в Л. Редко.

Urtica platyphylla Wedd. — Крапива плосколистная. Т. В зарослях ольховника у ручья Водопадного. Редко.

Polygonaceae — Гречишные

Acetosa lapponica (Hiit.) Holub — Щавель лапландский. У. Лиственничные и каменноберезовые леса, разнотравные луга и луговинные тундры, спорадически в Л–СА, до 935 м над ур. моря.

Aconogonon tripterocarpum (A. Gray) Naga — Таран трёхкрылоплодный. У, Т. Лиственничные редколесья, голубично-ерниковые, травяно-кустарничковые и каменистые тундры, спорадически в Л–А, до 1460 м над ур. моря.

Bistorta plumosa (Small.) D. Löve — Змеевик перистый. У, Т. Травяно-кустарничковые, моховые и пятнистые горные тундры, спорадически в А, около 935–1500 м над ур. моря.

Bistorta vivipara (L.) S.F. Gray — Змеевик живородящий. У, Т. Лиственничные редколесья, разнотравные луга, травяно-кустарничковые, замоховелые и каменистые горные тундры, ложбины временных водотоков, часто в Л–А, до 1520 м над ур. моря.

Oxyria digyna (L.) Hill — Кисличник двухстолбиковый. У, Т. Берега горных ручьев, окраины снежников, лавовые потоки, шлаковые осыпи и каменистые участки на горных склонах. Часто в А, до 1600 м над ур. моря.

Portulacaceae — Портулаковые

Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. — Клейтония остролистная. У, Т. Переувлажненные замоховелые горные тундры, спорадически в А, до 1400 м над ур. моря.

Claytonia arctica Adams — Клейтония арктическая. У, Т. Кустарничково-луговинные, моховые и каменистые тундры (преимущественно переувлажненные), берега ручейков, довольно часто в А, около 1130–1600 м над ур. моря.

Claytonia sarmentosa С.А. Меу. — Клейтония отпрысковая. У, Т. Сырые горные тундры, редко в А.

Caryophyllaceae — Гвоздичные

Arenaria capillaris Poir. — Песчанка волосовидная. У, Т. Лавовые потоки. Спорадически в Л–А.

Cerastium beringianum Cham. et Schlecht. — Ясколка берингийская. У, Т. На моховых и пятнистых тундрах, сыром мелкоземье по берегам горных ручьев, сырым шлакам, зарастающим лавовым потокам. Спорадически в Л–А, около 800–1520 м над ур. моря.

Cerastium maximum L. — Ясколка большая. У. Сырые травянистые и каменистые склоны, редко в СА.

Dianthus repens Willd. — Гвоздика ползучая. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, пятнистые тундры, редко в Л, часто в СА–А, около 900–1260 м над ур. моря.

Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozh. — Гастролихнис безлепестный. У, Т. На сыром мелкоземистых травяно-кустарничковых горных тундр и в переувлажненных осоково-моховых горных тундрах. Спорадически в СА–А, до 1390 м над ур. моря.

Gastrolychnis brachypetala (Hornem.) Tolm. et Kozhancikov — Гастролихнис коротколепестковый. Т. На лавовых потоках в Л, спорадически, местами обилен.

Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. — Минуарция арктическая. У, Т. Лавовые потоки, каменистые обнажения у ручьев, травяно-кустарничковые, моховые и пятнистые тундры, часто в А, около 910–1460 м над ур. моря.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. — Минуарция двухцветковая. У, Т. Берега горных ручьев и травянистые склоны в А, редко.

Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf. — Минуарция крупноплодная. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые и пепловые поля, окраины снежников, пятнистые и лоскутные горные тундры. Часто в А, около 990–1800 м над ур. моря.

Minuartia verna (L.) Hiern — Минуарция весенняя. У, Т. Сырые мелкоземистые проплешины в горных тундрах, шлаковые и пепловые поля, лавовые потоки, боковые морены ледников. Спорадически в А, около 900–1100 м над ур. моря.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — Мерингия бокоцветная. У, Т. В лесах и зарослях ольховника, часто в Л–СА, до 910 м над ур. моря.

Sagina intermedia Fenzl — Мшанка промежуточная. У. На сырых мелкоземистых проплешинах в пятнистых горных тундрах, спорадически в А, до 1200 м над ур. моря.

Sagina saginoides (L.) Karst. — Мшанка мшанковидная. У, Т. На сыром мелкоземистых проплешинах по травяно-кустарничковым, травяно-моховым и пятнистым горным тундрам. Спорадически в А, около 1080–1100 м над ур. моря.

Silene acaulis (L.) Jacq. — Смолевка бесстебельная. У, Т. На лавовых потоках и останцах, в кустарничково-моховых тундрах, спорадически в А, до 1600 м над ур. моря.

Silene repens Patrín — Смолевка ползучая. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, субальпийские луга, скалы и каменистые склоны, часто в Л–А, до 1160 м над ур. моря.

Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong. — Звездчатка чашечкоцветковая. У, Т. Берега ручьев, спорадически в Л–СА, до 910 м над ур. моря.

Stellaria edwardsii R. Br. — Звездчатка Эдвардса. У. Мелкобугристые и пятнистые горные тундры, спорадически в СА–А, до 1240 м над ур. моря.

Stellaria eschscholtziana Fenzl — Звездчатка Эшшольца. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые и пепловые поля, кустарничковые и пятнистые горные тундры, травянистые склоны. Часто в СА–А, около 900–1600 м над ур. моря.

***Stellaria fenzlii* Regel** — Звездчатка Фенцля. У, Т. Опушки каменноберезовых лесов и стланиковых зарослей, спорадически в Л–СА.

***Stellaria fischeriana* Ser.** — Звездчатка Фишера. Т. Переувлажненные и сырые горные тундры, вулканический шлак. СПорадически в А, местами обычна, около 1390–1650 м над ур. моря.

***Stellaria laeta* Richards.** — Звездчатка яркая. У, Т. В пионерных группировках по склонам вулканических конусов, на лавовых потоках и сырых мелкоземистых пропелешинах горных тундр. СПорадически в Л–А, до 1560 м над ур. моря. Ее куртинки обычно плотно прижаты к субстрату, местами полностью задерновывая участки лавовых потоков.

***Stellaria longifolia* Muehl. ex Willd.** — Звездчатка длиннолистная. Т. Берега ручьев в Л, редко.

Ranunculaceae — Лютиковые

***Aconitum delphinifolium* DC.** — Борец живокостнолистный. У. На прогалинах среди стланиковых зарослей, спорадически в СА.

***Aconitum fischeri* Reichenb.** — Борец Фишера. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, довольно часто.

***Actaea erythrocarpa* Fisch.** — Воронец красноплодный. У. Еловые леса, спорадически.

***Anemone narcissiflora* L. ssp. *sibirica* (L.) Hult.** — Ветреница сибирская. У, Т. Лиственничные редколесья, опушки каменноберезовых лесов, голубично-ерниковые, травяно-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые тундры, временные водотоки, зарастающие лавовые потоки и шлаковые поля. Редко в Л, часто в СА–А, около 710–1530 м над ур. моря.

***Atragene ochotensis* Pall.** — Княжик охотский. У, Т. Леса, заросли кустарников, лавовые потоки (на лавых и в куртинах колосняка). Часто в Л–СА, редко в А, до 1100 м над ур. моря.

***Clematis fusca* Turcz.** — Ломонос бурый. У. Сухие разнотравные луга на прогалинах среди лиственничного леса, часто в Л.

***Delphinium brachycentrum* Ledeb.** — Живокость короткошпорцевая. У, Т. Леса, берега ручьев, окраины зарослей ольховника, временные водотоки, лавовые потоки. Часто в Л–СА, редко в А, до 1260 м над ур. моря.

***Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge** — Оксиграфис ледниковый. У, Т. Травяно-кустарничковые и каменистые горные тундры. СПорадически в А, около 1100–1600 м над ур. моря.

***Pulsatilla nuttalliana* (DC.) Bercht. et Presl** — Прострел Наттала. У, Т. Лавовые потоки и прилегающие участки шлаковых полей. СПорадически в СА–А, около 820–1100 м над ур. моря.

***Ranunculus altaicus* Laxman ssp. *sulphureus* (Soland) Kadota** — Лютик серножелтый. У. В местах длительного залеживания снега (в ложбинах), спорадически в СА–А, местами обильно.

Ranunculus eschscholtzii Schlecht. — Лютик Эшшольца. У, Т. Краины снежников, переувлажненные горные тундры. Спорадически в СА–А, около 960–1390 м над ур. моря.

Ranunculus propinquus С.А. Меу. — Лютик близкий. Т. На вертолетной площадке у дома вулканологов (сейсмостанция «Водопадный»), в СА. Заносное.

Ranunculus pygmaeus Wahlenb. — Лютик крошечный. У, Т. Замоховелые травянистые и тундровые берега ручьев и склоны над ними. Спорадически в СА–А, около 950–1390 м над ур. моря.

Ranunculus subcorymbosus Kom. — Лютик щитковидный. У. Субальпийские луга у ледника Бильченок, спорадически в СА.

Thalictrum alpinum L. — Василистник альпийский. У, Т. Голубично-ерниковые, осоковые, моховые и кустарничково-лишайниковые тундры, каменистые обнажения у ручьев. Спорадически в Л, обычен в СА–А, около 710–1520 м над ур. моря.

Thalictrum contortum L. — Василистник скрученный. У, Т. Луговые опушки лиственничных лесов. Редко.

Thalictrum minus L. s.l. — Василистник малый. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, разнотравные луга, часто в Л.

Thalictrum sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Meу. — Василистник редкоцветковый. У. Берега ручьев и пойменные леса, спорадически в Л.

Рanaveraceae — Маковые

Corydalis arctica M. Pop. — Хохлатка арктическая. У. По берегам ручьев под пологом зарослей ольховника, редко в СА.

Papaver alboroseum Hult. — Мак бело-розовый. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые и пепловые поля в А, до 1200 м над ур. моря, спорадически.

Papaver microcarpum DC. — Мак мелкоплодный. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, кустарничково-лишайниковые, моховые и пятнистые горные тундры, редко в СА, часто и обильно в А, около 900–1680 м над ур. моря.

Brassicaceae — Капустные

Arabis hirsuta (L.) Scop. s. str. — Резуха волосистая. Т. Лавовые потоки, спорадически в Л–СА.

Arabis hirsuta (L.) Scop. ssp. **stelleri** (DC.) Hult. — Резуха Стеллера. Т. Опушки зарослей ольховника, лавовые потоки, спорадически в СА–А.

Cardamine bellidifolia L. — Сердечник маргаритколистный. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, каменистые горные тундры, спорадически в А, около 1100–1800 м над ур. моря.

Cardamine umbellata Greene — Сердечник зонтичный. У. Замоховелые берега ручьев, спорадически в Л–СА, до 920 м над ур. моря.

Cardaminopsis lyrata (L.) Hiit. — Сердечниковидник лировидный. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, спорадически в СА–А, около 900–1100 м над ур. моря.

Draba lonchocarpa Rydb. — Крупка длинноплодная. У, Т. Каменистые и пятнистые горные тундры, лавовые потоки и шлаковые поля. Спорадически в СА–А, около 950–1680 м над ур. моря.

Ermania parryoides (Cham.) Botsch. — Эрмания парриевидная. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, каменистые и пятнистые горные тундры, часто в СА–А, около 900–1800 м над ур. моря.

Eutrema edwardsii R. Br. — Эвтрема Эдвардса. У. Кустарничковые тундры, спорадически в А, до 1240 м над ур. моря.

Parrya nudicaulis (L.) Regel — Паррия голостебельная. У, Т. Травяно-кустарничковые и замоховелые горные тундры, зарастающие лавовые потоки и шлаковые поля, спорадически в А, до 1500 м над ур. моря.

Crassulaceae — Толстянковые

Rhodiola integrifolia Raf. — Родиола цельнолистная. У, Т. Окраины снежников, берега нивальных ручейков, сырые каменистые склоны, ложбины временных водотоков, сырые шлаковые и мелкоземистые проплешины в горных тундрах, сырые кустарничково-лишайниковые и моховые тундры. Редко в Л–СА, часто в А, до 1540 м над ур. моря.

Rhodiola rosea L. — Родиола розовая. У, Т. Скалы, травянистые склоны и днища временных водотоков, лиственничные леса и каменноберезняки с невысоким травяным покровом. Спорадически в Л (близ верхней границы леса, местами обычна), часто в СА, редко в А, около 720–1100 м над ур. моря.

Sedum telephium L. var. **purpureum** L. — Очиток пурпурный. У, Т. Лиственничные редколесья, разнотравные луга, лавовые потоки, спорадически в Л.

Saxifragaceae — Камнеломковые

Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat. — Селезеночник Райта. У. Каменистые склоны и осыпи, редко в А.

Saxifraga calycina Sternb. — Камнеломка чашечная. У, Т. Более-менее сырые травяно-кустарничковые, кустарничково-лишайниковые, моховые и пятнистые горные тундры, окраины снежников и берега нивальных ручейков. Часто в А, около 1100–1600 м над ур. моря.

Saxifraga cherlerioides D. Don — Камнеломка шерлериевидная. У, Т. Скалы, лавовые потоки и шлаковые поля в Л–А, до 1540 м над ур. моря, часто.

Saxifraga foliolosa R. Br. — Камнеломка листочковая. У. По сырым мелкоземистым проплешинам в пятнистой тундре, редко в А, около 1200 м над ур. моря.

Saxifraga funstonii (Small) Fedde — Камнеломка Фэнстона. У, Т. Скалы, лавовые потоки и шлаковые поля, каменистые, пятнистые и кустарничково-моховые горные тундры, часто в СА–А, до 1600 м над ур. моря.

Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kit. — Камнеломка ястребинколистная. У, Т. Сырые кустарничковые и мохово-разнотравные горные тундры, изредка в А, около 1100–1460 м над ур. моря.

Saxifraga merkii Fisch. ex Sternb. — Камнеломка Мерка. У, Т. Шлаковые осыпи и россыпи, каменистые горные тундры. Часто в А, около 1360–1810 м над ур. моря.

Saxifraga nelsoniana D. Don s. str. — Камнеломка Нельсона. У, Т. Берега ручьев, лавовые потоки, травянистые и каменистые склоны у снежников, сырые горные тундры. Спорадически в Л–А, до 1390 м над ур. моря.

Saxifraga nelsoniana D. Don ssp. **insularis** (Hult.) Hult. — Камнеломка островная. У. Близ скал, спорадически в А, до 1450 м над ур. моря.

Saxifraga nelsoniana D. Don ssp. **porcildiana** (Calder et Savile) Hult. — Камнеломка Порсильда. У, Т. Окраины снежников, берега нивальных ручейков, сырые или переувлажненные горные тундры, травянистые склоны к временным водотокам. Часто в А, около 1000–1570 м над ур. моря. Окраска лепестков варьирует от чисто-белой до розовой.

Saxifraga nivalis L. — Камнеломка снежная. Т. На лавах в небольшом кратере среди лиственничного леса. Редко.

Saxifraga purpurascens Kom. — Камнеломка пурпурная. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, горные тундры, каменистые склоны у ручьев, редко в СА, часто в А, около 900–1600 м над ур. моря.

Saxifraga rivularis L. s. l. — Камнеломка ручейная. У, Т. Сырые склоны у ручьев, спорадически в Л–А, до 1570 м над ур. моря.

Saxifraga serpyllifolia Pursh — Камнеломка чабрецелистная. У, Т. Травяно-кустарничковые, кустарничково-моховые и каменистые горные тундры. Спорадически в А, около 1100–1540 м над ур. моря.

Saxifraga setigera Pursh — Камнеломка щетинистая. У. На пятнах сырого мелкозема по горным тундрам, спорадически в А, до 1460 м над ур. моря.

Parnassiaceae — Белозоровые

Parnassia palustris L. — Белозор болотный. У, Т. На сырых мелкоземистых пятнах по травяно-кустарничковому, замоховелым и пятнистым горным тундрам, в местах залеживания снега на шлаковых полях, по берегам ручьев, спорадически в СА–А, до 1100–1450 м над ур. моря.

Grossulariaceae — Крыжовниковые

Ribes dikuscha Fisch. ex Turcz. — Смородина дикуша. Т. На лавовом потоке в лиственничном лесу. Редко.

Ribes triste Pall. — Смородина печальная. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, лавовые потоки на верхней границе леса, заросли ольховника. Часто в Л, реже в СА, до 900 м над ур. моря.

Rosaceae — Розоцветные

Aruncus dioicus (Walt.) Fern. — Волжанка двудомная. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, заросли ольховника, субальпийские луга, часто в Л, реже в СА.

Crataegus chlorosarca Maxim. — Боярышник зеленомякотный. У. Опушки каменноберезовых лесов, спорадически в Л.

Dryas punctata Juz. — Дриада точечная. У, Т. Горные тундры, лавовые потоки, боковые морены у ледников. Часто в А, около 950–1500 м над ур. моря.

Filipendula camtschatica (Pall.) Maxim. — Лабазник камчатский. У. Склоны у ручьев и рек в распадках, спорадически в Л, местами обильно.

Geum macrophyllum Willd. — Гравилат крупнолистный. У. Поймы ручьев, редко в Л.

Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle — Новосиверсия ледяная. У. На лавовых останцах и каменистых горных тундрах, спорадически в А, около 1400–1560 м над ур. моря.

Padus avium Mill. — Черемуха обыкновенная. У, Т. У дороги в лиственничном лесу. Спорадически.

Potentilla elegans Cham. et Schlecht. — Лапчатка изящная. Т. Кустарничково-моховые горные тундры, каменистые гребни водоразделов. Спорадически в А, около 1610–1800 м над ур. моря.

Potentilla fruticosa L. — Лапчатка кустарниковая. У, Т. На экотоне верхней границы леса, по каменистым, моховым и пятнистым горным тундрам, скалам, травянистым и каменистым склонам, спорадически в СА–А, до 1460 м над ур. моря.

Potentilla nivea L. — Лапчатка снежная. У, Т. На лавах, зарастающих лавовых потоках и шлаковых осыпях возле них. Редко в Л–СА.

Potentilla stolonifera Lehm. ex Ledeb. — Лапчатка побегоносная. Т. На шлаках у лавового потока по краю поля Магуськина. Редко в А (возможно, заносная).

Potentilla vulcanicola Juz. — Лапчатка вулканическая. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые россыпи, травяно-кустарничковые и кустарничково-моховые тундры, каменистые склоны. Редко в Л–СА, часто в А, до 1680 м над ур. моря.

Rosa acicularis Lindl. — Шиповник иглистый. У, Т. Лиственничные леса, часто.

Rosa amblyotis С.А. Меу. — Шиповник тупоушковый. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, лавовые потоки и шлаковые поля, часто в Л, редко в СА. Следует отметить, что, несмотря на произрастание обоих видов в одних и тех же местах, гибриды между ними не наблюдались.

Rubus arcticus L. — Княженика. У, Т. Обычна в лиственничниках и на экотоне верхней границы леса, изредка встречается в луговинных тундрах.

Rubus idaeus L. ssp. **melanolasius** Focke. — Малина чёрнокосматая, или сахалинская. Т. Обычна на лавовых потоках в лиственничных лесах.

Sanguisorba officinalis L. — Кровохлебка лекарственная. У, Т. Сухие разнотравные и субальпийские луга, голубично-ерниковые, луговинные, моховые и пятнистые тундры, спорадически в Л–А, местами обычна, до 1300 м над ур. моря.

Sibbaldia procumbens L. — Сиббальдия лежащая. У, Т. В местах залеживания снега и по днищам временных водотоков в А, до 1430 м над ур. моря.

Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br. — Рябинник рябинолистный. Т. Опушки лиственничных лесов. Спорадически в Л.

Sorbus aucuparia L. ssp. **sibirica** (Hedl.) Kryl. — Рябина сибирская. У, Т. Лиственничные леса, часто. Более редка в каменноберезняках.

Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem. — Рябина бузинолистная. У, Т. На верхней границе лиственничных лесов и в каменноберезняках, в зарослях ольховника, спорадически в Л–СА.

Spiraea beauverdiana Schneid. — Спирея Бовера. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, заросли ольховника, лавовые потоки и шлаковые поля у верхней границы леса. Часто в Л–СА, до 960 м над ур. моря.

Spiraea media Franz Schmidt — Спирея средняя. У, Т. Лиственничные леса, лавовые останцы в лесном поясе. Спорадически в Л.

Fabaceae — Бобовые

Astragalus alpinus L. — Астрагал альпийский. У, Т. Галечники ручьев и рек, Каменноберезняки у их верхней границы, субальпийские луга, лавовые потоки и шлаковые поля, замоховелые и пятнистые горные тундры. Спорадически в Л–А, до 1300 м над ур. моря.

Astragalus frigidus (L.) A. Gray — Астрагал холодный. У. Каменноберезовый лес в окрестностях ледника Бильченок. Редко в Л.

Astragalus sealei Lepage — Астрагал Сеалея. У. Лиственничные редколесья, осоково-кустарничковые и голубичные тундры, спорадически на экотоне верхней границы леса, около 900–960 м над ур. моря. Окраска цветков варьирует от почти белых до голубых.

Astragalus umbellatus Bunge — Астрагал зонтичный. У, Т. Обнажения лав, кустарничково-лишайниковые, луговинные и пятнистые горные тундры. Спорадически в А, местами обычен, около 970–1500 м над ур. моря.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. — Копеечник копеечниковидный. У, Т. Лиственничники и каменноберезняки близ их верхней границы, субальпийские луга, зарастающие лавовые потоки и шлаковые поля, луговинные, травяно-моховые и травяно-кустарничковые тундры, днища временных водотоков. Спорадически в Л–СА, часто в А, около 900–1520 м над ур. моря.

Lathyrus pilosus Cham. — Чина волосистая. У. Леса, субальпийские луга, часто в Л, редко в СА, до 910 м над ур. моря.

Oxytropis anadyrensis Vass. — Остролодочник анадырский. Т. Южные тундровые склоны близ ледника у р. Студёной. Спорадически в А.

Oxytropis erecta Kom. — Остролодочник прямой. У. Голубично-ерниковая тундра («моховище») на обширной прогалине среди лиственничного леса по юго-западному склону вулкана Ушковский, около 710 м над ур. моря.

Oxytropis evenorum Jurtz. et Khokhr. — Остролодочник эвенов. Т. На тундрах по долине р. Студёной, близ ледника. Спорадически в А.

Oxytropis kamtschatica Hult. — Остролодочник камчатский. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля. Редко в Л–СА, часто в А, до 1100 м над ур. моря.

Oxytropis ochotensis Bunge — Остролодочник охотский. У, Т. Лиственничные редколесья, каменистые склоны у ручьев и рек, низкотравные лужайки, травянисто-кустарничковые и травяно-моховые тундры на лавовых потоках, зарастающие шлаковые поля и пятнистые горные тундры. Спорадически в СА–А, около 900–1520 м над ур. моря.

Oxytropis pumilio (Pall.) Ledeb. — Остролодочник карликовый. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, каменистые и ветробойные горные тундры. Часто в А, около 930–1650 м над ур. моря.

Oxytropis revoluta Ledeb. — Остролодочник завернутый. У, Т. Зарастающие лавовые потоки, нивальные лужайки, травяно-кустарничковые, моховые, кустарничково-лишайниковые и пятнистые горные тундры. Часто в А, около 960–1600 м над ур. моря.

Oxytropis vassiliczenkoi Jurtz. s. str. — Остролодочник Васильченко. У. Горные тундры, редко в А.

Geraniaceae — Гераниевые

Geranium erianthum DC. — Герань волосистоцветковая. У, Т. Леса, луга, обычна в Л–СА, вплоть до верхней границы леса и субальпийского пояса, редко в А, до 1200 м над ур. моря.

Empetraceae — Шикшевые

Empetrum nigrum L. s.l. — Шикша, или водяника черная. У, Т. Обычна в лиственничных лесах, спорадически — в каменноберезняках, на лавовых потоках в Л–СА, более часто в кустарничково-лишайниковых, моховых и травяно-кустарничковых горных тундрах в А, до 1460 м над ур. моря.

Violaceae — Фиалковые

Viola biflora L. — Фиалка двухцветковая. У, Т. Каменноберезовые леса, заросли ольховника, каменистые склоны. Спорадически в Л–СА, до 990 м над ур. моря.

Viola crassa Makino — Фиалка толстая. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые и пепловые поля в СА–А, около 950–1200 м над ур. моря. Спорадически. Помимо типовой формы с голыми листьями встречаются и растения с опушенными листьями.

Viola epipsiloides A. et D. Löve — Фиалка сверху-голенькая. У. Травянистые склоны у снежников, заросли ольховника, часто в СА, до 960 м над ур. моря.

Viola sachalinensis Boissieu — Фиалка сахалинская. У. Субальпийские луга у ледника Бильченок, спорадически.

Viola selkirkii Pursh ex Goldie — Фиалка Селькирка. У. Каменноберезняки и заросли ольховника, часто в Л–СА.

Onagraceae — Ослинниковые

Chamerion angustifolium (L.) Holub — Иван-чай узколистный. У, Т. Леса, луга, заросли кустарников, лавовые потоки, шлаковые поля (в зарослях колосняка и у снежников). Часто в Л–СА, редко в А, до 1400 м над ур. моря.

Chamerion latifolium (L.) Holub — Иван-чай широколистный. У, Т. Лавовые потоки, пепловые и шлаковые поля, травяно-кустарничковые горные тундры, отложения на поверхности ледника имени Института вулканологии. Редко в СА, более часто в А, до 1430 м над ур. моря.

Epilobium alpinum L. — Кипрей альпийский (syn.: *Epilobium anagallidifolium* Lam.). Т. По сырým днищам временных водотоков в А, редко.

Epilobium hornemannii Reichenb. — Кипрей Хорнеманна. У. По временным водотокам и берегам ручьёв, травянистым склонам у снежников, довольно часто в СА.

Apiaceae — Сельдерейные

Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen. — Дудник Гмелина. У, Т. Лиственничные редколесья, каменноберезняки, субальпийские луга, изредка на экотоне верхней границы леса, до 910 м над ур. моря.

Heracleum lanatum Michx. — Борщевик шерстистый. У, Т. Пойменные заросли ольховника у рек и ручьёв, каменноберезняки, субальпийские луга, спорадически в Л, редко в СА, до 910 м над ур. моря.

Pachyleurum alpinum Ledeb. — Толстореберник альпийский. У, Т. Зарастающие лавовые потоки, голубично-ерниковые, травяно-кустарничковые, моховые, кустарничково-лишайниковые и пятнистые тундры, днища временных водотоков. Редко в Л–СА, часто в А, до 1370 м над ур. моря.

Pleurospermum uralense Hoffm. — Реброплодник уральский. У. Каменноберезовые леса, разнотравные луга, спорадически в Л.

Tilingia ajanensis Regel et Til. — Тилингия аянская. У. Луговинные тундры на экотоне верхней границы леса, около 935 м над ур. моря.

Ericaceae — Вересковые

Andromeda polifolia L. — Подбел многолистный. У. Моховые и мохово-осоковые тундры, спорадически в СА–А, до 1120 м над ур. моря.

Arctous alpina (L.) Niedenzu — Арктоус альпийский. У, Т. Лиственничные редколесья, опушки зарослей кедрового стланика, травяно-кустарничковые, кустарничковые и моховые горные тундры, зарастающие лавовые потоки. Редко в Л, более часто в СА–А, до 1100 м над ур. моря.

Bryanthus gmelinii D. Don — Бриантус Гмелина. У. Кустарничковые тундры, лавовые останцы, спорадически в А, до 1100 м над ур. моря.

Cassiope lycopodioides (Pall.) D. Don — Кассиопея плауновидная. У, Т. Лавовые потоки и горные тундры, каменистые склоны и скалы, часто в А, до 1800 м над ур. моря.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench — Болотный мирт чашечный. Т. Заболоченный берег озера, редко в Л.

Ledum palustre L. s. str. — Багульник болотный. У, Т. Лиственничные леса, лавовые потоки, часто в Л, редко в СА, до 900 м над ур. моря.

Ledum palustre L. ssp. **decumbens** (Ait.) Hult. — Багульник стелющийся. У, Т. Лиственничные леса, травяно-кустарничковые горные тундры, лавовые потоки, каменистые склоны, Спорадически в Л (местами обильно), часто в СА–А, до 1100 м над ур. моря.

Loiseleuria procumbens (L.) Desv. — Луазелеурия лежачая. У, Т. Лавовые потоки, травяно-кустарничковые и каменистые горные тундры. Часто в в А, до 1460 м над ур. моря.

Moneses uniflora (L.) A. Gray — Одноцветка крупноцветковая. Т. Под кустами кедрового стланика на экотоне верхней границы леса. Редко.

Orthilia obtusata (Turcz.) Naga — Бокоцветка притупленная. Т. На лавовых потоках в поясе лиственничных лесов и под кустами кедрового стланика на экотоне верхней границы леса. Редко.

Orthilia secunda (L.) House — Бокоцветка однобокая. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, часто, до 910 м над ур. моря.

Phyllodoce caerulea (L.) Bab. — Филлодоце голубая. У, Т. По днищам временных водотоков, на травянистых и тундровых склонах в местах залеживания снега, довольно часто в А, до 1500 м над ур. моря.

Pyrola chlorantha Sw. — Грушанка зеленоватая. У, Т. Лиственничные леса, спорадически.

Pyrola incarnata (DC.) Freyn — Грушанка мясокрасная. У, Т. Леса, заросли кедрового стланика, зарастающие лавовые потоки и шлаковые поля, луговинные и кустарничковые тундры, спорадически в Л–А, местами обильно, до 1390 м над ур. моря.

Pyrola minor L. — Грушанка малая. У, Т. Каменноберезовые леса и стланиковые заросли, субальпийские луга, травянистые и тундровые склоны, спорадически в Л–А, до 1210 м над ур. моря.

Rhododendron aureum Georgi — Рододендрон золотистый. У, Т. На верхней границе лиственничных и каменноберезовых лесов, по окраинам стланиковых зарослей, на травяно-кустарничковых горных тундрах, нивальных лужайках. Редко в Л, часто в СА–А, до 1370 м над ур. моря.

Rhododendron camtschaticum Pall. — Рододендрон камчатский. У, Т. Лавовые потоки, травяно-кустарничковые, моховые и пятнистые тундры, часто в А, около 970–1260 м над ур. моря.

Vaccinium praestans Lamb. — Красника, или клоповка. У. Каменноберезовые леса, редко в Л.

Vaccinium uliginosum L. — Голубика обыкновенная. У, Т. Леса, окраины стланиковых зарослей, зарастающие лавовые потоки, кустарничковые и моховые тундры, часто в Л–СА, редко в А, до 1460 м над ур. моря.

Vaccinium vitis-idaea L. s.l. — Брусника обыкновенная. У, Т. Лиственничные леса, заросли кедрового стланика, лавовые потоки, тундровые склоны, до 1340 м над ур. моря.

Vaccinium vulcanorum Kom. — Голубика вулканическая. У, Т. Лиственничные редколесья, зарастающие лавовые потоки, травяно-кустарничковые, моховые и кустарничково-лишайниковые пятнистые горные тундры, редко в Л–СА, часто в А, около 970–1520 м над ур. моря. Относительно голубики обыкновенной в большинстве случаев данный вид занимает участки с более каменистым субстратом, ветробойные или с длительным залеживанием снега. Однако на окраине лиственничного редколесья по склону вулкана Ушковский (950 м над ур. моря) отмечено двухярусное сообщество, в котором под более крупными кустами *V. uliginosum* (около 40 см высоты) были развиты сплошные заросли *V. vulcanorum* (до 20 см высоты). Растения промежуточного облика не наблюдались ни в данном сообществе, ни поблизости.

Diapensiaceae — Диапенсиевые

Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai — Диапенсия обратнойцевидная. У, Т. Лавовые потоки, каменистые склоны и скалы у рек и ручьев, травяно-кустарничковые, моховые и каменистые горные тундры. Редко в СА, часто в А, до 1670 м над ур. моря.

Primulaceae — Первоцветные

Androsace chamejasme Wulfen ssp. **arctisibirica** Korobkov — Проломник арктико-сибирский. У. На скалах у ручья, редко в Л, около 900 м над ур. моря. Наряду с типичными в этих же популяциях обычны растения, переходные к следующему подвиду.

Androsace chamejasme Wulfen ssp. **capitata** (Willd. ex Roem et Schult.) Korobkov — Проломник головчатый. У, Т. Горные тундры, лавовые потоки, каменистые обнажения у рек и ручьев, довольно часто в А, до 1510 м над ур. моря.

Androsace septentrionalis L. — Проломник северный. Т. На обнажениях лав. Редко в Л.

Primula cuneifolia Ledeb. — Первоцвет клинолистный. У. Нивальные лужайки, тундровые склоны в местах залеживания снега, спорадически в А.

Primula farinosa L. — Первоцвет мучнистый. У, Т. Каменистые обнажения у рек и ручьев, зарастающие лавовые потоки, пятнистые горные тундры, спорадически в Л–А, около 770–1240 м над ур. моря.

Primula nutans Georgi — Первоцвет поникающий, или сибирский. Т. Горные тундры, редко.

Trientalis europaea L. ssp. **arctica** Hult. — Седмичник арктический. У, Т. Леса и стланиковые заросли, разнотравные луга, часто в Л–СА, до 910 м над ур. моря.

Plumbaginaceae — Свинчатковые

Armeria maritima (Mill.) Willd. — Армерия морская. У, Т. На мелкоземистых и пепловых сырых проплешинах по лавовым потокам и горным тундрам, sporadически в А, до 1520 м над ур. моря.

Gentianaceae — Горечавковые

Gentiana algida Pall. — Горечавка холодная. У, Т. Кустарничково-луговинные и пятнистые сырые тундры. Sporadически в А, около 1100–1520 м над ур. моря.

Gentiana glauca Pall. — Горечавка сизая. У. Горные тундры, нивальные лужайки, sporadически в А.

Gentianella auriculata (Pall.) Gillett — Горечавочка ушастая. У. Лиственничные редколесья, травянистые склоны, sporadически в Л–СА.

Lomatogonium carinthiacum (Wulf) Reichenb. — Ломатогониум каринтийский. У. Низкотравные лужайки, кустарничково-травяные и пятнистые тундры, sporadически в СА–А, до 1200 м над ур. моря.

Lomatogonium rotatum (L.) Fries ex Fern. — Ломатогониум колесовидный. У, Т. Мезоксерофитные лужайки по южным склонам, луговинные тундры, редко в СА–А.

Polemoniceae — Синюховые

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — Синюха остролепестная. У, Т. Лиственничные леса, временные водотоки, травянистые и тундровые склоны, замоховелые берега ручьев, sporadически в Л, чаще в СА–А, местами обильно, до 1440 м над ур. моря.

Polemonium boreale Adams — Синюха северная. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, каменистые отложения на поверхностях ледников и морены, часто в СА–А, до 1200 м над ур. моря.

Polemonium campanulatum (Th. Fries.) Lindb. fil. — Синюха колокольчиковая. У. Лиственничные леса, сырые луга и заболоченные тундры, берега ручьев, sporadически в Л–СА, до 940 м над ур. моря.

Boraginaceae — Бурачниковые

Eritrichium kamtschaticum Kom. — Незабудочник камчатский. Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, часто в СА–А, около 900–1100 м над ур. моря.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge — Незабудочник мохнатый. У. Нивальные луговины, горные тундры в местах залеживания снега, sporadически в СА–А.

Mertensia pubescens (Roem. et Schult.) DC. — Мертензия опушенная. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса (верх лесного пояса), заросли ольховника, лавовые потоки, уступы скал, травяно-кустарничковые и моховые горные тундры, редко в Л, часто в СА–А, около 720–1450 м над ур. моря.

Scrophulariaceae — Норичниковые

Castilleja pallida (L.) Spreng. s.l. — Кастиллея бледная. У, Т. На травянистых и каменистых склонах у рек и ручьев, по горным тундрам и зарастающим лавовым потокам, часто в СА–А, до 1500 м над ур. моря.

Lagotis glauca Gaertn. — Лаготис сизый. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, травяно-кустарничковые, моховые и пятнистые горные тундры, особенно часто на сырых мелкоземистых и суглинистых проплешинах. Спорадически в А, около 1000–1520 м над ур. моря.

Pedicularis capitata Adams — Мытник головчатый. У, Т. Травяно-кустарничковые и каменистые горные тундры. Часто в А, около 1160–1560 м над ур. моря.

Pedicularis eriophora Turcz. — Мытник мохнатоодетый. У, Т. Субальпийские низкотравные луга, луговинные и кустарничковые ветробойные горные тундры. Часто в А, около 960–1520 м над ур. моря.

Pedicularis labradorica Wirsing — Мытник лабладорский. У. Голубично-ерниковые тундры на обширных прогалинах среди листовичного леса, сырые мохово-осоковые горные тундры, спорадически в Л–А, до 1120 м над ур. моря.

Pedicularis lanata Willd ex Cham. et Schlecht. — Мытник мохнатый. У, Т. Горные тундры по гребням водоразделов и ветробойным склонам. Часто в А, около 970–1540 м над ур. моря.

Pedicularis oederi Vahl — Мытник Эдера. У, Т. Горные тундры, зарастающие лавовые потоки, каменистые, травянистые и замоховелые склоны к рекам и ручьям, редко в СА, часто в А, около 910–1540 м над ур. моря.

Pedicularis resupinata L. — Мытник перевернутый. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, луга, заросли ольховника. Часто в Л, реже в СА, до 910 м над ур. моря.

Pedicularis sudetica Willd. ssp. **albolabiata** Hult. — Мытник белогубый. У, Т. Сырые и слегка заболоченные горные тундры. Спорадически в А, около 935–1600 м над ур. моря.

Pedicularis sudetica Willd. ssp. **interioroides** Hult. — Мытник внутренний. У, Т. Луговинные, кустарничковые ветробойные и пятнистые горные тундры. Часто в А, около 1100–1600 м над ур. моря.

Pedicularis verticillata L. — Мытник мутовчатый. У, Т. Разнотравные лужайки на экотоне верхней границы леса, травянистые склоны, луговинные, кустарничковые, замоховелые и пятнистые тундры, часто в СА–А, около 830–1450 м над ур. моря.

Veronica grandiflora Gaerth. — Вероника крупноцветковая. У, Т. По склонам временных водотоков, приречным скалам, берегам ручьев, окраинам снежников, горным тундрам, спорадически в СА–А, около 810–1500 м над ур. моря.

Orobanchaceae — Заразиховые

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — Бошнякия русская. У, Т. В зарослях ольховника или вдоль их опушек, спорадически в СА, до 850 м над ур. моря.

Rubiaceae — Мареновые

Galium boreale L. — Подмаренник северный. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, разнотравные луга, часто в Л, реже в СА, до 910 м над ур. моря.

Galium kamtschaticum Stell. ex Schult. et Schult. fil. — Подмаренник камчатский. У. Каменноберезовые леса, заросли ольховника, спорадически в Л–СА.

Galium physocarpum Ledeb. — Подмаренник вздутоплодный. У. Лиственничные редколесья близ верхней границы леса, редко в Л.

Galium triflorum Michx. — Подмаренник трехцветковый. У. У ручья, редко в Л.

Caprifoliaceae — Жимолостные

Linnaea borealis L. — Линнея северная. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, стланиковые заросли и их опушки, замоховелые камни, часто в Л, реже в СА, до 910 м над ур. моря.

Lonicera caerulea L. — Жимолость голубая. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, опушки стланиковых зарослей. Часто в Л, реже в СА, до 910 м над ур. моря.

Lonicera chamissoi Bunge ex P. Kir. — Жимолость Шамиссо. У. Каменноберезовые леса, спорадически.

Valerianaceae — Валериановые

Valeriana capitata Pall. ex Link. — Валериана головчатая. У, Т. Лиственничные редколесья, каменистые склоны и берега ручьев (обычно на моховой дернине), кустарничково-луговинные, моховые и осоковые горные тундры, спорадически в А, местами обычна, до 1300 м над ур. моря.

Campanulaceae — Колокольчиковые

Campanula lasiocarpa Cham. — Колокольчик волосистоплодный. У, Т. Скалы, лавовые потоки, шлаковые и пепловые поля. Спорадически в СА, часто в А, около 540–1600 м над ур. моря.

Asteraceae — Астровые

Antennaria angustata Greene — Кошачья лапка суженная. У, Т. Горная тундра у подножия скал, редко в А, около 1500 м над ур. моря.

Antennaria dioica (L.) Gaertn. — Кошачья лапка двудомная. У, Т. Шлаковые поля, южные тундровые склоны у р. Студёной, спорадически в Л–СА.

Arnica lessingii Greene — Арника Лессинга. У, Т. На сыроватых пятнистых горных тундрах, спорадически в А, около 1100–1450 м над ур. моря.

Artemisia arctica Less. — Полынь арктическая. У, Т. Опушки лиственничных лесов близ их верхнего предела, субальпийские луга, нивальные лужайки, горные тундры, временные водотоки и берега ручьев, зарастающие лавовые потоки и шлаковые поля. Обычна в верхней части Л–А, около 820–1450 м над ур. моря.

Artemisia borealis Pall. — Полынь северная. У, Т. Лавовые потоки и кекуры (часто), субальпийские луга (песчаные проплешины по южным склонам), шлаковые и пепловые поля (редко). В СА–А, около 930–1200 м над ур. моря.

Artemisia furcata Bieb. — Полынь вильчатая. У, Т. Зарастающие лавовые потоки, ветробойные, каменистые и пятнистые горные тундры, часто в А, около 1100–1600 м над ур. моря.

Artemisia glomerata Ledeb. — Полынь скученная. У, Т. Лавовые потоки, шлаковые и пепловые поля, ветробойные и каменистые горные тундры. Часто в СА–А, около 850–1680 м над ур. моря.

Artemisia opulenta Ramp. — Полынь пышная. У. Каменноберезовые леса, обычна в Л.

Artemisia tilesii Ledeb. — Полынь Тилезиуса. У, Т. Берега горных ручьев, редко в Л–СА, около 850–900 м над ур. моря.

Aster alpinus L. — Астра альпийская. У, Т. На лавах и каменистых тундровых склонах по берегу р. Студёной, редко в СА.

Aster sibiricus L. — Астра сибирская. У, Т. Лавовые потоки, пепловые и шлаковые поля, часто в Л–СА, редко в А, до 1520 м над ур. моря.

Cacalia hastata L. — Недоспелка копьевидная. У. Каменноберезовые леса, часто.

Cacalia kamtschatica (Maxim.) Kudo — Недоспелка камчатская. У. Заросли ольховника, часто в СА, до 990 м над ур. моря.

Cirsium kamtschaticum Ledeb. — Бодяк камчатский. У. Каменноберезовые леса, заросли ольховника, субальпийские луга, часто в Л–СА, до 910 м над ур. моря.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Froel. — Скерда золотистая. У, Т. Низкотравные субальпийские луга, осоково-моховые, каменистые и пятнистые горные тундры, лавовые потоки и шлаковые поля. Редко в СА, sporadически в А, до 1260 м над ур. моря.

Erigeron kamtschaticus DC. — Мелколепестник камчатский. У. Сухие разнотравные лужайки на прогалинах среди лиственничного леса, каменистые отложения на леднике Бильченко, sporadически в Л–СА.

Erigeron koraginensis (Kom.) Botsch. — Мелколепестник карагинский. У. Нивальные лужайки, редко в СА–А.

Erigeron thunbergii A. Gray — Мелколепестник Тунберга. У, Т. Лавовые потоки, травяно-кустарничковые, моховые и пятнистые горные тундры, нивальные лужайки. Часто в А, около 1100–1520 м над ур. моря.

Hieracium umbellatum L. — Ястребинка зонтичная. У, Т. Леса, сухие разнотравные луга, опушки зарослей кустарников, шлаковые поля. Sporadически в Л.

Lagedium sibiricum (L.) Soják — Лагедиум сибирский. У, Т. Обочины дорог в лиственничных лесах, лавовые потоки и шлаковые поля. Sporadически в Л–А.

Leontopodium kamtschaticum Kom. — Эдельвейс камчатский. У. Субальпийские низкотравные луга по южным склонам сопок на экотоне верхней границы леса, редко в СА, около 900–1000 м над ур. моря.

Ptarmica camtschatica (Rupr. ex Heimerl) Kom. — Чихотник камчатский. У, Т. Лиственничные леса, луга в Л, спорадически.

Saussurea kamtschatica Barkalov — Соссюрея камчатская. У, Т. На скоплениях мелкозема или вулканического пепла по каменистым и пятнистым горным тундрам, зарастающим лавовым потокам. Часто и обильно в А, около 1100–1520 м над ур. моря.

Saussurea nuda Ledeb. — Соссюрея голая. У, Т. Переувлажненные осоковые и осоково-моховые тундры, редко в А, до 1560 м над ур. моря.

Saussurea pseudo-tilesii Lipsch. — Соссюрея ложно-Тилезиева. У, Т. Леса, луга, заросли кустарников, шлаковые поля и лавовые потоки, временные водотоки и нивальные лужайки, травяно-кустарничковые и моховые горные тундры. Часто в Л–А, до 1500 м над ур. моря.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) V. Fedtsch. — Крестовник черно-пурпуровый. Т. Кустарничково-луговинная горная тундра, редко в А, около 1260 м над ур. моря.

Senecio cannabifolius Less. — Крестовник коноплелистный. У. Каменноберезовые леса, разнотравные луга, часто в Л, реже в СА.

Senecio frigidus (Richards.) Less. — Крестовник холодный. У, Т. Сырые кустарничково-моховые и пятнистые тундры, спорадически в А, около 1100–1280 м над ур. моря.

Senecio integrifolius (L.) Clairv. — Крестовник цельнолистный. Т. На лужайках в Л, редко.

Senecio resedifolius Less. — Крестовник резедолистный. У. Низкотравные субальпийские луга, каменистые, луговинные, сырые (вплоть до заболоченных) осоковые и кустарничково-моховые тундры, редко в СА, часто в А, около 935–1240 м над ур. моря.

Senecio tundricola Tolm. — Крестовник тундровый. У, Т. Горные тундры, лавовые потоки, редко в СА, спорадически в А, около 935–1100 м над ур. моря.

Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd. — Золотарник таволголистный. У, Т. Лиственничные и каменноберезовые леса, луга, заросли ольховника, зарастающие лавовые потоки и шлаковые поля. Довольно часто в Л–СА, редко в А, до 1100 м над ур. моря.

Tanacetum borealis Fisch. ex DC. — Пижма северная. У, Т. Травянистые склоны, берега ручьев, шлаковые и пепловые поля, морены и отложения на поверхности ледников, спорадически в Л–СА, до 1200 м над ур. моря.

Taraxacum albescens Dahlst. — Одуванчик беловатый. Т. Лавовые потоки и шлаковые поля. Спорадически в СА–А, около 900–1200 м над ур. моря.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. — Одуванчик роганосный. У, Т. Лавовые потоки и шлаковые поля, нивальные лужайки, пятнистые горные тундры, спорадически в А, до 1100 м над ур. моря.

Taraxacum dilutum Dahlst. — Одуванчик светлый. У, Т. Краины снежников, берега нивальных ручьев, краины лавовых потоков, тундровые склоны. Спорадически в А, до 1450 м над ур. моря.

Taraxacum lateritium Dahlst. — Одуванчик кирпично-красный. Т. Каменистые горные тундры в А, спорадически.

Taraxacum perlatescens Dahlst. — Одуванчик расширенный. Т. Горные тундры и лавовые потоки. Редко в А.

Taraxacum rubiginans Dahlst. — Одуванчик краснеющий. Т. Лавовые потоки, редко в А, около 1340 м над ур. моря.

Флора вулканов Ушковский и Толбачик в целом насчитывает 427 видов, представленных 183 родами и 55 семействами. В таблице 1 приведены также данные по конкретным флорам вулканов Ушковский и Толбачик непосредственно. В таблицах 2 и 3 приведен таксономический спектр ведущих семейств и ведущих родов.

Таблица 1

Число видов, родов и семейств в конкретных флорах
вулканов Ушковский и Толбачик

Конкретная флора	Число видов	Число родов	Число семейств
Ушковский и Толбачик в целом	425	183	55
Вулкан Ушковский	361	173	52
Вулкан Толбачик	310	148	50

Таблица 2

Таксономический спектр ведущих семейств в конкретных флорах
вулканов Ушковский и Толбачик

Семейства	Число видов		Место во флоре по числу видов (У)	Место во флоре по числу видов (Т)
	Ушковский (У)	Толбачик (Т)		
<i>Cyperaceae</i>	39	21	1	3
<i>Poaceae</i>	35	32	2	1
<i>Asteraceae</i>	33	30	3	2
<i>Caryophyllaceae</i>	19	19	4–5	5–6
<i>Rosaceae</i>	19	19	4–5	5–6
<i>Ericaceae</i>	18	18	6	7
<i>Salicaceae</i>	17	22	7–8	4
<i>Ranunculaceae</i>	17	12	7–8	8
<i>Saxifragaceae</i>	14	11	9	9–10
<i>Fabaceae</i>	12	9	10–11	11
<i>Scrophulariaceae</i>	12	11	10–11	9–10
Всего видов в 10 крупнейших семействах	222	194		
Всего видов во флоре	361	310		

Таблица 3

Таксономический спектр ведущих родов в конкретных флорах вулканов Ушковский и Толбачик

Роды	Число видов в конкретной флоре	
	Ушковский	Толбачик
<i>Carex</i>	29	15
<i>Salix</i>	15	19
<i>Equisetum</i>	7	7
<i>Poa</i>	7	7
<i>Pedicularis</i>	9	8
<i>Artemisia</i>	6	5
<i>Oxytropis</i>	6	6
<i>Stellaria</i>	5	6
<i>Eriophorum</i>	6	5
<i>Taraxacum</i>	2	6
<i>Calamagrostis</i>	4	7
<i>Saxifraga</i>	13	11
Всего видов в 10 крупнейших родах	109	102
Всего видов во флоре	361	310

В конкретной флоре вулкана Ушковский (включая плато Ушковский дол) отмечено 116 видов, отсутствующих на Толбачике. Во флоре вулкана Толбачик (включая плато Толбачинский дол) отмечены 63 вида, отсутствующие на вулкане Ушковский. Соответственно, 245 видов являются общими для обеих конкретных флор. Представляется более информативным рассмотреть соотношение дифференциальных видов в различных экологических группах (табл. 4).

Приведенные в табл. 4 данные показывают, что для дифференциальных видов вулкана Ушковский характерна малая представленность петрофитной фракции и, наоборот, резкое увеличение (более чем в 2 раза) мезофитной фракции лесного пояса, а также альпийской фракции. Соответственно, для дифференциальных видов вулкана Толбачик характерно резкое увеличение петрофитной фракции при уменьшении роли мезофитов лесного пояса и альпийских видов. Фракция болотных и водных видов в обеих флорах примерно одинакова по численности. Причиной отмеченных отличий является относительно высокий уровень вулканической активности вулкана Толбачик (извержения, пеплопады и истечение лав) в исторический период, тогда как на вулкане Ушковский подобные явления происходили в относительно далекие времена, что позволило растительному покрову восстановиться и стабилизироваться.

Во флорах вулканов Ушковского и Толбачика имеется 11 видов, внесенных в «Красную книгу Камчатки» (2007). Три вида (*Cypripedium yatabeanum*, *Claytonia sarmentosa*, *Rhodiola rosea*) отмечены для обоих вулканов, причем первые два являются на них одинаково редкими. *Rhodiola rosea* относительно немногочисленна на Толбачике и гораздо более обычна и обильна на Ушковском, где встречается

в пределах значительного интервала высот, в том числе и под пологом каменно-березовых и лиственничных лесов. Надо, впрочем, отметить, что частично эти различия возникли за счет массовой заготовки корней родиолы (что и послужило причиной внесения ее в «Красную книгу»).

Таблица 4

Дифференциальные виды разных экологических групп в конкретных флорах вулканов Ушковский и Толбачик

Экологические группы видов	Ушковский	Толбачик
Петрофиты и псаммофиты (растения скал, лавовых потоков, пепловых и шлаковых отложений)	<i>Festuca kamtschatica</i> , <i>Androsace arctisibirica</i>	<i>Dryopteris fragrans</i> , <i>Gymnocarpium jessoense</i> , <i>Selaginella rupestris</i> , <i>Calamagrostis korotkyi</i> , <i>C. purpurascens</i> , <i>Poa attenuata</i> ssp. <i>botryoides</i> , <i>P. glauca</i> , <i>Gastrolychnis brachypetalis</i> , <i>Saxifraga nivalis</i> , <i>Ribes dikuscha</i> , <i>Eritrichium kamtschaticum</i>
Ксеромезофиты лесного и субальпийского поясов	<i>Avenula dahurica</i> , <i>Danthonia riabuschinskii</i> , <i>Schizachne komarovii</i> , <i>Carex microtricha</i> , <i>Carex oxyandra</i> , <i>Clematis fusca</i> , <i>Galium physocarpum</i> , <i>Leontopodium kamtschaticum</i>	<i>Carex vanheurckii</i> , <i>Poa kamczatensis</i> , <i>Androsace septentrionalis</i>
Мезофиты и мезогигрофиты преимущественно лесного и отчасти субальпийского поясов	<i>Cryptogramma stelleri</i> , <i>Polypodium sibiricum</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Lycopodium clavatum</i> , <i>Avenella flexuosa</i> , <i>Bromopsis canadensis</i> , <i>Elymus kamczadalarum</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Phleum alpinum</i> , <i>Carex falcata</i> , <i>C. rhizina</i> ssp. <i>reventa</i> , <i>C. sordida</i> , <i>Luzula pallescens</i> , <i>Allium ochotense</i> , <i>Fritillaria camtschaticensis</i> , <i>Lilium debile</i> , <i>Maianthemum dilatatum</i> , <i>Iris setosa</i> , <i>Cypripedium guttatum</i> , <i>Alnus hirsuta</i> , <i>Acetosa lapponica</i> , <i>Actaea erythrocarpa</i> , <i>Thalictrum sparsiflorum</i> , <i>Cardamine umbellata</i> , <i>Crataegus chlorosarca</i> , <i>Filipendula camtschatica</i> , <i>Geum macrophyllum</i> , <i>Astragalus sealei</i> , <i>Lathyrus pilosus</i> , <i>Viola sacchaliniensis</i> , <i>V. selkirkii</i> , <i>Pleurospermum uralense</i> , <i>Vaccinium praestans</i> , <i>Gentianella auriculata</i> , <i>Lonicera chamissoi</i> , <i>Galium triflorum</i> , <i>Artemisia opulenta</i> , <i>Cacalia hastata</i> , <i>Cirsium kamtschaticum</i> , <i>Senecio cannabinifolius</i>	<i>Botrychium lunaria</i> , <i>Agrostis clavata</i> , <i>Alopecurus aequalis</i> , <i>Elymus mutabilis</i> , <i>E. sibiricus</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Luzula rufescens</i> , <i>Chosenia arbutifolia</i> , <i>Urtica angustifolia</i> , <i>U. platyphylla</i> , <i>Ranunculus propinquus</i> , <i>Arabis hirsuta</i> , <i>A. hirsuta</i> ssp. <i>stelleri</i> , <i>Sorbaria sorbifolia</i>

Окончание табл. 4

Экологические группы видов	Ушковский	Толбачик
Мезофиты, психрофиты и криофиты альпийского пояса (встречаются отчасти и в субальпийском поясе)	<i>Huperzia arctica</i> , <i>Diphasiastrum sitchense</i> , <i>Alopecurus glaucus</i> ssp. <i>steinegeri</i> , <i>Arctagrostis latifolia</i> , <i>Elymus hyperarcticus</i> , <i>Poa leptocoma</i> , <i>P. shumushuensis</i> , <i>Carex eleusinoides</i> , <i>C. fuscidula</i> , <i>C. gynocrates</i> , <i>C. melanocarpa</i> , <i>C. micropoda</i> , <i>C. rupestris</i> , <i>C. scirpoidea</i> , <i>C. vaginata</i> ssp. <i>quasivaginata</i> , <i>Eriophorum callitrix</i> , <i>E. humile</i> , <i>Kobresia sibirica</i> , <i>Luzula tundricola</i> , <i>L. wahlenbergii</i> ssp. <i>piperi</i> , <i>Sagina intermedia</i> , <i>Stellaria edwardsii</i> , <i>Aconitum delphinifolium</i> , <i>Ranunculus altaicus</i> ssp. <i>sulphureus</i> , <i>R. subcorymbosus</i> , <i>Eutrema edwardsii</i> , <i>Chrysosplenium wrightii</i> , <i>Saxifraga foliosa</i> , <i>S. nelsoniana</i> ssp. <i>insularis</i> , <i>S. setigera</i> , <i>Novosieversia glacialis</i> , <i>Astragalus frigidus</i> , <i>Oxytropis vassilzeenkoi</i> , <i>Epilobium hornemannii</i> , <i>Tilingia ajanensis</i> , <i>Bryanthus gmelinii</i> , <i>Primula cuneifolia</i> , <i>Gentiana glauca</i> , <i>Lomatogonium carinthiacum</i> , <i>Eritrichium villosum</i> , <i>Pedicularis labradorica</i> , <i>Erigeron koraginensis</i> , <i>Senecio resedifolius</i>	<i>Salix nummularia</i> , <i>S. polaris</i> , <i>S. phlebophylla</i> , <i>Stellaria fischeriana</i> , <i>Potentilla elegans</i> , <i>P. stolonifera</i> , <i>Oxytropis anadyrensis</i> , <i>O. evenorum</i> , <i>Epilobium alpinum</i> , <i>Senecio atripurpureus</i> , <i>Taraxacum albescens</i> , <i>T. lateritium</i> , <i>T. perlatescens</i> , <i>T. rubiginans</i>
Гигрофиты (растения болот, сырых лугов, берегов озер и ручьев), гидрофиты	<i>Potamogeton tenuifolius</i> , <i>Carex augustiniwiczii</i> , <i>C. canescens</i> , <i>C. lyngbiei</i> ssp. <i>cryptocarpa</i> , <i>C. nemurensis</i> , <i>C. rariflora</i> , <i>C. rostrata</i> , <i>Trichophorum alpinum</i> , <i>T. cespitosum</i> , <i>Salix fuscescens</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Polemonium campanulatum</i>	<i>Sparganium emersum</i> , <i>S. glomeratum</i> , <i>Potamogeton berchtoldii</i> , <i>P. friesii</i> , <i>P. gramineus</i> , <i>Triglochin palustre</i> , <i>Carex limosa</i> , <i>C. media</i> , <i>C. vesicata</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Stellaria longifolia</i> , <i>Primula nutans</i> , <i>Chamaedaphne calyculata</i>

Из прочих 8 видов 6 отмечены только для вулкана Ушковский (*Cypridium guttatum*, *Chrysosplenium wrightii*, *Saxifraga setigera*, *Astragalus sealei*, *Lomatogonium carinthiacum*, *Leontopodium kamtschaticum*), 2 вида известны только на Толбачике (*Oxytropis anadyrensis* и *Taraxacum albescens*). При этом местонахождения *Leontopodium kamtschaticum* и *Oxytropis anadyrensis* являются уникальными для Камчатки, по всей видимости, реликтовыми популяциями эпохи верхнеплейстоценовых оледенений (Якубов, Чернягина, 2008). Основной ареал данных видов — материковая часть Камчатского края и Чукотка. Следует отметить важный момент: редкие виды лишь очень ограниченно могут использоваться для оценки

специфичности той или иной локальной флоры, просто потому, что по причине своей малочисленности легко пропускаются коллекторами. Можно быть уверенным, что более подробное и систематичное обследование флоры обоих вулканов внесет существенные поправки в состав фракции редких видов.

Еще меньшую роль при изучении локальных флор играет эндемизм, для Камчатки вообще имеющий относительно низкий уровень (Якубов, 2004). Из трех отмеченных для исследуемой территории камчатских эндемов *Festuca kamtschatica* известна для обоих вулканов, *Schizachne komarovii* и *Oxytropis erecta* собраны только в верхней части лесного пояса вулкана Ушковский, но очень высока вероятность того, что они будут обнаружены и в соответствующих экотопах на вулкане Толбачик. Можно добавить, что в ботанической литературе, посвященной Дальнему Востоку, понятие «эндем» порою расширено до такой степени, что практически теряет свой смысл. Так, в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996) рядом авторов эндеми называются даже виды, распространенные на большей части территории российского Дальнего Востока. Разумеется, в этом смысле любого представителя земной биоты можно считать эндемом планеты Земля, но это ничего не даст для выявления особенностей конкретного региона или данных локальных флор.

Обращает на себя внимание факт некоторого несовпадения между видовым составом доминирующих растительных комплексов вулкана Толбачик и общего состава его флоры, вполне близкого к флоре вулкана Ушковский, в том числе и по экологической структуре. Причина этого — более консервативный характер флоры по сравнению с растительностью, сохранение многих ее элементов за счет относительно широкой экологической амплитуды или в не совсем типичных условиях. Или же в условиях вполне типичных, но на незначительной площади. К примеру, на выположенных склонах вулкана Ушковский, на плато Ушковский дол, довольно обычны болота и озера с соответствующим набором гидрофитов и гидрофитов. Можно было бы ожидать, что на вулкане Толбачик и плато Толбачинский дол с его обширными пространствами свежих лавовых потоков, шлаковых и пепловых полей, недавно образованных вулканических конусов большинство этих видов будет отсутствовать. В реальности же некоторое количество озер с заболоченными берегами, а также заболоченных горных тундр имеется на северных склонах вулкана Толбачик, на отложениях современных морен, являясь местообитаниями для ряда водных и болотных растений. В некоторых случаях виды-гидрофиты обнаруживаются на Толбачике в «нестандартных», хотя и вполне пригодных для них экотопах. Так, небольшая заросль *Phragmites australis*, свойственного берегам озер и стариц бассейна р. Камчатка, была обнаружена В.П. Верхолат на дне шлаковой воронки близ кратера Звезда. *Carex media*, свойственная сыроватым берегам рек и ручьев, встречена на Толбачинском долу по влажным лавовым бортам маленького кратера среди лиственничного леса. Можно было бы привести и ряд аналогичных примеров, но существенно одно: в длинной и сложной истории формирования камчатской флоры естественный отбор

наиболее благоприятствовал скорее видам эвритопным, чем стенотопным. Что и можно наблюдать на примере данных локальных флор.

Относительно вулкана Ушковский наблюдается в некотором роде обратное явление — большая часть его склонов занята хорошо сформировавшимися сообществами, древние лавовые потоки почти полностью заросли (за исключением довольно многочисленных лавовых останцов), участки незадернованных шлаковых и пепловых полей занимают совершенно незначительные площади. Однако даже имеющийся набор вариантов, вместе с многочисленными скалами и каменистыми обнажениями по берегам ручьев, предоставляет настолько широкие возможности для существования петрофитов, что количественно представители данной фракции во флоре вулкана Ушковского лишь незначительно меньше, чем во флоре Толбачика. Не исключено, что при более подробном изучении флоры Ушковского эти различия будут существенно нивелированы.

Вместе с тем многолетний опыт изучения флоры Камчатки показывает, что в большинстве случаев отличия по набору видов между близко расположенными и сходными по набору экотопов локальными флорами не имеют вполне надежных объяснений и, возможно, являются чисто случайными. Более-менее четкие закономерности обнаруживаются лишь при анализе и сравнении флор гораздо более крупных территорий, на уровне территорий природных парков и заповедников.

3.2. Мхи

И.В. Чернядьева, Е.Ю. Кузьмина

Первые краткие сведения о мхах Ключевской группы вулканов были опубликованы Н. Möller (1927), Н. Persson (1970), а также В.Я. Черданцевой и С.В. Осиповым (1998). Планомерное изучение мхов этого района проводилось авторами во время полевых сезонов 2004–2010 гг., также были определены многочисленные коллекции, собранные геоботаниками В.Ю. Нешатаевой, В.Ю. Нешатаевым, М.П. Вяткиной, П.И. Алексеевым, Л.Б. Головнёвой, А.П. Кораблёвым и гепатикологом М.В. Дулиным. Полученные результаты представлены в ряде работ (Чернядьева, 2005, 2006, 2007, 2012; Нешатаева и др., 2006а, б, 2007а, б, 2008б, 2009). Обобщающая сводка И.В. Чернядьевой и Е.А. Игнатовой по флоре мхов природного парка «Ключевской» опубликована в 2007 г. Однако за прошедшие годы эта территория активно изучалась, и появились новые данные по флоре мхов. Кроме того, интенсивные таксономические исследования, проводимые бриологами в последнее время, привели к изменению объема ряда таксонов, а также выделению новых видов. Часть видов, опубликованных для территории природного парка ранее, были пересмотрены и в результате из его флоры исключены: *Campylopus gracilis* (Mitt.) A. Jaeger. (= *Campylopus schwartzii* Schimp.), *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Bruch et al., *Didymodon peroptus* Broth., *Ditrichum lineare* (Sw.) Lindb.,

Philonotis tomentella Molendo in Lorentz, *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch et al., *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov et Huttunen, *Sciurohypnum populeum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen. Изменилось и представление о распространенности ряда видов на исследуемой территории. Так, *Dicranum brevifolium*, ранее считавшийся довольно обычным видом, на сегодняшний момент известен только из одного местонахождения, все остальные образцы отнесены Е.А. Игнатовой к новому виду *D. septentrionale*.

Ниже представлен аннотированный список видов мхов, выявленных на склонах вулканов Ушковский и Плоский Толбачик. Встречаемость видов приводится по следующей шкале: редко — 1–3 местонахождения, спорадически — 4–9, часто — 10–17, очень часто — 17–30, повсеместно — более 30 местонахождений в большинстве типов местообитаний. В скобках указаны высоты над ур. моря, в пределах которых был собран вид. Отмечены высотные пояса, в которых встречается вид: Л — лесной, С — стланиковый, Г — горно-тундровый. Систематическая структура конспекта и названия видов приводятся по: Ignatov et al., 2006.

Сем. **Sphagnaceae** Martynov

Род *Sphagnum* L.

Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. — Спорадически. На почве в моховых и заболоченных тундрах. (1000–1400). Г.

Sphagnum compactum Lam. et DC. — Редко. На почве в моховых, кустарничковых и заболоченных тундрах. Местами обилен. (900–1300). С, Г.

Sphagnum fimbriatum Wilson ex Wilson et Hook. f. — Редко. На почве в заболоченных и моховых тундрах. Местами обилен. (900–1300). С, Г.

Sphagnum girgensohnii Russow — Спорадически. На почве в моховых, кустарничковых и заболоченных тундрах, в лиственничном редколесье, в бруснично-зеленомошном лиственничнике, по берегам ручьев. Местами обилен. (340–1400). Л, С, Г.

Sphagnum inundatum Russow — Редко. На почве субальпийской осоковой луговины, заболоченной тундры и по берегу ручья. (1000–1250). С, Г.

Sphagnum palustre L. — Редко. На почве в заболоченной кустарничково-сфагновой тундре. (900). С.

Sphagnum rubellum Wilson — Редко. На почве в кустарничково-моховой тундре. (1300). Г.

Sphagnum russowii Warnst. — Редко. На почве в заболоченном ернике по берегу реки, в ивково-моховой и лишайниково-голубичной тундрах. (84, 1195, 1100). Л, Г.

Sphagnum squarrosum Crome — Редко. На почве в заболоченном ернике по берегу реки. (84). Л.

Sphagnum subsecundum Nees ex Sturm — Редко. На почве в заболоченных тундрах и по берегу озера. (980–1300). С, Г.

Sphagnum teres (Schimp.) Ångstr. ex C. Hartm. — Sporadически. На почве в заболоченных и моховых тундрах. Обилен, изредка содоминирует. (900–1450). С, Г.

Sphagnum tundrae Flatberg — Редко. На почве в заболоченной осоково-кустарничково-моховой тундре. (1000). Г.

Sphagnum warnstorffii Russow — Sporadически. На почве в моховых и заболоченных тундрах. Обилен, изредка содоминирует. (1000–1330). Г.

Сем. **Andreaeaceae** Dumort.

Род **Andreaea** Hedw.

Andreaea alpestris (Thed.) Bruch et al. — Редко. На камне каменистого склона. (1000). С. Со спорофитами.

Andreaea rupestris Hedw. var. **rupestris** — Часто. На камнях в горных тундрах, кобрезиевниках, тополевых редколесьях, кедровых и ольховых стланиках, пионерных группировках, на скалах и лавовых полях. (476–1250). Л, С, Г. Со спорофитами.

var. **papillosa** (Lindb.) Podp. — Часто. На камнях в горных тундрах, тополевых редколесьях, на скалах, лавовых полях, курумниках (каменных россыпях), в пионерных группировках, в ольховом и кедровом стланиках. (570–1530). Л, С, Г. Со спорофитами.

var. **sparsifolia** (J.E. Zetterst.) Sharp in Grout — Редко. На камнях в кустарничково-моховой тундре, и на скалах. (1300, 1400). Г.

Сем. **Polytrichaceae** Schwägr.

Род **Lyellia** R. Br.

Lyellia aspera (I. Hagen et C.E.O. Jensen) Frye — Редко. В расщелинах камней курумника. (1250). Г.

Примечание. Азиатско-американский арктический вид, изредка встречающийся в горах бореальной зоны. Подробно распространение рассматривается О.М. Афониной (2004).

Род **Oligotrichum** DC.

Oligotrichum hercynicum (Hedw.) Lam. et DC. — Редко. На обнаженной почве среди скал в каньоне ручья. (1060). Г.

Род **Pogonatum** P. Beauv.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. — Редко. На обнаженной почве в кустарничковой тундре; в расщелинах камней лавового останца. (1300, 1550). Г.

Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv. — Очень часто. На почве и камнях со слоем почвы в пионерных группировках, на лавовых полях, в горных тундрах, кобрезиевниках, тополевых и лиственничных редколесьях, ольховых и кедровых стланиках, на луговинах, скалах. (78–1400). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род *Polytrichastrum* G.L. Sm.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L. Sm. var. **alpinum** — Очень часто. На почве и камнях со слоем почвы в горных тундрах, кобрезиевниках, ольховых и кедровых стланиках, субальпийских луговинах и по берегам ручьев; на камнях и в их расщелинах на курумниках, скалах и лавовых полях; на почве, реже на гнилой древесине и при основании стволов в каменноберезняках, лиственничниках, лиственничных и тополевых редколесьях. Местами обилен. (220–1620). Л, С, Г. Со спорофитами.

var. **fragile** (Bryhn) D.G.Long — Редко. На почве в мохово-лишайниковых группировках. (558). Л.

var. **septentrionale** (Sw.) G.L. Sm. — Редко. На камнях по берегу ручья. (1050). С. Со спорофитами.

Polytrichastrum sexangulare (Floerke ex Brid.) G.L. Sm. — Sporadически. На скалах и в их расщелинах; на почве в кедровом стланике и в разреженных тополевых группировках. (800–1500). Л, С, Г. Со спорофитами.

Polytrichastrum sphaerothecium (Besch.) J.P. Frahm — Sporadически. На камнях и в расщелинах камней на курумниках, лавовых останцах и скалах. (1000–1300). С, Г. Со спорофитами.

Примечание. *Polytrichastrum sphaerothecium* — редкий восточноазиатский вид, отмечался в России, помимо Камчатки, на Курильских островах, о. Врангеля и Чукотке, вне России известен из Японии, Кореи и Китая (Бардунов, Черданцева, 1984; Noguchi, 1987; Afonina, 2006; Bakalin et al., 2009).

Род *Polytrichum* Hedw.

Polytrichum commune Hedw. — Часто. На почве в каменноберезняках, лиственничниках, горных тундрах, кедровых стланиках, лиственничных редколесьях, ельниках, на субальпийских луговинах. Местами обилен. (340–1300). Л, С, Г.

Polytrichum hyperboreum R. Br. — Sporadически. На обнаженной почве лавового поля, в мохово-лишайниковых и кипрейных группировках на лавовых полях, в лиственничных редколесьях и лиственничниках, в ольховых и кедровых стланиках. (78–1400). Л, Г.

Polytrichum juniperinum Hedw. — Повсеместно. Во всех экотопах всех типов местообитаний. Обилен, содоминирует в лиственничниках и ельниках. (78–1400). Л, С, Г. Со спорофитами.

Polytrichum piliferum Hedw. — Повсеместно. На почве и камнях со слоем почвы в горных тундрах, кедровых и ольховых стланиках, кобрезиевниках, лиственничных и тополевых редколесьях, на субальпийских луговинах и в пионерных группировках; на камнях на лавовых полях, скалах и нарушенных местообитаниях; изредка на почве, гнилой древесине и при основании стволов в каменноберезняках и лиственничниках. Обилен. (78–1550). Л, С, Г. Со спорофитами. (Цв. вкл., рис. 4).

Polytrichum strictum Brid. — Sporadически. На почве в заболоченных, моховых и нивальных тундрах и ольховом стланике. Изредка обилие. (610–1550). Л, С, Г. Со спорофитами.

Сем. **Tetraphidaceae** Schimp.

Род **Tetraphis** Hedw.

Tetraphis pellucida Hedw. — Редко. На гнилой древесине в вейниковом камменноберезняке, в зеленомошно-низкотравном ельнике. (530, 660). Л. Со спорофитами.

Род **Tetradontium** Schwägr.

Tetradontium repandum (Funck) Schwägr. — Редко. На камне с мелкоземом на скальных выходах в каньоне ручья. (1300). Г. Со спорофитами.

Примечание. Редкий субокеанический вид, в России известен также из единичных находок в Мурманской обл., на Кавказе, в Хабаровском крае, на Курильских островах. Вне России встречается в Европе, Японии, Северной Америке (Аляске, Британской Колумбии, Вашингтоне) (Белкина, 2001; Ignatov et al., 2006; Cherdantseva et al., 2006; Красная..., 2008; Bakalin et al., 2009).

Сем. **Timmiaceae** Schimp.

Род **Timmia** Hedw.

Timmia austriaca Hedw. — Часто. На почве, камнях и в расщелинах камней в кустарничковых тундрах, на субальпийских луговинах, в листовенничных редколесьях, на скалах, курумниках, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев. (330–1300). Л, С, Г.

Сем. **Funariaceae** Schwägr.

Род **Funaria** Hedw.

Funaria hygrometrica Hedw. — Sporadически. На обнаженной почве в тополевых редколесьях, ольховых стланиках; на старых кострищах; на шлаковых полях. (800–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

Сем. **Encalyptaceae** Schimp.

Род **Encalypta** Hedw.

Encalypta brevipes Schljakov — Sporadически. На камнях и в расщелинах камней лавовых полей и скал. (950–1300). Со спорофитами.

Примечание. Редкий вид, встречается в арктических и субарктических районах: на Чукотке, на Кольском полуострове, в арктических районах Красноярского края и Якутии, на северо-западе Северной Америки, Шпицбергене и в Исландии. Известны единичные местонахождения в горах бореальной зоны — в окрестностях оз. Байкал, на Камчатке и в Северной Америке (Афониная, 2004; Афониная, Королева, 2006). Включен в «Красную книгу Российской Федерации» (2008).

Encalypta rhytocarpa Schwägr. — Часто. На камнях, реже на почве и в расщелинах камней лавовых полей, скальных выходов, в кустарничковых тундрах, кобрезиевниках и тополевых редколесьях, на субальпийских луговинах. (550–1240). Л, С, Г. Со спорофитами.

Сем. **Bryoxiphiaceae** Besch.

Род **Bryoxiphium** Mitt.

Bryoxiphium norvegicum (Brid.) Mitt. var. **japonicum** (Berggr.) A. et D. Loeve — Редко. В расщелинах скал. (1000, 1100). С, Г.

Примечание. *Bryoxiphium norvegicum* var. *japonicum* долгое время считался очень редким видом с субокеаническим ареалом и был включен в Красные книги Камчатки и Российской Федерации (Красная..., 2007, 2008). Последние исследования (Чернядьева, 2012) показывают, что он не редок на Дальнем Востоке России и встречается от Камчатки до юга Приморского края.

Сем. **Grimmiaceae** Arn.

Род **Bucklandiella** Roiv.

Bucklandiella microcarpa (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra [*Racomitrium microcarpum* (Hedw.) Brid.] f. **microcarpa** — Sporadически. На камнях в кустарничковых и мохово-арктоусовых тундрах, на скалах, в лишайниковых группировках на лавовых потоках. (80–1160). Г.

f. **afoninae** (Frisvoll) Bednarek-Ochyra et Ochyra — Редко. На камне лавового останца и на обнаженной почве в злаково-кустарничковой тундре. (1350, 1550). Г.

Bucklandiella sudetica (Funck) Bednarek-Ochyra et Ochyra [*Racomitrium sudeticum* (Funck) Bruch et al.] — Редко. На камне в тополевом редколесье. (570). Л.

Bucklandiella vulcanicola (Frisvoll et Deguchi) Bednarek-Ochyra et Ochyra — Редко. На камне в травяно-ивково-моховой тундре (1220). Г.

Примечание. Редкий восточноазиатский вид, впервые приводится для территории России с п-ова Камчатка (Czernyadjeva, 2007). Указывался для Японии (Frisvoll, 1988) по единичным находкам с о-вов Хоккайдо и Хонсю, где произрастает на камнях вулканического происхождения высоко в горах.

Род **Codriophorus** P. Beauv.

Codriophorus corrugatus Bednarek-Ochyra — Sporadически. На камнях в кустарничковых, моховых и осоковых заболоченных тундрах; на скалах и лавовом поле. (1100–1400). Г.

Примечание. Вид пацифического распространения, недавно описанный (Bednarek-Ochyra, 2004). На настоящий момент известен из Китая, Японии, России (Камчатка, Бурятия, Красноярская обл., Якутия, Курильские острова) и Аляски (Bednarek-Ochyra, 2006; Nyushko et al., 2008; Bakalin et al., 2009). Вероятно, распространение этого вида значительно шире, что смогут подтвердить дальнейшие исследования.

Codriophorus fascicularis (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra [*Racomitrium fasciculare* (Hedw.) Brid.] — Sporadически. На камнях и почве в кустарничковых

и нивальных злаково-кустарничковых тундрах, на скалах. (1060–1300). С, Г. Со спорофитами.

Род *Coscinodon* Spreng.

Coscinodon hartzii С. Jens. — Sporadически. На скалах и лавовых останцах; на камне в разнотравном кобрезиевнике. (1000–1300). Г. Со спорофитами.

Примечание. Редкий вид. Встречается на севере Северной Америке (Аляска, Юкон, Гренландия), в Якутии, на Чукотке и Камчатке (Flora of North America..., 2007; Ignatova et al., 2008).

Род *Grimmia* Hedw.

Grimmia alpestris (F. Weber et D. Mohr) Schleich. — Редко. На камнях по берегу ручья. (1050). С. Со спорофитами.

Grimmia donniana Sm. — Sporadически. На камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, в кустарничковых тундрах, вейниковом кедровом стланике и тополевом редколесье. (570–1350). Л, С, Г. Со спорофитами.

Grimmia elongata Kaulf. — Редко. На камнях в кустарничковых и моховых тундрах; на лавовых останцах. (1120–1500). Г. Со спорофитами.

Примечание. Редкий вид, в России известен еще только из двух местообитаний: восточного склона Северного Урала и с о. Кунашир (Южные Курилы); вне России встречается рассеянно в горных районах Европы, Азии, Южной и Центральной Америки и Африки, а также на Кавказе (Ignatova, Muñoz, 2004; Bakalin et al., 2009).

Grimmia fuscolutea Hook. — Редко. На скале и лавовом останце. (1180, 1500). Г. Со спорофитами.

Примечание. Редкий вид, в России известен также с Кавказа, Алтая и Бурятии. Вне России встречается рассеянно в горных районах Европы, Азии, Южной Америки, Мексики и Африки, а также в Антарктиде (Ignatova, Muñoz, 2004).

Grimmia incurva Schaegr. — Редко. На скале в каньоне ручья. (1060). Г. Со спорофитами.

Grimmia longirostris Hook. — Часто. На камнях в горных тундрах, листовенничных и тополевых редколесьях, каменноберезняках, листовенничниках, кедровых стланиках; на лавовых полях и скалах. (80–1200). Л, С, Г. Со спорофитами.

Grimmia mollis Bruch et al. — Sporadически. На камнях по берегам ручьев и на мокрых скалах. (1000–1500). С, Г. Со спорофитами.

Grimmia reflexidens Moell. Hal. — Sporadически. На камнях в кустарничковых тундрах и лавовых полях; на скалах. (1000–1500). С, Г. Со спорофитами.

Grimmia torquata Hook. ex Drumm. — Редко. На скалах. (1500). Г.

Grimmia triformis Carestia et De Not. — Редко. На камне в разнотравном кобрезиевнике. (1070). Г. Со спорофитами.

Примечание. Очень редкий вид, в России известна еще только одна находка этого вида в горах Алтая, где он произрастает на высоте 2050 м на кислых скальных субстратах. Вне России встречается в горах Центральной Европы (Ignatova, Muñoz, 2004).

Род *Niphotrichum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra et Ochyra

Niphotrichum canescens (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra [*Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid.] var. *canescens* — Повсеместно. На почве в горных тундрах, кедровых и ольховых стланиках, каменноберезняках, субальпийских луговинах, лиственничных и тополевых редколесьях, пионерных группировках и по берегам ручьев; на камнях на лавовых полях и скалах. Содоминирует в лишайниковых тундрах и тополевых редколесьях. (560–1550). Л, С, Г. Со спорофитами. (Цв. вкл., рис. 5).

var. ***latifolium*** (С.Е.О. Jensen) Bednarek-Ochyra et Ochyra — Спорадически. На почве в моховых и кустарничковых тундрах, леймусовых лиственничниках, тополевых редколесьях, на лавовых полях. Местами обилен, на лавовых полях встречается с проективным покрытием до 50%. (570–1400). Л, С, Г.

Niphotrichum ericoides (Brid.) Bednarek-Ochyra et Ochyra [*Racomitrium ericoides* (F.Weber ex Brid.) Brid.] — Часто. На почве и камнях со слоем почвы в горных тундрах, леймусовых лиственничниках, на субальпийских луговинах, по берегам ручьев; на скалах. Обилен в кустарничковых и лишайниковых тундрах. (700–1610). Л, С, Г.

Niphotrichum panschii (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra et Ochyra [*Racomitrium panschii* (Müll. Hal.) Kindb.] — Редко. На почве в голубично-ивково-моховой и ивово-моховой переувлажненных тундрах. (1111, 1450). Г.

Род *Racomitrium* Brid.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. — Повсеместно. На почве, камнях и в расщелинах камней в горных тундрах, каменноберезняках, лиственничниках, на субальпийских луговинах, в кедровых и ольховых стланиках, лиственничных и тополевых редколесьях, нивальных и пионерных группировках, на скалах, лавовых полях, курумниках, нарушенных местообитаниях. Доминант тундровых сообществ. (78–1620). Л, С, Г. Со спорофитами. (Цв. вкл., рис. 6).

Род *Schistidium* Bruch et al.

Schistidium agassizii Sull. et Lesq. — Редко. На камне по берегу ручья. (1450). Г. Со спорофитами.

Schistidium dupretii (Ther.) W.A. Weber — Редко. На мокрых скалах в каньоне ручья. (1300). Г. Со спорофитами.

Schistidium frigidum Н.Н. Blom — Спорадически. На камнях в кустарничковой тундре, разнотравных кобрезиевниках, на шлаковом поле и скалах, с *Grimmia reflexidens*. (850–1250). С, Г. Со спорофитами.

Schistidium papillosum Culm. — Спорадически. На камнях в кустарничковых и лишайниковых тундрах, тополевых редколесьях, на скалах и лавовых полях. (570–1610). Л, Г. Со спорофитами.

Schistidium platyphyllum (Mitt.) Pers. — Редко. На камнях по берегам ручьев. (1117, 1320). Г. Со спорофитами.

Schistidium pulchrum Н.Н. Blom — Редко. На камнях на лавовых полях и скалах. (570–1240). Л, Г. Со спорофитами.

Schistidium rivulare (Brid.) Podp. — Редко. На камнях по берегам ручьев (330–1450). Л, С, Г. Со спорофитами.

Schistidium trichodon (Brid.) Poelt var. **nutans** Н.Н. Blom — Редко. На камне лавового поля. (570). Л. Со спорофитами.

Примечание. Редкий вид, в России известен, кроме Камчатки, на Кавказе, Алтае, в Хабаровском крае (Буреинский заповедник), на о. Сахалин и Южных Курильских островах. Вне России встречается в Западной Европе, на Украине, в Индии, Китае, Канаде и США (Blom, 1996; Blom et al., 2006; Bakalin et al., 2009).

Сем **Leucobryaceae** Schimp.

Род **Campylopus** Brid.

Campylopus schimperi Milde — Спорадически. На почве в травяно-моховых, лишайниковых и кустарничковых тундрах, в кобрезиевниках, листовенничном редколесье, на субальпийской луговине; на обнаженной почве обрыва; в расщелинах скал. (1120–1400). С, Г.

Campylopus subulatus Schimp. — Спорадически. На обнаженной почве и камнях со слоем почвы в тополево редколесье, кобрезиевниках, листовенничной редице, на отундровелой луговине; на скалах. (490–1050). Л, С, Г.

Сем **Bruchiaceae** Schimp.

Род **Trematodon** Michx.

Trematodon ambiguus (Hedw.) Hornsch. — Редко. В расщелинах скал. (1260). Г. Со спорофитами.

Сем **Dicranaceae** Schimp.

Род **Dicranella** (Müll. Hal.) Schimp.

Dicranella crispa (Hedw.) Schimp. — Спорадически. На обнаженной почве и на камнях в разреженных мохово-лишайниковых группировках, в лишайниковом кедровостланнике на лавовом потоке, в кобрезиевой пятнистой и ракомитриево-арктоусовой тундрах. (87–1160). Л, Г. Со спорофитами.

Dicranella cf. **heteromalla** (Hedw.) Schimp. — Редко. В расщелинах скал. (1260). Г.

Dicranella subulata (Hedw.) Schimp. — Спорадически. На обнаженной почве в кустарничковой тундре и по берегу ручья; на скалах. (330–1100). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род **Dicranum** Hedw.

Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) С.Е.О. Jensen ex J.G. Weinm. — Часто. На почве в кустарничковых, лишайниковых, моховых и заболоченных тундрах, в

разреженных тополевой и лиственничной группировках, в ольховниковом каменноберезняке, в лиственничниках. Содоминирует в моховых тундрах. (427–1330). Л, С, Г. Со спорофитами.

Dicranum bonjeanii De Not. — Часто. На почве в горных тундрах, вейниковых лиственничниках и лиственничных редколесьях. Местами обилен. (78–1300). Л, С, Г.

Dicranum cf. brevifolium (Lindb.) Lindb. — Редко. На почве в кустарничково-моховой тундре. (1280). Г.

Примечание. Часть образцов, определенных ранее как *Dicranum brevifolium*, были выделены Е.А. Игнатовой в новый вид *D. septentrionale*.

Dicranum dispersum Engelm. — Редко. На почве в ольховниковом лиственничнике. (872). Л.

Примечание. Этот вид был недавно описан (Engelm., 1999). На настоящий момент известен только с территории Евразии — Европы (Германия, Северный Кавказ, Южный Урал), Южной Сибири, Забайкальского края, Южного Приморья и Монголии (Отпукова, Очуга, 2003) и п-ова Камчатка.

Dicranum elongatum Schleich. ex Schwägr. — Очень часто. На почве, изредка на гнилой древесине в горных тундрах, кобрезиевниках, лиственничных редколесьях, лиственничниках, белоберезовых редицах на лавовых потоках, на субальпийских луговинах; в расщелинах скал. Местами обилен. (80–1400). Л, С, Г.

Dicranum flagellare Hedw. — Спорадически. На гнилой древесине, при основании стволов деревьев и на коре в каменноберезняках, лиственничниках, ольховых стланиках. (570–910). Л. Со спорофитами.

Dicranum flexicaule Brid. — Редко. На почве в кустарничковых и моховых лиственничниках и лиственничном редколесье. (621–650). Л.

Dicranum fragilifolium Lindb. — Спорадически. На гнилой древесине и при основании стволов деревьев в лиственничниках, березняках, ельниках, лиственничных редколесьях и ольховых стланиках. (74–900). Л, С. Со спорофитами.

Примечание. Существовали большие проблемы в разграничении *Dicranum fragilifolium*, *D. tauricum* и *D. viride* на Камчатке. Часть образцов имели признаки как *D. fragilifolium*, так и *D. viride*. Не ясно было на нашем материале отличие *D. fragilifolium* от *D. tauricum*. Работа Е.А. Игнатовой и В.Э. Федосова (Ignatova, Fedosov, 2008) внесла ясность и четко определила границы между этими видами. Согласно этим исследованиям *D. tauricum* и *D. viride* на Камчатке отсутствуют.

Dicranum fuscescens Turner — Часто. На почве, гнилой древесине и при основании стволов деревьев в лиственничниках, лиственничных редколесьях, березняках, кустарничковых тундрах и ольховых стланиках. Изредка обилен. (74–1000). Л, С, Г. Со спорофитами.

Dicranum laevidens R.S. Williams — Редко. На почве в заболоченной осоково-моховой тундре. (1120). Г.

Примечание. Этот вид долгое время считался синонимом *Dicranum angustum*. Однако последние исследования (Nyholm, 1986; Hedenäs, Bisang, 2004) показали самостоятельность *D. laevidens*, который хорошо отличается от *D. angustum* толстостенными, сильно

пористыми клетками в верхней части листа. *D. laevidens* распространен преимущественно в северных широтах.

Dicranum leioneuron Kindb. — Sporadически. На почве в кустарничковых, моховых и заболоченных тундрах, кобрезиевниках, разнотравном каменноберезняке. Изредка обилен. (900–1400). С, Г. Со спорофитами.

Dicranum majus Turner var. **majus** — Очень часто. На почве, реже на гнилой древесине и при основании стволов деревьев в лиственничниках, лиственничных и тополевых редколесьях, каменноберезняках, ельниках, горных тундрах, ольховых и кедровых стланиках; на скалах. Местами обилен. (77–1200). Л, С, Г. Со спорофитами.

var. **orthophyllum** A. Braun ex Milde — Редко. На почве осоково-моховой заболоченной тундры. (1300). Г.

Dicranum montanum Hedw. — Sporadически. На гнилой древесине и при основании стволов в каменноберезняках, лиственничных редколесьях, ельнике низкотравно-зеленомошном, белоберезняке кустарничково-разнотравном. (84–970). Л, С.

Dicranum polysetum Sw. — Sporadически. На почве в лиственничниках и лиственничных редколесьях, кедровых стланиках; на гнилой древесине в вейниковом каменноберезняке. (81–1000). Л, С.

Dicranum scoparium Hedw. — Sporadически. На почве в вейниковых каменноберезняках, кустарничковых и моховых лиственничниках и пионерных моховых лиственничных редколесьях. (540–920). Л, С. Со спорофитами.

Dicranum septentrionale Tubanova et Ignatova — Редко. На почве в кустарничково-моховой тундре и кобрезиевнике. (1000, 1300). Г.

Примечание. Вид, недавно описанный Д.Я. Тубановой и Е.А. Игнатовой на основании генетического анализа последовательностей ITS и анатомо-морфологического анализа комплекса видов *Dicranum fuscescens*, *D. flexicaule*, *D. brevifolium*, *D. acutifolium*, *D. pseudoacutifolium* (Tubanova et al., 2010). На настоящий момент *D. septentrionale* известен из Мурманской обл., Карелии, Башкирии, Красноярского края, Иркутской обл., Ханты-Мансийского автономного округа, Камчатки, Чукотки и Южного Приморья. При дальнейших исследованиях, вероятно, этот вид окажется широко распространенным на севере Голарктики.

Dicranum spadiceum J.E. Zetterst. var. **spadiceum** — Часто. На почве в горных тундрах, кобрезиевниках, лиственничных редколесьях и лиственничниках, злаковом ольховнике, на субальпийских луговинах; на камнях курумников. Местами обилен. (550–1300). Л, С, Г.

var. **subscabrifolium** Schljakov — Редко. На почве в леймусовом лиственничнике (660). Л.

Dicranum undulatum Schrad. ex Brid. — Sporadически. На почве в моховых и заболоченных тундрах, в разнотравном, моховом и багульниково-голубичном лиственничниках и лиственничных редколесьях. (80–1300). Л, С, Г.

Сем. **Rhabdoweisiaceae** Limpr.Род *Amphidium* Schimp.

Amphidium lapponicum (Hedw.) Schimp. — Спорадически. На камнях и в их расщелинах на лавовых полях и скалах; изредка на почве в каменноберезняках. (570–1350). Л. С, Г. Со спорофитами.

Род *Arctoa* Bruch et al.

Arctoa anderssonii Wich. — Спорадически. На камнях на лавовом поле, курмнике и в лишайниковом кобрезиевнике; на скалах. (1000–1300). Г. Со спорофитами.

Примечание. *Arctoa anderssonii* встречается на севере: Гренландия, Юкон, Исландия, Фарерские острова (о. Ян-Майен), Канадский Арктический архипелаг, Шпицберген, Норвегия, Швеция (Söderström, 1996; Schofield et al., 2004; Flora of North America..., 2007; Discover Life http://www.discoverlife.org/mp/20m?act=make_map). В России, помимо Камчатки, известны единичные местонахождения на о. Большевик (архипелаг Северная Земля) (Афонина, 2002) и м. Челюскин (п-ов Таймыр) (Благодатских и др., 1979). На Камчатке проходит южная граница его распространения.

Arctoa fulvella (Dicks.) Bruch et al. — Очень часто. На камнях и в расщелинах камней, реже на почве в горных тундрах, тополевых и лиственничных редколесьях, кедровых стланиках, на скалах и лавовых полях. (570–1530). Л. С, Г. Со спорофитами.

Род *Cnestrum* I. Hagen

Cnestrum schisti (F. Weber et D. Mohr) J.I. Hagen — Редко. На камнях в лиственничниках, тополевом и ольховниково-лиственничном редколесье и на лавовом поле. (400–570). Л. Со спорофитами.

Примечание. Редкий вид, включен в «Красную книгу Камчатки» (2007).

Род *Cynodontium* Bruch et al.

Cynodontium asperifolium (Lindb. et Arnell) Paris — Спорадически. На гнилой древесине и при основании стволов деревьев в каменноберезняках, лиственничниках, ольховых стланиках. (570–910). Л, С. Со спорофитами.

Cynodontium polycarpon (Hedw.) Schimp. — Редко. На камне лавового останца (670). Л. Со спорофитами.

Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb. — Часто. На гнилой древесине и при основании стволов деревьев в каменноберезняках, лиственничниках, тополевых редколесьях, ольховых и кедровых стланиках; на камнях лавовых полей. (413–970). Л, С. Со спорофитами.

Cynodontium tenellum (Schimp.) Limpr. — Спорадически. На гнилой древесине и при основании стволов деревьев в каменноберезняках, лиственничниках, кедровых стланиках, тополевых редколесьях; на камнях и в их расщелинах на лавовых полях и скальных выходах. (570–1350). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род *Dichodontium* Schimp.

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. — Редко. На пятне голого грунта в пятнистой лишайниково-кустарничковой тундре. (1140). Г.

Род *Hymenoloma* Ochyra

Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochyra [*Dicranoweisia crispula* (Hedw.) Milde] — Очень часто. На камнях и в расщелинах камней, реже на почве в горных тундрах, лишайничных и тополевых редколесьях, в ольховых и кедровых стланиках; на скалах, лавовых полях; на камнях по берегам ручьев. (560–1450). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род *Kiaeria* I. Hagen

Kiaeria blyttii (Bruch et al.) Broth. — Редко. На почве в кустарничково-кобрезиевой тундре. (1120). Г.

Kiaeria glacialis (Berrgr.) J.I. Hagen — Часто. На почве, камнях и в расщелинах камней в кустарничковых, моховых и лишайниковых тундрах, на лавовом поле; на обнаженной почве обрыва. Содоминирует в кустарничковых и моховых тундрах. (1100–1620). Г. Со спорофитами.

Род *Oncophorus* (Brid.) Brid.

Oncophorus compactus (Bruch et al.) Kindb. — Спорадически. На почве в моховых, кустарничковых и заболоченных тундрах; в расщелинах камней на обрывах. (1000–1300). С, Г. Со спорофитами.

Oncophorus crispifolius (Mitt.) Lindb. — Редко. На гнилой древесине в ольховнике. (700). С. Со спорофитами.

Примечание. Восточноазиатский вид, распространен в Приморье, Японии, Китае, Корее (Бардунов, Черданцева, 1982; Noguchi, 1987; Moss Flora..., 1999). На Камчатке проходит северная граница его ареала. На основной части своего ареала произрастает на камнях со слоем почвы под пологом леса, однако на севере (Камчатка) переходит на гнилую древесину и основания стволов деревьев.

Oncophorus virens (Hedw.) Brid. — Спорадически. На почве в сырых заболоченных и моховых тундрах, по берегам ручьев. (1000–1450). Г. Со спорофитами.

Oncophorus wahlenbergii Brid. — Часто. На гнилой древесине и при основании стволов в лишайничниках и каменноберезняках; на почве в тополевых редколесьях, моховых и заболоченных тундрах; по берегу ручья. (370–1400). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род *Rhabdoweisia* Bruch at al.

Rhabdoweisia crispata (Dicks. ex With.) Lindb. — Редко. На камне в лишайниковом кобрезиевнике; в расщелинах скал. (1000, 1250). Г. Со спорофитами.

Сем. **Ditrichaceae** Limpr.Род **Ceratodon** Brid.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — Очень часто. Во всех экотопах всех типов местообитаний. Местами обилен. (78–1400). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род **Distichium** Bruch et al.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et al. — Очень часто. На почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, курумниках, в горных тундрах, кедровых и ольховых стланиках, тополевых редколесьях, в лиственничниках и каменноберезняках. Иногда обилен. (413–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род **Ditrichum** Timm ex Hampe

Ditrichum flexicaule (Schwägr.) Hampe — Часто. На почве в горных тундрах, кобрезиевниках, субальпийских луговинах. (1000–1400). Г.

Ditrichum gracile (Mitt.) Kuntze — Редко. На почве в осоково-голубичной тундре. (1191). Г.

Ditrichum heteromallum (Hedw.) E. Britton — Спорадически. На обнаженной почве и в расщелинах камней в тополевых редколесьях и кустарничковых тундрах; на скалах. (570–1300). Л, Г. Со спорофитами.

Ditrichum pallidum (Hedw.) Hampe — Редко. На камне в кустарничковой тундре; в расщелинах камней лавового останца. (1300, 1500). Г. Со спорофитами.

Род **Saelania** Lindb.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. in Vom. et Broth. — Спорадически. На почве, камнях и в расщелинах камней лавовых полей и скал, реже в тополевых редколесьях, каменноберезняках, лиственничниках, кедровых стланиках, кустарничковых тундрах, на субальпийских луговинах и пионерных лишайниковых группировках. (78–1140). Л, С, Г. Со спорофитами.

Сем. **Pottiaceae** Schimp.Род **Bryoerythrophyllum** P.C. Chen

Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giacom — Спорадически. На обнаженной почве, камнях, реже в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, в тополевых редколесьях. (570–1060). С, Г.

Примечание. Возможно, распространен шире, так как ряд образцов представлен очень мелкими растениями без выводковых тел на ризоидах. Такие растения не поддаются точному определению и часто пропускаются при сборах.

Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P. C. Chen — Часто. На обнаженной почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, в горных тундрах, тополевых и лиственничных редколесьях, на субальпийских лугах. (78–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род *Didymodon* Hedw.

Didymodon asperifolius (Mitt.) H.A. Crum et al. — Sporadически. На почве и камнях со слоем почвы в кустарничково-моховой и дриадовой тундрах, в кобрезиевниках; на скалах. (1000–1200). Г.

Didymodon gaochienii B.C. Tan et Y. Jia — Редко. На гнилой древесине в тополевом редколесье; на коре тополя в кустарничковом лиственничнике; на коре в тополевом редколесье с *Orthotrichum sordidum*, *O. obtusifolium*. (650–800). Л.

Примечание. Редкий вид, известный в России еще из Тувы, Алтая, Забайкальского края, вне России встречается в Китае, Монголии и на Аляске (Отнукова, 2002; Afonina, 2009).

Род *Leptodontium* (Müll. Hal.) Lindb.

Leptodontium flexifolium (Dicks.) Hampe — Редко. На коре и гнилой древесине в вейниковом и кустарничковом каменноберезняках. (650, 910). Л.

Род *Oxystegus* (Lindb. ex Limpr.) Hilp.

Oxystegus tenuirostris (Hook. et Taylor) A.J.E. Smith — Sporadически. На камнях на лавовых полях, скалах, в тополевых редколесьях. (570–1050). Л, С.

Род *Syntrichia* Brid.

Syntrichia norvegica F. Weber [*Tortula norvegica* (F. Weber) Lindb.] — Редко. На почве субальпийских и нивальной луговин. (970–1280). С, Г.

Syntrichia ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr [*Tortula ruralis* (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.] — Часто. На почве в кобрезиевниках, кустарничковых тундрах, лиственничных и тополевых редколесьях, на субальпийских луговинах; на шлаковом поле. (476–1300). Л, С, Г.

Род *Tortella* (Müll. Hal.) Limpr.

Tortella alpicola Dixon — Sporadически. На камнях в тополевых редколесьях, на лавовом поле и в пионерной группировке; в расщелинах камней лавового останца. (370–670). Л.

Tortella arctica (Arnell) Crundwell et Nyholm — Редко. На почве в травяно-моховой и кустарничково-моховой тундрах с *Myurella julacea*. (1170, 1300). Г.

Tortella fragilis (Hook. et Wilson) Limpr. — Часто. На почве и камнях в горных тундрах, тополевых редколесьях, на субальпийских луговинах; на скалах, шлаковых и лавовых полях, в лишайниковых группировках. (370–1530). Л, С, Г.

Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr. — Sporadически. На почве и камнях в кустарничковых тундрах, кобрезиевниках, кедровостланиках, на скалах и лавовых полях. (419–1220). Л, Г.

Род *Tortula* Hedw.

Tortula hoppeana (Schultz) Ochyra [*Desmatodon latifolius* (Hedw.) Brid.] — Sporadически. На обнаженной почве в моховых тундрах, кобрезиевниках, на от-

ундровелой луговине и на скалах с *Bryum archangelicum*, *Tortella tortuosa*. (1000–1240). Г. Со спорофитами.

Tortula leucostoma (R. Br.) Hook. et Grev. [*Desmatodon leucostoma* (R. Br.) Berggr.] — Редко. В расщелинах скал. (1250). Г. Со спорофитами.

Tortula systylia (Schimp.) Lindb. [*Desmatodon systylius* Schimp.] — Редко. На обнаженной почве среди скал и на отундровелой луговине с примесью *Encalypta rhyptocarpa*. (1050). Г. Со спорофитами.

Род *Weissia* Hedw.

Weissia cf. **controversa** Hedw. — Редко. На обнаженной почве отундровелой луговины. (1050). Г. Со спорофитами.

Weissia cf. **edentula** Mitt. — Редко. На обнаженной почве среди скал с *Encalypta rhyptocarpa*. (1050). Г. Со спорофитами.

Сем. **Fissidentaceae** Schimp.

Род *Fissidens* Hedw.

Fissidens adianthoides Hedw. — Редко. В мочажинах бугристой пушицево-ивково-моховой тундры, в примеси к *Scorpidium revolvens*. (1280). Г.

Fissidens bryoides Hedw. — Редко. На обнаженной почве по берегам ручьев; в расщелинах камней скального обрыва, в примеси к *Bartramia ithyphylla*. (330, 1000). Л, С. Со спорофитами.

Fissidens osmundoides Hedw. — Спорадически. На обнаженной почве в моховых и заболоченных тундрах с *Campyllum stellatum*, *Ditrichum flexicaule*. (1270–1300). Г.

Сем. **Meesiaceae** Schimp.

Род *Leptobryum* (Bruch et al.) Wilson

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson — Спорадически. На обнаженной почве на нарушенных местообитаниях, в тополевых и лиственничных редколесьях, кобрезиевниках; на выворотах корней в лиственничниках и каменноберезняках; в расщелинах скал. (570–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род *Meesia* Hedw.

Meesia uliginosa Hedw. — Часто. На почве в моховых и заболоченных тундрах, в нивальных группировках; в расщелинах камней в кустарничковых тундрах; в расщелинах скал. Изредка обилен в заболоченных тундрах. (1100–1500). Г. Со спорофитами.

Род *Paludella* Brid.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. — Редко. На почве и в мочажинах заболоченных тундр с *Aulacomnium palustre*, *Meesia uliginosa*; в заболоченном ернике по берегу реки. (84–1300). Л, Г.

Сем. **Splachnaceae** Grev. et Arn.Род **Tetraplodon** Bruch et al.

Tetraplodon angustatus (Hedw.) Bruch et al. — Редко. На органическом субстрате в леймусовом лиственничнике и на шлаковом поле. (650, 660). Л. Со спорофитами.

Tetraplodon mnioides (Hedw.) Bruch et al. — Редко. На органическом субстрате в кустарничковых тундрах, на скале и шлаковом поле, в кедровостлианиковом лиственничном редколесье. (500–1300). Л, Г. Со спорофитами.

Tetraplodon urceolatus (Hedw.) Bruch et al. — Редко. На органическом субстрате в кустарничковых тундрах и на скалах. (1000–1500). Г. Со спорофитами.

Сем. **Orthotrichaceae** Arn.Род **Orthotrichum** Hedw.

Orthotrichum obtusifolium Brid. — Sporadически. На гнилой древесине и коре берез в каменноберезняках, лиственничниках и тополевых редколесьях с *O. sordidum*. (340–800). Л. Со спорофитами.

Orthotrichum sordidum Sull. et Lesq. — Sporadически. На гнилой древесине и коре берез в каменноберезняках, лиственничниках и тополевых редколесьях с *O. obtusifolium*. (340–800). Л. Со спорофитами.

Orthotrichum speciosum Nees — Редко. На коре тополя в тополевом редколесье в смеси с *Pylaisia polyantha*. (800). Л.

Род **Zygodon** Hook. et Taylor

Zygodon sibiricus Ignatov et Ignatova, Z. Iwats. et B.C. Tan. — Редко. На коре тополя в тополевых редколесьях; на коре каменной березы в кустарничковом лиственничнике. Произрастает в примеси к *Orthotrichum obtusifolium*, *O. sordidum*. (650, 800). Л. Со спорофитами.

Сем. **Bryaceae** Schwägr.Род **Anomobryum** Schimp.

Anomobryum julaceum (P. Gaertn. et al.) Schimp. var. **concinatum** (Spruce) J.E. Zetterst. — Sporadически. В расщелинах камней и на обнаженной почве среди скал, в кедровом стланике, тополевом редколесье и на отундровелой луговине, произрастает в примеси к *Distichium capillaceum*, *Tortella fragilis* и др. (370–1250). Л, С, Г.

Род **Bryum** Hedw.

Bryum algovicum Sendtn. ex Müll. Hall. — Редко. На почве отундровелой луговины. (1050). Г. Со спорофитами.

Bryum amblyodon Müll. Hal. — Часто. На почве, реже на камнях и в их расщелинах в горных тундрах, тополевых редколесьях, кобрезиевниках, на лавовых

полям и скалах; в леймусовом лиственничнике; часто в смеси с *B. creberrimum*, *Ceratodon purpureus*. (570–1400). Л, С, Г. Со спорофитами.

Bryum archangelicum Bruch et al. — Sporadически. На обнаженной почве и на камнях со слоем почвы в кустарничковых тундрах и тополевых редколесьях; на лавовом поле и скальных выходах; на гнилой древесине в каменноберезняке; часто в смеси с *B. creberrimum*, *Tortula hoppeana*. (570–1500). Л, С, Г. Со спорофитами.

Bryum arcticum (R. Br.) Bruch et al. — Редко. На обнаженной почве в травяно-кустарничково-моховой тундре; в расщелинах скал в смеси с *Pohlia cruda*. (1050, 1170). Г. Со спорофитами.

Bryum argenteum Hedw. — Часто. На обнаженной почве и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, нарушенных местообитаниях, в тополевых редколесьях; на субальпийской луговине. (680–1300). Л, С, Г.

Bryum caespiticium Hedw. — Редко. На обнаженной почве в кустарничково-моховой тундре, ольховом каменноберезняке и тополевом редколесье. (490, 690, 1400). Л, Г. Со спорофитами.

Bryum capillare Hedw. — Редко. На обнаженной почве в ивково-рододендроновой тундре, на камнях лавового потока. (1030, 1140). С, Г. Со спорофитами.

Bryum creberrimum Taylor — Часто. На обнаженной почве, реже на камнях и в расщелинах камней в горных тундрах, тополевых редколесьях, на лавовых полях, по берегам ручьев. (370–1400). Л, С, Г. Со спорофитами.

Bryum cryophilum O. Maort. — Редко. На обнаженной почве в злаково-ивковой тундре, в примеси к *Hypnum cupressiforme*. (1300). Г.

Bryum dichotomum Hedw. — Редко. На обнаженной почве травяно-кустарничково-моховой тундры; на скалах. (1050, 1170) Г. Со спорофитами.

Bryum elegans Nees ex Brid. — Редко. На обнаженной почве в злаково-ивковой тундре; на мокрых скалах. (1300). Г. Со спорофитами.

Bryum intermedium (Brid.) Blandow — Редко. На камнях со слоем почвы на лавовом поле (570). Л. Со спорофитами.

Bryum moravicum Podp. [*Bryum laevifolium* Syed] — Редко. На почве по берегу ручья (330). Л.

Bryum pallens Sw. ex Roehl. — Редко. На почве травяно-моховой заболоченной тундры. (1330). Г. Со спорофитами.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn. et al. — Sporadически. На почве в заболоченных осоково-ивковых тундрах, зеленомошных кедровостланиковых лиственничных редколесьях, заболоченных ерниках; по берегам ручьев. (84–1400). Л. Г.

Bryum schleicheri Schwägr. — Редко. На почве у ручья. (1330). Г.

Примечание. В пределах вида часто выделялась разновидность var. *latifolium* (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970), которая рядом авторов рассматривалась как самостоятельный вид (например, Шляков, 1995). Однако в настоящей работе, согласно монографу рода В.И. Золотову (Zolotov, 2000), var. *latifolium* включается в вид *B. schleicheri*.

Род *Rhodobryum* (Schimp.) Limpr.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. — Редко. На почве в вейниковых и разнотравных каменноберезняках, на субальпийских луговинах. (660, 900, 930). Л, С.

Сем. *Mielichhoferiaceae* Schimp.

Род *Mielichhoferia* Nees et Hornsch.

Mielichhoferia mielichhoferiana (Funck) Loeske — Спорадически. В расщелинах камней на лавовых останцах, курумниках, скалах. (1180–1500). Г.

Род *Pohlia* Hedw.

Pohlia andalusica (Hoehnel) Broth. — Редко. На обнаженной почве по берегу ручья в смеси с *P. filum*. (1000). С.

Pohlia andrewsii A.J. Shaw — Редко. В расщелинах скал; на обнаженной почве каменистого склона, с *P. prolifera*. (1000–1300). С, Г.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. — Очень часто. На почве, камнях и в расщелинах камней в горных тундрах, кедровых и ольховых стланиках, пионерных группировках, на скалах, лавовых полях, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев; изредка на почве и гнилой древесине в каменноберезняках, лиственничниках и ельниках. (78–1530). Л, С, Г. Со спорофитами.

Pohlia crudoides (Sull. et Lesq.) Broth. — Часто. В расщелинах камней, реже на почве и камнях в горных тундрах, на скалах, лавовых полях, курумниках; на почве в тополевом редколесье. (570–1500). Л, С, Г.

Pohlia drummondii (Müll. Hal.) A.L. Andrews — Часто. На обнаженной почве и в расщелинах камней в горных тундрах, тополевых редколесьях, каменноберезняках, на луговинах, нивальных группировках, скалах, курумниках, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев. (680–1550). Л, С, Г. Со спорофитами.

Pohlia elongata Hedw. var. *elongata* — Редко. В расщелинах скал; при основании ствола в вейниковом ольховом стланике. (570–1300). Л, Г. Со спорофитами.

var *greenii* (Brid.) A.J. Shaw — Редко. На обнаженной почве каменистого склона в смеси с *P. drummondii*. (1250). Г. Со спорофитами.

Pohlia filum (Schimp.) Maortensson — Спорадически. На обнаженной почве, реже в расщелинах камней в горных тундрах, нивальных группировках, тополевых редколесьях, в ольховых и кедровых стланиках, в каменноберезняке; на скалах, шлаковых и лавовых полях, нарушенных местообитаниях; по берегам ручьев. (330–1450). Л, С, Г. Со спорофитами.

Pohlia longicollis (Hedw.) Lindb. — Редко. При основании ствола в ольховниковом каменноберезняке с *P. cruda*. (880). Л. Со спорофитами.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. — Повсеместно. Во всех экотопах всех типов местообитаний. (78–1400). Л, С, Г. Со спорофитами.

Pohlia prolifera (Kindb.) Lindb. ex Broth. — Спорадически. На почве в горных тундрах, нивальной луговине, пионерных группировках и по берегам ручьев; на

камнях и в их расщелинах на лавовых полях и скалах; на почве и гнилой древесине в ольховых стланиках и тополевым редколесье. (220–1330). Л, С, Г.

Pohlia wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews in Grout — Спорадически. На почве, реже на камнях по берегам ручьев, на мокрых скалах; в заболоченных тундрах и нивальных группировках. (1000–1330). С, Г.

Сем. **Mniaceae** Schwägr.

Род **Cinclidium** Sw.

Cinclidium stygium Sw. — Редко. На почве в заболоченных ивково-осоково-моховых тундрах в смеси с *Meesia uliginosa*, *Oncophorus virens*. (1200, 1290). Г.

Род **Mnium** Hedw.

Mnium laevinerve Cardot — Редко. На почве по берегу ручья. (330). Л.

Примечание. *M. laevinerve* распространен на юге Дальнего Востока, в Японии и Китае. На Камчатке отмечено самое северное его местонахождение.

Mnium marginatum (Dicks. ex With.) P. Beauv. — Редко. На обнаженной почве в овраге и по берегу ручья в смеси с *Plagiothecium cavifolium*, *Pohlia cruda*. (220, 330). Л. Со спорофитами.

Mnium thomsonii Schimp. — Спорадически. В расщелинах камней на лавовом поле и скальном обрыве в смеси с *Distichium capillaceum*, *Isopterygiopsis pulchella*; на почве в кедровостланиковых листовенничных редколесьях и листовенничниках. (419–1000). Л, С.

Род **Plagiomnium** T.J. Кор.

Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J. Кор. — Редко. На почве в кустарниковом осиннике и вейниковом каменноберезняке. (80, 910). Л. С.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T.J. Кор. — Редко. На почве в кустарниковом каменноберезняке и по берегу ручья. (330, 650). Л.

Plagiomnium medium (Bruch et al.) T.J. Кор. — Редко. На почве в сырой злаково-ивковой тундре. (1330). Г.

Род **Rhizomnium** (Broth.) T.J. Кор.

Rhizomnium gracile T.J. Кор. — Редко. В мочажинах заболоченной осоково-моховой тундры в смеси с *Meesia uliginosa*. (1290). Г.

Примечание. Редкий вид, включен в «Красную книгу Камчатки» (2007). Встречается преимущественно в Северной Америке, в Евразии известны единичные находки на Чукотке, Камчатке и в Финляндии (Koronen, Afonina, 1992; Афонина, 2004).

Rhizomnium magnifolium (Horik.) T.J. Кор. — Редко. На почве по берегу ручья. (1000). С.

Rhizomnium nudum (E. Britton et R. S. Williams) T.J. Кор. — Редко. На почве в распадке ручья в смеси с *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*. (1000). С.

Сем. **Bartramiaceae** Schwägr.Род **Bartramia** Hedw.

Bartramia ithyphylla Brid. — Часто. На обнаженной почве, камнях со слоем почвы и в расщелинах камней на курумах, скальных выходах и по берегам ручьев; на почве в кустарничковой тундре и нивальной группировке. (330–1500). Л, С, Г. Со спорофитами.

Bartramia pomiformis Hedw. — Редко. На обнаженной почве в овраге. (220). Л.

Bartramia subulata Bruch et al. — Редко. На обнаженной почве среди скал в каньоне ручья. (1060). Г. Со спорофитами.

Род **Conostomum** Sw. ex F. Weber et D. Mohr

Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. — Спорадически. На почве и камнях в кустарничковых и лишайниковых тундрах; на камнях лавовых останцов; на скалах и в их расщелинах. (1150–1400). Г.

Род **Philonotis** Brid.

Philonotis fontana s.l. (Hedw.) Brid. — Часто. На почве по берегам ручьев, в сырых моховых и заболоченных тундрах; на сырых скалах. (910–1450). С, Г. Со спорофитами.

Примечание. В настоящей работе *P. fontana* рассматривается широко, включая *P. caespitosa*, *P. tomentella* (согласно Noguchi, 1989). Ранее эти виды рассматривались отдельно, так как их видовая самостоятельность признавалась многими бриологами (Ignatov et al., 2006, и др.). Однако проводимые в настоящий момент исследования этого рода на анатомо-морфологической и молекулярно-генетической основах могут значительно изменить представления об объемах и отличительных признаках этих видов. Вопрос их разграничения требует специальных исследований.

Сем. **Aulacomniaceae** Schimp.Род **Aulacomnium** Schwägr.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwägr. — Очень часто. На почве, реже на гнилой древесине в лиственничниках, березняках, горных тундрах, тополевых редколесьях, ольховых и кедровых стланиках, на субальпийских и нивальных луговинах, в ерниках, по берегам ручьев, изредка на шлаковых полях. Обилен в моховых и заболоченных тундрах. (74–1450). Л, С, Г.

Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwägr. — Очень часто. На почве, реже на гнилой древесине в лиственничниках, на почве в горных тундрах, тополевых и лиственничных редколесьях, ольховых и кедровых стланиках, на субальпийских и нивальных луговинах, по берегам ручьев. Обилен в моховых и кустарничковых тундрах. (570–1500). Л, С, Г.

Сем. **Plagiotheciaceae** (Broth.) M. Fleisch.Род ***Isopterygiopsis*** Z. Iwats.

Isopterygiopsis alpicola (Lindb. et Arnell) Hedenäs [*Isopterygium alpicola* (Lindb.) Nyholm] — Sporadически. В расщелинах камней и на обнаженной почве на лавовых полях, скалах, по берегу ручья, в разнотравно-кобрезиевой тундре и кедровостланиковом лиственничнике; произрастает в смеси с другими видами, часто как примесь к *Bartramia ithyphylla*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Plagiothecium cavifolium*, *Tortella tortuosa*. (420–1070). Л, С, Г.

Isopterygiopsis muelleriana (Schimp.) Z. Iwats. [*Isopterygium muellerianum* (Schimp.) A. Jaeger] — Sporadически. В расщелинах камней на лавовых полях и скалах; на почве в горных тундрах, тополевым редколесье и кедровостланиковом лиственничнике; на камне по берегу ручья; произрастает в примеси к *Isopterygiopsis pulchella*, *Sanionia uncinata* и др. (330–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

Примечание. Считался редким видом на севере Дальнего Востока, включен в «Красную книгу Камчатки» (2007). Исследования последних лет показали, что на Камчатке этот вид нередок.

Isopterygiopsis pulchella (Hedw.) Z. Iwats. — Часто. На камнях, в их расщелинах, реже на почве в кустарничковых тундрах, на скалах, лавовых полях, по берегам ручьев, в кедровых стланиках, каменноберезняке, лиственничнике, лиственничном и тополевым редколесьях. (330–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род ***Myurella*** Bruch et al.

Myurella julacea (Schwägr.) Bruch et al. — Sporadически. На почве, реже в расщелинах камней, в моховых, дриадовой и заболоченной тундрах; на почве отундровелой луговины; на обнаженной почве обрывов; в расщелинах скал. (1000–1400). С, Г.

Myurella sibirica (Müll. Hal.) Reimers — Редко. На обнаженной почве среди скал, примесь к *M. julacea*. (1050). С.

Myurella tenerrima (Brid.) Lindb. — Редко. На почве в травяно-моховой и кустарничково-моховой тундрах, примесь к *M. julacea*. (1170, 1300). Г.

Род ***Orthothecium*** Bruch et al.

Orthothecium chryseon (Schwägr. ex Schult.) Schimp. — Редко. На почве в заболоченных и моховых тундрах в смеси с *Meesia uliginosa*, *Pleurozium schreberi* и др. (1170–1300). Г.

Род ***Plagiothecium*** Bruch et al.

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. var. ***cavifolium*** — Sporadически. На почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, в кобрезиевнике, вейниковом каменноберезняке, лиственничном редколесье и лиственничнике. (220–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

var. **imbricatum** Ukrainskaya — Редко. В расщелинах мокрых скал в каньоне ручья. (1300). Г.

Примечание. Этот таксон описан Г.Я. Украинской (1996). От типовой разновидности отличается густо черепитчато-облиственными побегами, образующими плотные дернинки, сильно вогнутыми округлыми листьями с очень слабым низбегаем. В «Check-list of mosses of East Europe and North Asia» (Ignatov et al., 2006) данная разновидность не признается. Однако на камчатском материале эти 2 разновидности хорошо различаются по вышеуказанным признакам, кроме того, они иногда произрастают рядом в одних местообитаниях, что подчеркивает их самостоятельность.

Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Bruch et al. — Часто. На почве, гнилой древесине и при основании стволов в каменноберезняках, лиственничных редколесьях, ольховых стланиках, субальпийских луговинах; в расщелинах камней курумников и на лавовом поле. (74–1300). Л, С, Г. Со спорофитами.

Plagiothecium laetum Bruch et al. — Спорадически. На почве в кустарничково-моховой тундре; на почве, гнилой древесине и при основании стволов в лишайниковом кедровом стланике, вейниковом каменноберезняке и разнотравном лиственничнике. (80–1160). Л. Г. Со спорофитами.

Род *Platydictya* Berk.

Platydictya jungermannioides (Brid.) H.A. Crum — Спорадически. В расщелинах камней, реже на камнях на скалах, обрывах и лавовых полях. (570–1300). Л, С, Г.

Сем. **Hypnaceae** Martynov

Род *Hypnum* Hedw.

Hypnum cupressiforme Hedw. — Часто. На камнях и в расщелинах камней на курумниках, лавовых полях и скалах; на почве и камнях со слоем почвы в горных тундрах, кедровых и ольховых стланиках, лиственничных редколесьях и лиственничниках, кустарниковом осиннике. (74–1400). Л, С, Г.

Сем. **Entodontaceae** Kindb.

Род *Entodon* Müll. Hal.

Entodon concinnus (De Not.) Paris — Спорадически. На почве в кустарничковых, моховых и заболоченных тундрах, в кобрезиевниках; изредка на скалах. (1000–1300). С, Г.

Сем. **Pylaisiadelphaceae** Goffinet et W.R. Buck

Род *Platygyrium* Bruch et al.

Platygyrium repens (Brid.) Bruch et al. — Редко. На коре ольхи в вейниковом ольховом стланике; на почве в кустарниковом каменноберезняке в смеси с *Dicranum montanum*, *Pylaisia polyantha*. (570, 650). Л.

Сем. **Climaciaceae** Kindb.Род **Climacium** F. Weber et D. Mohr

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — Часто. На почве в горных тундрах, каменноберезняках, лиственничниках, на субальпийских луговинах; на скалах. (330–1330). Л, С, Г.

Climacium japonicum Lindb. — Редко. На почве в каменноберезняке. (880). Л.

Примечание. Вид распространен преимущественно в неморальных лесах Восточной Азии: Южное Приморье, Япония, Корея, Китай, Индия (Gangulee, 1976; Бардунов, Черданцева, 1982; Noguchi, 1994; Игнатов и др., 2004; New List..., 2007; Discover Life http://www.discoverlife.org/mp/20m?act=make_map). На Камчатке проходит северная граница его ареала (Чернядьева, 2012).

Сем. **Hylocomiaceae** (Broth.) M. Fleisch.Род **Hylocomiastrum** Broth.

Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) M. Fleisch. in Broth. — Редко. На почве в разнотравно-кустарничковой тундре и на нивальной луговине. (970, 1100). С, Г.

Род **Hylocomium** Bruch et al.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al. var. **splendens** — Очень часто. На почве, реже на камнях со слоем почвы и гнилой древесине в горных тундрах, лиственничниках, березняках, кедровых и ольховых стланиках, на субальпийских луговинах. Содоминирует в тундровых и лесных сообществах. (81–1200). Л, С, Г.

var. **obtusifolium** (Geh.) Paris — Часто. На почве в горных тундрах и на субальпийских луговинах. Местами обилен. (900–1620). Г.

Род **Pleurozium** Mitt.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. — Повсеместно. На почве, реже на гнилой древесине и при основании стволов в лиственничниках, березняках, лиственничных и тополевых редколесьях, ольховых и кедровых стланиках; на почве в горных тундрах, кобрезиевниках и на субальпийских луговинах. Содоминирует в тундровых и лесных сообществах. (78–1400). Л, С, Г.

Род **Rhytidiadelphus** (Limpr.) Warnst.

Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst. — Редко. На почве в вейниковом каменноберезняке; по берегу ручья. (330, 800). Л.

Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T.J. Кор. — Редко. На почве субальпийской луговины, разнотравного каменноберезняка и хвощового лиственничника. (900, 930). Л, С.

Примечание. Различия между *R. squarrosus* и *R. subpinnatus* сложны. Хотя разными авторами указывается множество морфологических признаков, разграничивающих эту пару видов, все они варьируют и часто перекрываются. Ряд образцов сложно отнести с достаточной определенностью к одному из них. На трудности в разграничении этих видов указыва-

ют, в частности, М.С. Игнатов и Е.А. Игнатова (2004). Однако недавние исследования с помощью генетических маркеров (с неспецифическими праймерами) на западноевропейском материале подтвердили генетическую изолированность данных видов (Vanderpoorten et al., 2003). Поэтому мы рассматриваем эти таксоны как самостоятельные виды.

Сем. **Brachytheciaceae** Schimp.

Род **Brachytheciastrum** Ignatov et Huttunen

Brachytheciastrum collinum (Schleich. ex Müll. Hal.) Ignatov et Huttunen [*Brachythecium collinum* (Schleich. ex Müll. Hal.) Bruch et al.] — Редко. На камнях в кустарничковом кедровом стланике и на скальных выходах. (1000–1300). Со спорофитами. С, Г.

Brachytheciastrum trachypodium (Brid.) Ignatov et Huttunen [*Brachythecium trachypodium* (Funck ex Brid.) Bruch et al.] — Редко. На камнях со слоем почвы на лавовых полях и скалах; у основания ствола в кустарничковом листовенничнике. (420–1060). Со спорофитами. Л, Г.

Род **Brachythecium** Bruch et al.

Brachythecium albicans (Hedw.) Bruch et al. — Спорадически. На почве в злаково-кустарничковой, пушицево-ивково-моховой и осоково-ивковой нивальной тундрах, в разнотравном кобрезиевнике, кустарничковом осиннике. (80–1280). Л, Г.

Brachythecium cirrhosum (Schwägr.) Schimp. — Спорадически. На почве в моховых, заболоченных и кустарничковых тундрах, в разнотравном кобрезиевнике. (1000–1300). Г.

Brachythecium erythrorrhizon Bruch et al. — Спорадически. На почве в голубично-ивково-моховой тундре; на почве, реже при основании стволов в разнотравном ольховнике, ольховниковых каменноберезняках, голубично-моховом и кедровосланиковом листовенничнике, кустарничковом осиннике (74–1111). Л, С, Г.

Примечание. Ранее М.С. Игнатов (Ignatov, 1998) выделял на азиатских образцах подвид *B. erythrorrhizon* ssp. *asiaticum*, характеризующийся в первую очередь более крупными размерами и рядом других признаков. Ряд камчатских образцов попадал под определение ssp. *asiaticum*, однако значительная часть образцов была ближе к типичной разновидности. В наших работах ssp. *asiaticum* не выделялся. Согласно последней работе М.С. Игнатова и И.А. Милутиной (Ignatov, Milyutina, 2010), выделение ssp. *asiaticum* проблематично, поэтому все камчатские образцы отнесены к типичной разновидности.

Brachythecium jacuticum Ignatov — Редко. На почве в тополево редколесье. (800). Л.

Примечание. Вид недавно описан М.С. Игнатовым. Встречается в Сибири (п-ов Таймыр, Забайкальский край, Якутия), на Дальнем Востоке (Магаданская обл., Чукотка, Камчатка) и на Аляске (Ignatov, Milyutina, 2010).

Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde — Редко. На почве в кедровом стланике. (940); в расщелинах скал. (1180). Л, С.

Brachythecium rotaeanum De Not. — Спорадически. На почве, реже на гнилой древесине и при основании стволов в ольховых стланиках, на субальпийских

луговинах, в каменноберезняке, лиственничнике и тополевом редколесье. (490–1280). Л. С. Г.

Примечание. Вид, близкий к *B. salebrosum*, часто рассматривался как его разновидность. Однако согласно последним исследованиям является самостоятельным видом (Ignatov, 1998; Ignatov, Milyutina, 2010). В прежних бриологических работах по Камчатке приводился его синоним *B. capillaceum*.

Brachythecium salebrosum (F. Weber et D. Mohr) Schimp. — Часто. На почве, реже на гнилой древесине и при основании стволов деревьев в лиственничниках, березняках, тополевых редколесьях, горных тундрах, кедровых и ольховых стланиках, на субальпийских лугах; изредка в нивальных тундрах и на шлаковом поле. Иногда обилен на субальпийских лугах. (74–1100). Л, С, Г. Со спорофитами.

Brachythecium turgidum (C.C. Hartm.) Kindb. — Sporadически. На почве в горных тундрах и на субальпийских лугах. (1000–1300). С, Г.

Brachythecium udum I. Hagen. — Редко. На почве в каменноберезняке и в заболоченной злаково-ивковой тундре. (500, 1400). Л, Г.

Род *Eurhynchiastrum* Ignatov et Huttunen

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen [*Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenn.] — Sporadически. На обнаженной почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, курумниках, нарушенных местообитаниях, в кедровых и ольховых стланиках, лиственничниках и лиственничных редколесьях. (78–1100). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род *Sciuro-hypnum* (Hampe) Hampe

Sciuro-hypnum curtum (Lindb.) Ignatov [*Brachythecium curtum* (Lindb.) Limpr.] — Редко. На почве и при основании стволов в ольховом стланике, кустарниковом каменноберезняке и кустарниковом лиственничнике; произрастает в смеси с *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum* и др. (650–800). Л, С. Со спорофитами.

Примечание. *Sciuro-hypnum curtum* ранее рассматривался как синоним *S. oedipodium* (Mitt.) Ignatov et Huttunen. В предыдущих работах для Камчатки приводился именно *Sciuro-hypnum oedipodium*. Однако последние исследования показали, что это 2 разных вида (Ignatov, Milyutina, 2007). Почти весь камчатский материал *Sciuro-hypnum oedipodium* был просмотрен и переопределен М.С. Игнатовым как *S. curtum*.

Sciuro-hypnum dovrense (Limpr.) Draper et Hedenäs [*Brachythecium dovrense* (Limpr.) J.J. Amann] — Редко. На камнях со слоем почвы на мокрых скалах в каньоне ручья; в расщелинах камней курума. (1000, 1300). С, Г. Со спорофитами.

Sciuro-hypnum latifolium (Kindb.) Ignatov et Huttunen [*Brachythecium latifolium* Kindb.] — Sporadически. На почве, камнях и в расщелинах камней по берегам ручьев и на нивальных луговинах; произрастает в смеси с *Pohlia wahlenbergii*, *Sanionia uncinata* и др. (1000–1320). С, Г. Со спорофитами.

Sciuro-hypnum plumosum (Hedw.) Ignatov et Huttunen [*Brachythecium plumosum* (Hedw.) Schimp.] — Sporadически. На камнях и в расщелинах камней на лаво-

вых полях и скалах; по берегу ручья; в каменноберезняке. (570–1050). Л, С, Г. Со спорофитами.

Sciuro-hyponum reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen [*Brachythecium reflexum* (Starke) Bruch et al.] — Очень часто. На почве, при основании стволов и на гнилой древесине в лиственничниках, березняках, ельниках, ольховых и кедровых стланиках, горных тундрах, кобрезиевниках, тополевых и лиственничных редколесьях, на субальпийских луговинах; на скалах. Местами обилен. (74–1180). Л, С, Г. Со спорофитами.

Sciuro-hyponum starkei (Brid.) Ignatov et Huttunen [*Brachythecium starkei* (Starke) Bruch et al.] — Часто. На почве, гнилой древесине и при основании стволов в лиственничниках, каменноберезняках, ельниках, кедровых и ольховых стланиках, на субальпийских луговинах, в тополевых и лиственничных редколесьях; изредка в горных тундрах. Местами обилен. (220–1050). Л, С, Г. Со спорофитами.

Сем. **Calliergonaceae** (Kanda) Vanderp., Hedenäs, C.J. Cox et A.J. Shaw

Род **Calliergon** (Sull.) Kindb.

Calliergon megalophyllum Mikut. — Редко. На почве по берегу озера. (980). С.

Calliergon richardsonii (Mitt.) Kindb. — Редко. На почве по берегу озера в смеси с *Warnstorfia exannulata*. (980). С.

Род **Loeskyponum** H.K.G. Paul

Loeskyponum badium (C.C. Hartm.) H.K.G. Paul [*Drepanocladus badius* (Hartm.) G. Roth] — Часто. На почве и в мочажинах в сырых моховых и заболоченных тундрах, реже в кустарничковых тундрах, на нивальных луговинах, по берегам ручьев. Изредка обилен. (900–1400). С, Г.

Род **Straminergon** Hedenäs

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenäs [*Calliergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Kindb.] — Спорадически. На почве в сырых моховых и заболоченных тундрах, местами обилен. (1000–1450). Г.

Род **Warnstorfia** Loeske

Warnstorfia exannulata (Bruch et al.) Loeske Loeske [*Drepanocladus exannulatus* (Bruch et al.) Warnst.] — Спорадически. На почве и в воде по берегам ручья и озера; в мочажинах заболоченных тундр; часто в смеси с *Warnstorfia sarmentosa*, *Scorpidium revolvens* и др. (980–1330). С, Г.

Warnstorfia sarmentosa (Wahlenb.) Hedenäs [*Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb.] — Часто. В мочажинах заболоченных и моховых тундр; по берегам и в руслах ручьев; на переувлажненной почве нивальных луговин. Местами обилен. (1000–1610). С, Г.

Сем. **Scorpidiaceae** Ignatov et IgnatovaРод ***Hamatocaulis*** Hedenäs

Hamatocaulis vernicosus (Mitt.) Hedenäs [*Drepanocladus vernicosus* (Mitt.) Warnst.] — Редко. На влажной почве в травяно-кустарничково-моховой тундре. (1170). Г.

Род ***Hygrohypnella*** Ignatov et Ignatova

Hygrohypnella ochracea (Turner ex Wilson) Ignatov et Ignatova [*Hygrohypnum ochraceum* (Turner ex Wilson) Loeske] — Редко. На камнях в воде ручьев в смеси с *H. polare*. (1300, 1450). Г.

Hygrohypnella polare (Lindb.) Ignatov et Ignatova [*Hygrohypnum polare* (Lindb.) Loeske] — Редко. На камнях в воде ручьев в смеси с *H. ochracea*. (330, 1050, 1450). Со спорофитами. Л, Г.

Род ***Sanionia*** Loeske

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske [*Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.] — Повсеместно. Во всех экотопах всех типов местообитаний. Часто обилен, иногда содоминирует в моховых тундрах и нивальных местообитаниях. (74–1620). Л, С, Г. Со спорофитами.

Род ***Scorpidium*** (Schimp.) Limpr.

Scorpidium cossonii (Schimp.) Hedenäs [*Limprichtia cossonii* (Schimp.) L.E. Anderson, *L. intermedia* (Lindb.) Loeske, *Drepanocladus cossonii* (Schimp.) Loeske, *D. intermedius* (Lindb.) Warnst.] — Редко. На почве в осоково-ивково-моховой и заболоченной осоковой тундрах. (1100, 1190). Г.

Scorpidium revolvens (Sw. ex anon.) Rubers [*Limprichtia revolvens* (Sw. ex anon.) Loeske, *Drepanocladus revolvens* (Sw. ex anon.) Warnst.] — Часто. На переувлажненной почве и в мочажинах в заболоченных и сырых моховых тундрах, по берегам ручьев и озер. Местами обилен. (980–1610). С, Г. Со спорофитами.

Сем. **Pylaisiaceae** Schimp.Род ***Breidleria*** Loeske

Breidleria pratensis (J. Koch ex Spruce) Loeske [*Hypnum pratense* W.D.J. Koch ex Spruce] — Редко. На кочках в заболоченной осоково-ивковой и нивальной тундрах. (1400, 1280) Г.

Род ***Calliergonella*** Loeske

Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenäs [*Hypnum lindbergii* Mitt.] — Спорадически. На почве в кустарничковой и осоково-моховой тундрах, вейниковом ольховнике, на субальпийской луговине; по берегу ручья; в расщелинах скал. (330–1400). Л, С, Г.

Род *Ptilium* De Not.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. — Спорадически. На почве в каменноберезняке в смеси с *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и др., в голубичном, бруснично-зеленомошном и багульниково-кедровостланиковом лиственничниках, можжевелевом кедровостланике, кустарниково-разнотравном белоберезняке. (80-910). Л. С.

Род *Pyloisia* Bruch et al.

Pyloisia polyantha (Hedw.) Bruch et al. [*Pyloisiella polyantha* (Hedw.) Grout] — Спорадически. На коре и гнилой древесине в разнотравном и кустарниковых каменноберезняках, в белоберезняке кустарниковом, вейниковых ольховых стланиках, тополевых и лиственничных редколесьях, в можжевелевом лиственничнике, кустарниковом осиннике. (74–800). Л. Со спорофитами.

Род *Stereodon* (Brid.) Mitt.

Stereodon bambergeri (Schimp.) Lindb. [*Hypnum bambergeri* Schimp.] — Редко. На кочке в травяно-моховой тундре в примеси к *Racomitrium lanuginosum*. (1300). Г.

Stereodon hamulosus (Bruch et al.) Lindb. [*Hypnum hamulosum* Bruch et al.] — Редко. На кочке в заболоченной осоково-ивковой тундре; на почве в кустарничково-лишайниковой тундре. (1400, 1600). Г.

Stereodon holmenii (Ando) Ignatov et Ignatova [*Hypnum holmenii* Ando] — Редко. На почве в бруснично-зеленомошном лиственничнике. (720). Л.

Stereodon plicatulus Lindb. [*Hypnum plicatulum* (Lindb.) A.Jaeger] — Спорадически. На почве, гнилой древесине и у основания стволов в лиственничниках, березняках, ольховых и кедровых стланиках, редколесьях; на камнях со слоем почвы и в расщелинах камней на лавовых полях; изредка в горных тундрах. (74–1100). Л, С, Г. Со спорофитами.

Stereodon revolutus Mitt. [*Hypnum revolutum* (Mitt.) Lindb.] — Редко. На камне со слоем почвы на лавовом поле. (570). Л.

Stereodon subimponens (Lesq.) Broth. [*Hypnum subimponens* Lesq.] — Редко. На почве в заболоченной осоковой тундре, в примеси к *Campyliadelphus chryso-phyllus*. (1190). Г.

Сем. **Rhytidiaceae** Broth.Род *Rhytidium* (Sull.) Kindb.

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. — Повсеместно. На почве в горных тундрах, кобрезиевниках, на субальпийских луговинах, в кедровых стланиках, зеленомошных лиственничниках, тополевых и лиственничных редколесьях, пионерных группировках. Обилен, доминирует в моховых тундрах. (78–1400). Л, С, Г.

Сем. **Thuidiaceae** Schimp.

Род *Abietinella* Müll. Hal.

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch. [*Thuidium abietinum* (Hedw.) Bruch et al.] — Очень часто. На почве, реже на камнях, в горных тундрах, кобрезиевниках, в пионерных группировках, на лавовых полях и нивальных луговинах; реже в лиственничниках, березняках, тополевых редколесьях, кедровых и ольховых стланиках. Обилен в кустарничковых тундрах и кобрезиевниках. (80–1400). Л, С, Г.

Род *Echinophyllum* O'Brian

Echinophyllum sachalinense (Lindb.) O'Brian — Редко. На почве в разнотравном каменноберезняке в примеси к *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*. (930). С.

Примечание. Редкий восточноазиатский вид, включен в «Красную книгу Камчатки» (2007). В России распространен на юге Дальнего Востока (Ignatov et al., 2006), на севере Дальнего Востока известны единичные находки в Магаданской обл. (Благодатских, 1984) и на Камчатке. Вне России встречается в Японии, Корее, Китае (Moss Flora..., 2002).

Род *Helodium* Warnst.

Helodium blandowii (F. Weber et D. Mohr) Warnst. — Спорадически. На почве в голубичных и бруснично-зеленомошных лиственничниках, моховой и заболоченной тундрах, в вейниковом ольховнике, заболоченном ернике по берегу реки. (84–1330). Л, С, Г.

Род *Thuidium* Bruch et al.

Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger — Редко. На почве в кобрезиевниках и моховых тундрах. (1000–1100). Г.

Сем. **Amblystegiaceae** G. Roth

Род *Amblystegium* Bruch et al.

Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al. — Часто. При основании стволов, на гнилой древесине, реже на почве, в тополевых редколесьях, ольховниках, каменноберезняках; изредка на шлаковых полях. (570–800). Л. Со спорофитами.

Род *Anacamptodon* Brid.

Anacamptodon latidens (Besch.) Broth. — Редко. На коре тополей в тополевых редколесьях. (800). Л. Со спорофитами.

Род *Campyliadelphus* (Kindb.) R.S. Chopra

Campyliadelphus chrysophyllum (Brid.) R.S. Chopra [*Campylium chrysophyllum* (Brid.) Lange] — Спорадически. На почве в кустарничковых, разнотравной и за-

болоченной осоковой тундрах, в кобрезиевниках, разреженных кустарниково-тополевых группировках. (895 — 1190). С, Г.

Род *Campylidium* (Kindb.) Ochyra

Campylidium hispidulum (Brid.) Ochyra [*Campyllum hispidulum* (Brid.) Mitt., *Campylophyllum hispidulum* (Brid.) Hedenäs] — Спорадически. На гнилой древесине и при основании стволов в ольховниках, каменноберезняках и лиственничниках; обычно в смеси с *Amblystegium serpens*, *Sanionia uncinata* и др. (427–800). Л, С. Со спорофитами.

Campylidium sommerfeltii (Myrin) Ochyra [*Campyllum sommerfeltii* (Myrin) Lange, *Campylophyllum sommerfeltii* (Myrin) Hedenäs] — Редко. На гнилой древесине в вейниковом ольховнике. (800). С.

Род *Campyllum* (Sull.) Mitt.

Campyllum stellatum (Hedw.) С.Е.О. Jensen — Спорадически. На почве в заболоченных, моховых и нивальных тундрах, кобрезиевниках. (1100–1300). Г.

Род *Drepanocladus* (Müll. Hal.) G. Roth

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. — Редко. На почве в лишайниковой тундре. (1100). Г.

Drepanocladus polygamus (Bruch et al.) Hedenäs [*Campyllum polygamum* (Bruch et al.) Lange & С.Е.О. Jensen] — Редко. На почве по берегу озера. (980). С.

Род *Ochyraea* Váňa

Ochyraea cochlearifolia (Venturi) Ignatov et Ignatova [*Hygrohypnum cochlearifolium* (Venturi) Broth.] — Спорадически. На камнях по берегам и в руслах ручьев, на мокрых скалах. (910–1450). С, Г. Со спорофитами.

Ochyraea duriuscula (De Not.) Ignatov et Ignatova [*Hygrohypnum duriusculum* (De Not.) D.W. Jamieson] — Редко. На камне в воде ручья, (1050). С.

Род *Pseudocalliergon* (Limpr.) Loeske

Pseudocalliergon turgescens (Т. Jensen) Loeske [*Scorpidium turgescens* (Т. Jensen) Loeske] — Спорадически. На почве и в мочажинах заболоченных и моховых тундр и на субальпийской луговине; по берегам озер. Местами обилен. (900–1300). С, Г.

Род *Tomentypnum* Loeske

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske — Очень часто. На почве в моховых, лишайниковых, заболоченных и кустарничковых тундрах, на субальпийских сырых луговинах, в переувлажненном понижении в тополево редколесье, бруснично-зеленомошном лиственничнике. Содоминирует в заболоченных тундрах. (670–1400). Л, С, Г.

В результате проведенных исследований на изученной территории выявлено 265 видов мхов и 11 таксонов низшего ранга, относящихся к 37 семействам и 109 родам. Флора мхов вулканических плато Ушковский дол и Толбачинский дол довольно богата и включает половину всей флоры п-ова Камчатка (Чернядьева, 2012). Крупнейшие семейства и роды представлены на рис. 4 и 5. В целом спектры крупнейших семейств и родов изученной территории сходны с таковыми всей Камчатки (Чернядьева, 2012, с. 290, 291), кроме сем. *Sphagnaceae*, роль которого значительно снижается во флоре Ключевской группы вулканов, что объясняется почти полным отсутствием здесь болотных сообществ.

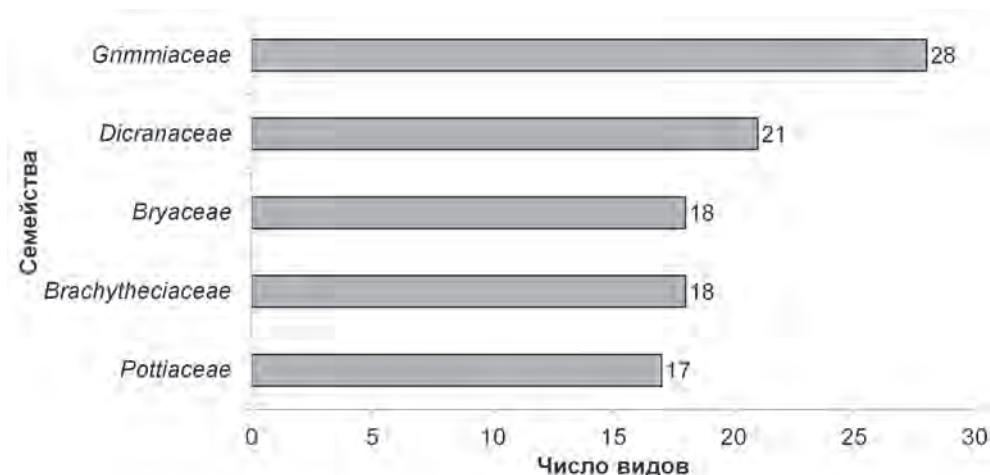


Рис. 4. Крупнейшие семейства изученной флоры мхов.

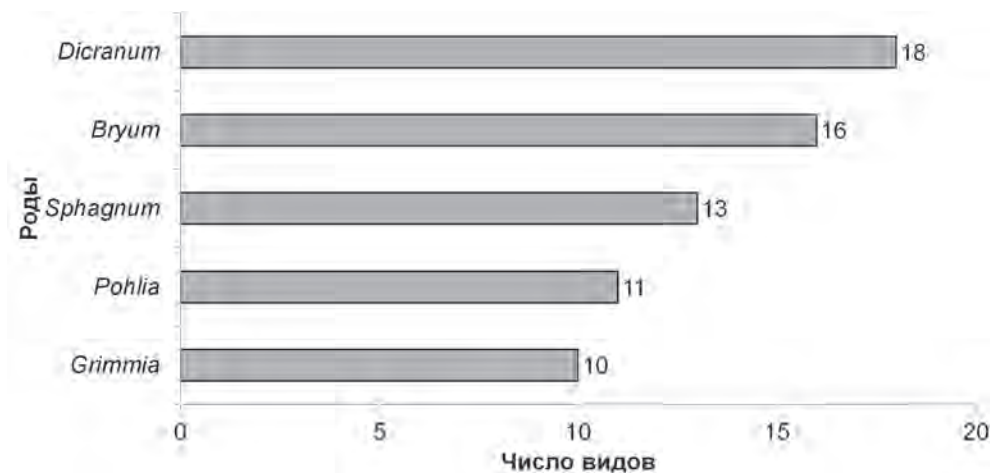


Рис. 5. Крупнейшие роды изученной флоры мхов.

Сравнение флор мхов вулканических плато Ушковский дол и Толбачинский дол не выявляет существенных различий. Около 57% всех видов произрастают на обоих плато. Видов, собранных только на плато Ушковский дол, отмечено 62, только на плато Толбачинский дол — 53. Это преимущественно редкие мхи, встреченные 1–2 раза, и говорить об их приуроченности к территории определенного вулкана не приходится. Можно отметить только, что на Толбачинском доле, для территории которого характерны обширные шлаковые и лавовые поля, встречаются представители рода *Bucklandiella*, тяготеющие к каменистым субстратам. На Ушковском доле они собраны не были. С другой стороны, на склонах Ушковского дола, где нередки участки переувлажненной почвы, произрастает ряд гигрофильных и гидрофильных видов, отсутствующих на Толбачинском. Например, представители родов *Hamatocaulis*, *Hygrohypnella*, *Rhizomnium*, *Straminergon*.

Большинство видов мхов изученной территории (62%) имеют широкие циркум-ареалы и распространены в нескольких растительных зонах Голарктики. Некоторые из них проникают (преимущественно по горным системам) в тропики различных континентов южнее вплоть до Антарктиды. К видам с широкими ареалами относится большинство мхов, играющих значительную ценоотическую роль в растительном покрове.

Около четверти всех видов имеют арктоальпийское распространение, что определяется горным характером изученной местности. Ряд арктоальпийских видов доминируют в горных тундрах, например, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*. Только 14% видов изучаемой флоры имеют более узкие ареалы.

Одиннадцать видов изучаемой флоры произрастают только в Азии, например: *Anacamptodon latidens*, *Zygodon sibiricus*. Распространение 6 из них ограничено Восточной Азией, основной ареал этих видов лежит в Приморье, Японии и Корее, например: *Climacium japonicum*, *Echinophyllum sachalinense*, *Oncophorus crispifolius*. Для них на Камчатке проходит северная граница распространения.

Полуостровное положение и большая протяженность береговой линии Камчатки обуславливают присутствие в изучаемой флоре субокеанических видов, распространенных вдоль побережий океанов, но не проникающих в глубь материков. Всего на изученной территории зарегистрировано 7 таких видов, например, *Orthotrichum sordidum* и *Trematodon ambiguous*, а 2 вида распространены вдоль побережий Тихого океана, т.е. имеют пацифический ареал: *Codriophorus corrugatus* и *Rhizomnium nudum*.

Связи Ключевской группы вулканов с арктическими районами подчеркиваются присутствием четырех видов преимущественно северного распространения, характерных для Арктики и Субарктики, например, *Arctoa andersonnii*, *Dicranum laevidens*, *Lyellia aspera*.

Распределение числа видов по основным типам местообитаний показано на рис. 6. Значительная часть исследуемой территории занята растительными сообществами со сформированным растительным покровом: тундрами, лесами, редколесьями, стланиками, субальпийскими лугами и луговинами. Кроме того, выде-

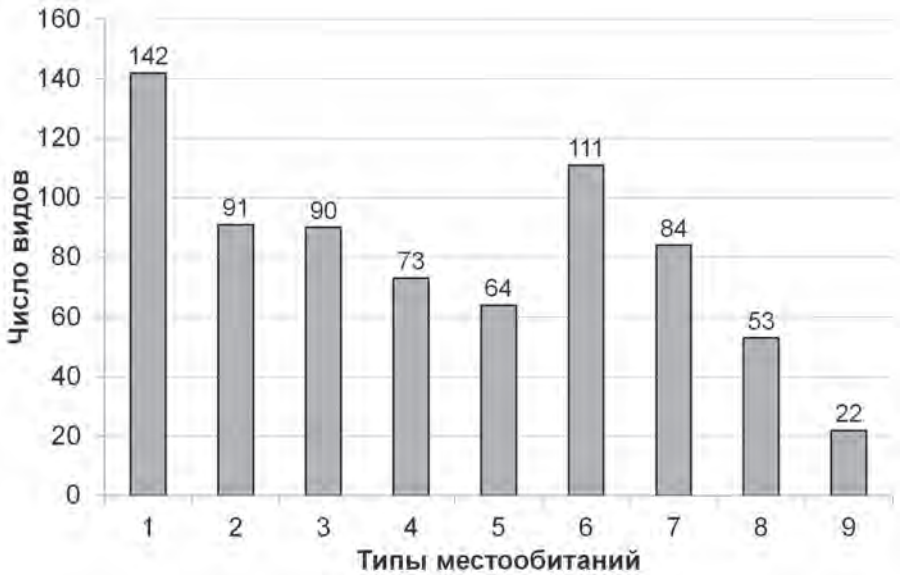


Рис. 6. Распределение количества видов мхов по типам местообитаний.

1 — тундры; 2 — леса; 3 — редколесья; 4 — луга и луговины; 5 — стланики; 6 — скалы; 7 — шлаковые и лавовые поля; 8 — берега ручьев и озер; 9 — нарушенные местообитания.

ляются специфические местообитания, в которых растительный покров часто не сформирован или выражен фрагментарно, а видовой состав мхов здесь специфичен и резко отличается от такового окружающих растительных ценозов. К специфическим местообитаниям относятся: скалы, шлаковые и лавовые поля, берега ручьев и озер, нарушенные местообитания.

Интересно отметить, что 8 видов: *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Pohlia nutans*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Rhytidium rugosum*, были отмечены практически во всех типах местообитаний.

Большее половины исследуемой флоры мхов (142 вида, или 63,6% от общего числа видов) произрастают в горных тундрах. Видовое богатство горных тундр объясняется прежде всего большими площадями, которые они занимают на изученной территории, а также значительным разнообразием микроместообитаний. Основу мохового покрова горных тундр составляют *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum acutifolium*, *D. fuscescens*, *D. majus*, *D. spadicum*, *Hylocomium splendens* s.l., *Kiaeria glacialis*, *Polytrichum juniperinum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata*. Несколько ниже ценотическая роль у *Dicranum bonjeanii*, *D. elongatum*, *D. fuscescens*, *Polytrichastrum alpinum*. На сухих щебнистых участках обильны *Abietinella abietina*, *Niphotrichum canescens*, *N. ericoides*, *Rhytidium rugosum*. К сырым понижениям тундровых сообществ и мочажинам приурочены

Tomentypnum nitens, *Sphagnum capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. teres*, *S. warnstorffii*, *Warnstorffia exannulata*, *W. sarmentosa* и др.

Флористическое богатство мхов в лесных сообществах значительно ниже, здесь отмечен 91 вид (34,3%). В моховом покрове доминируют *Aulacomnium palustre*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *D. polysetum*, *Hylocomium splendens* s.l., *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Sanionia uncinata*; менее обильны *Climacium dendroides*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum commune*. На стволах деревьев поселяются мхи-эпифиты: *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum obtusifolium*, *O. sordidum*. На гнилой древесине обычны *Dicranum fragilifolium*, *D. fuscescens*, *Campylidium hispidulum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei*. Основания стволов деревьев обрастают *Cynodontium strumiferum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Plagiothecium denticulatum*, *Sciuro-hypnum reflexum* и др.

Для редколесий, которые формируются на территориях, измененных под влиянием вулканизма, отмечены 90 (34%) видов мхов. Здесь ценотически значимы *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum piliferum* и др., широко распространены, но менее обильны *Abietinella abietina*, *Aulacomnium palustre*, *Bryum creberrimum*, *Rhytidium rugosum*, *Saelania glaucescens*. Роль эпифитов и мхов, растущих при основании стволов деревьев, резко снижается.

Альпийские и субальпийские луговины формируются небольшими участками на хорошо дренированных горных склонах в условиях хорошего увлажнения, здесь отмечены 73 вида мхов (28%). Преобладают как тундровые виды: *Abietinella abietina*, *Niphotrichum canescens*, *Syntrichia ruralis*, *Brachythecium turgidum*, так и лесные: *B. salebrosum*, *B. rotaeantum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum* и др.

В стланиковых сообществах отмечено 64 вида мхов (24,2%). Стланики приурочены преимущественно к горным склонам, где образуют субальпийский пояс растительности, сформированный сообществами кедрового и ольхового стланика. Для них характерны *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum majus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*; распространены, но не обильны *Abietinella abietina*, *Brachythecium salebrosum*, *Pohlia nutans*, *P. cruda*, *Ptilium crista-castrensis* и др. При сравнении видового состава сообществ кедровых и ольховых стлаников выявляются некоторые особенности. В ольховниках ниже роль *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sphagnum girgensohnii*, видов рода *Dicranum*, которые в кедровостланиках часто доминируют в моховом покрове. При этом в ольховниковых сообществах по сравнению с кедровостланиками более обильны *Brachythecium rotaeantum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Sciuro-hypnum reflexum*.

Среди специфических местообитаний наибольшее количество мхов (111 видов, 41,9%) собрано на скалах. Значительное видовое богатство скальных выходов связано, с одной стороны, с большим разнообразием экотопов (поверхности

отдельных камней, расщелины и трещины, участки обнаженной почвы, сырые поверхности скал и проч.), а с другой — с отсутствием конкуренции со стороны сосудистых растений. Преобладают эпилиты *Andreaea rupestris* s.l., *Arctoa fulvella*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Grimmia longirostris*, *Hymenoloma crispula*. На камнях со слоем почвы обширные подушки образует *Hypnum cupressiforme*, в расщелинах камней обычны *Bartramia ithyphylla*, *Distichium capillaceum*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Pohlia crudoides*, *Timmia austriaca*. На участках обнаженной почвы и мелкозему между камней часто встречаются пионерные виды: *Bryum argenteum*, *B. creberrimum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*. На сырых скалах формируется специфический набор гигрофильных мхов: *Philonotis fontana*, *Grimmia mollis*, *Pohlia wahlenbergii* и др.

По берегам ручьев и озер отмечено 52 вида мхов (19,6%). В условиях повышенного увлажнения и отсутствия конкуренции со стороны сосудистых растений в прибрежных местообитаниях разрастаются мощные моховые дернины из *Aulacomnium palustre*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Loeskygnum badium*, *Oncophorus virens*, *Philonotis fontana*, *Sciuro-hypnum latifolium*, *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum girgensohnii*, *Tomentypnum nitens*, *Warnstorfia exannulata*, *W. sarmentosa* и др. Периодически заливаемые водой камни по берегам покрыты: *Grimmia mollis*, *Schistidium platyphyllum*, *S. rivulare*. В воде на почве и камнях развиваются гидрофильные мхи: *Hygrohypnella ochracea*, *H. polare*, *Ochyraea cochlearifolia*, *O. duriuscula*. По берегам водоемов и ручьев часто встречаются участки обнаженной почвы: обрывистые берега, пятна мелкозема и проч.; здесь поселяются виды, характерные для обнаженной почвы: *Fissidens bryoides*, *Pohlia drummondii*, *P. filum*, *P. prolifera* и др.

На изученной территории часто встречаются участки нарушенных местообитаний: береговые откосы, оползни, овраги, ямы, тропинки, кострища и т. д. Здесь обнаружено 22 вида (8,3%), большинство из них — пионерные мхи. Наиболее обильны *Ceratodon purpureus* и *Polytrichum piliferum*, менее обильны, но широко распространены *Dicranella subulata*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Bryum argenteum*, *B. creberrimum*, *Pohlia drummondii*, *P. filum*, *P. prolifera* и др. На старых кострищах встречается *Funaria hygrometrica*.

Особое внимание в нашем исследовании было уделено динамике зарастания шлаковых и лавовых полей. Здесь отмечено 84 вида мхов (30,6%). На молодых шлаковых и лавовых полях (возраст до 32 лет) видовое разнообразие бриофитов и их участие в формировании напочвенного покрова очень низкое. На пробную площадь (10 × 10 м) приходится не более 3–5 видов, ПП (проективное покрытие) менее 1%. Практически повсеместно встречаются *Ceratodon purpureus* и *Polytrichum piliferum*. На лавовых полях возрастом до 1500 лет роль мхов несколько выше (ПП до 10–15%, в одном случае — 25%), число видов на пробную площадь колеблется от 4–5 до 10–16. По сравнению с более старыми лавами (о которых будет сказано ниже) можно отметить большую активность пионерного вида *Pogonatum dentatum* и практическое отсутствие некоторых лесных и тундровых видов, например, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum fuscescens*, *D. majus*.

На старых лавовых потоках (старше 1500 лет) моховой покров, как правило, хорошо сформирован, ПП мохообразных составляет 30–40%, достигая в отдельных случаях 70%. Только в местах, подвергнувшихся вторичному засыпанию тефрой, моховой покров слабо сформирован (ПП 1–10%). Высока роль лесных и тундровых видов, например (помимо вышеупомянутых), *Aulacomnium turgidum*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fuscescens*, *Rhytidium rugosum*, *Stereodon plicatulus*. Более активны печеночники, особенно *Barbilophozia hatcheri* и *Ptilidium ciliare*. На пробной площади произрастает от 8–10 до 20–24 видов. На самых старых лавах (возраст свыше 2000 лет), возможно, за счет большей конкуренции со стороны сосудистых растений, роль мхов снижается.

На зарастающих лавовых и шлаковых полях повсеместно (константность V) произрастают *Ceratodon purpureus*, *Niphotrichum canescens*, *Pohlia nutans*, *Polytichum juniperinum*, *P. piliferum*. К пионерным видам относится *Ceratodon purpureus*, остальные мхи обычны в растительном покрове сформированных сообществ. Несколько реже (константность IV) встречается *Aulacomnium palustre*, широко распространенный в лесах и горных тундрах. Примерно на половине обследованных площадей (константность III) отмечены *Dicranum majus*, *Pleurozium schreberi*, *Pogonatum urnigerum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Syntrichia ruralis*, из которых только *Pogonatum urnigerum* можно рассматривать как пионерный вид. Остальные мхи произрастают в лесных и тундровых сообществах, где часто выступают в качестве доминантов и содоминантов напочвенного покрова. Таким образом, в зарастании лавовых и шлаковых полей основную роль играют широко распространенные лесные и тундровые виды. Собственно пионерные виды, кроме двух упомянутых, встречаются редко и относятся к I классу константности, например, *Bryum argenteum*, *B. creberrimum*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia drummondii*, *P. filum*. Нахождение ряда видов на лавовых полях можно считать случайным, например, эпифитов *Zygodon sibiricus*, *Orthotrichum obtusifolium*, или копрофильного мха *Tetraplodon angustatus*. Среди них следует отметить редкий эпифит *Didymodon gaochienii*, собранный на коре тополя в кустарничковом листовничнике на старом (более 7000 лет) лавовом потоке. На Камчатке этот вид известен еще только из двух местонахождений (Чернядьева, 2012).

В изученной флоре около половины всех видов (42%) являются редкими. Высокий процент редких видов характерен для флор мохообразных, так, во флоре всей Камчатки они составляют 40% (Чернядьева, 2012). Среди редких и интересных видов изученных вулканических плато прежде всего следует отметить мхи, которые редки во всем мире. Например, *Tetradontium repandum* — редкий субокеанический вид, известный в России из единичных находок. Другой вид, *Bucklandiella vulcanicola*, на сегодняшний момент в России собран только на Камчатке. Вне России известен по единичным находкам с островов Хоккайдо и Хонсю (Япония), где произрастает на камнях вулканического происхождения высоко в горах. Также к числу очень редких в мире мхов, отмеченных на из-

ученой территории, относятся *Grimmia fuscolutea*, *G. triformis*, *Schistidium trichodon* var. *mutans*.

Ряд видов, распространенных на п-ове Камчатка, на изученной территории встречаются редко, например: *Dicranum montanum*, *D. undulatum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Plagiothecium laetum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *R. subpinnatus*, *Tetraphis pellucida*. В основном это типичные лесные виды, произрастающие преимущественно в долинах и в нижней части лесного пояса и редко поднимающиеся в горы. Вместе с тем, некоторые виды, рассматриваемые в мире как редкие, например, арктоальпийский вид *Encalypta brevipes* и восточноазиатский вид *Polytrichastrum sphaerothecium*, на склонах плато Ушковский дол и Толбачинский дол редкими не являются.

Таким образом, ядром изученной флоры мхов вулканических плато Ушковский дол и Толбачинский дол являются широко распространенные мультizonальные виды, имеющие широкие циркумареалы, при значительном участии арктоальпийских видов. Специфику изученной флоры определяют редкие восточноазиатские и субокеанические виды. Наибольшим флористическим богатством отличаются горные тундры и скальные местообитания. В связи с тем, что на территории обоих плато найдено большое количество очень редких видов, их местообитания и ландшафты этой уникальной территории нуждаются в охране и дальнейшем изучении.

3.3. Печеночники

М.В. Дулин

Приведен аннотированный список печеночников, основанный на материалах, полученных в результате исследований проведенных в полевой сезон 2008 г. в окрестностях вулкана Острый Толбачик (плато Толбачинский дол). Часть представленных данных, главным образом, новые находки, уже обнародована ранее (Потёмкин, Дулин, 2008; Дулин, 2009; Дулин, 2010а, б; Dulin, 2009, 2010).

Всего на территории исследования выполнено 54 бриофлористических описания и собрано 430 образцов печеночников. Коллекторами наряду с автором являются В.Ю. Нешатаева, А.П. Кораблёв, Л.Б. Головнёва, М.П. Вяткина.

Идентификация видов печеночников проводилась по общепринятым в бриологии методам (сравнительно-морфологический, анатомо-морфологический). Образцы хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO) и БИН РАН (LE).

Виды в списке расположены по системе, в соответствии с последним списком печеночников России (Konstantinova et al., 2009), с некоторыми более поздними изменениями (Söderström et al., 2010; Vilnet et al., 2010).

Для каждого вида последовательно приводятся:

1) общая частота встречаемости по 4-балльной шкале: редко (1–3 находки), спорадически (4–9), часто (10–17), очень часто (более 17);

2) наличие в образцах структур, связанных с размножением: периантии, антеридии, архегонии, спорогоны, выводковые почки;

3) высота над уровнем моря, на которой был обнаружен вид (определялась с помощью GPS);

4) приуроченность вида к тем или иным экотопам и субстратам в порядке убывания частоты встречаемости в них.

При анализе флоры использована система географических элементов, предложенная Н.А. Константиновой (2000) для печеночников севера Голарктики. Анализ эколого-ценотической структуры флоры печеночников проводился на основе сравнительно-флористического метода, в частности путем выделения парциальных флор (Юрцев, Камелин, 1991).

Для выявления сходства и различий флористических списков использован коэффициент Съернсена-Чекановского (Ksc) (Шмидт, 1984). Вычисление коэффициента сходства и визуальное представление полученных результатов проводилось с помощью программного модуля «GRAPHS» (Новаковский, 2004).

Отдел **MARCHANTIOPHYTA** Stotler & Crand.-Stotl.

Класс **MARCHANTIOPSIDA** Cronquist, Takht. & W.Zimm.

Подкласс **METZGERIIDAE** Barthol.-Began

Порядок *Metzgeriales* Chalaud

Семейство *Aneuraceae* H.Klinggr

Aneura pinguis (L.) Dumort. — Редко. 480 м над ур. моря. Один раз встречен на стенках грота в обширном провале в лавовом поле.

Подкласс **JUNGERMANNIIDAE** Engl.

Порядок *Ptilidiales* Schljakov

Семейство *Ptilidiaceae* H.Klinggr.

Ptilidium ciliare (L.) Hampe — Спорадически. 825–1215 м над ур. моря. На почве в кустарничковых тундрах. Один раз встречен на почве под пологом кустарников на лавовом потоке в пионерном злаковом сообществе с единичными деревьями лиственницы, кедрового стланика, каменной березы; на камнях на зарастающем пионерной растительностью крупноглыбовом лавовом потоке; на почве в лиственничном редколесье разнотравном с кедровым стлаником.

Ptilidium pulcherrimum (Weber) Vain. — Спорадически. С периантиями, спорогонами. 575–890 м над ур. моря. На гниющей древесине, на комлях стволов лиственниц, кедрового стланика, ивы, на пристволовых повышениях лиственницы в кустарничковых лиственничниках и разнотравных лиственничных редколесьях.

Один раз встречен на гниющей древесине в каменноберезняке ольховниково-вейниковом на верхней границе леса и на коре стволов кедрового стланика в тополево-редколесье волоснецовом с кедровым стлаником на верхней границе леса.

Порядок *Jungermanniales* H. Klinggr.

Подпорядок *Porellineae* R.M. Schust.

Семейство *Pseudolepicoleaceae* Fulford & J.Taylor

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort. — Редко. С периантиями, спорогониями. 480–1325 м над ур. моря. На камнях на лавовом останце и на стенках грота в обширном провале в лавовом поле.

Семейство *Plagiochilaceae* Müll. Frib. & Herzog

Plagiochila arctica Bryhn & Kaal. — Редко. С архегониями. 1160 м над ур. моря. Один раз встречен на почве в кустарничково-осоковой тундре.

Plagiochila porelloides (Torr. ex Nees) Lindenb. — Редко. 1105–1150 м над ур. моря. На почве среди мхов в кустарничково-голубичной с редким кедровым стлаником и пятнистой кустарничково-разнотравной тундре.

Подпорядок *Cephaloziineae* Schljakov

Семейство *Cephaloziaceae* Mig.

Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. — Спорадически. С периантиями. 1150–1660 м над ур. моря. На камнях, на скальных выходах лав и на лавовых останцах с разреженной пионерной растительностью. Редко на камнях, на мелкоземзе в пещерках под и между камнями на лавовых потоках и шлаковых полях, зарастающих пионерной растительностью. Один раз встречен на почве среди мхов в кустарничково-разнотравно-осоковой мохово-лишайниковой тундре.

Cephalozia pleniceps (Austin) Lindb. — Спорадически. С антеридиями, периантиями, спорогониями. 480–1215 м над ур. моря. На почве среди мхов, на камнях, на каменистой слабозадренованной почве в разных типах кустарничковых тундр. Один раз встречен на стенках грота в обширном провале в лавовом поле.

Pleurocladula albescens (Hook.) Grolle — Редко. 1190 м над ур. м. Один раз встречен на камнях на зарастающем пионерной растительностью склоне лавового потока.

Семейство *Cephaloziellaceae* Douin

Cephaloziella arctogena (R.M. Schust.) Konstant. [*Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst. var. *arctogena* R.M. Schust.] — Спорадически. С антеридиями, периантиями, спорогониями. 420–1200 м над ур. моря. На камнях и тефре на зарастающих пионерной растительностью каменистых россыпях лавовых потоков. Один раз встречен на тефре, на почве среди мхов в ивняково-кустарничково-моховой тундре и на тефре в листовничной редкотравной редине с кедровым стлаником.

Cephaloziella divaricata (Sm.) Schiffn. — Sporadически. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 425–1325 м над ур. моря. На камнях, на скальных выходах лав и на лавовых останцах с разреженной пионерной растительностью. Один раз встречен на камнях на лавовом потоке с разреженной пионерной растительностью, на почве среди мхов в фрагментарной кустарничково-разнотравной тундре и на почве в лиственничнике багульниково-кедровостланниковом.

Cephaloziella rubella var. ***rubella*** (Nees) Warnst. — Sporadически. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 520–1190 м над ур. моря. На камнях, на тefре, на мелкозем в основании нависающих лавовых плит на каменистых россыпях лавовых потоков с разреженной пионерной растительностью. На гниющей древесине, на слабозадернованной почве в лиственничных редколесьях и кустарничковых лиственничниках. Один раз встречен на почве на лавовом потоке в ольховнике мятликовом, на мелкозем в затенении между камнями в тополевом редколесье на крупноглыбовом участке лавового потока.

Cephaloziella elegans (Heeg) Schiffn. [*Cephaloziella rubella* var. *elegans* (Nees) Warnst.] — Часто. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 425–1610 м над ур. моря. На почве среди мхов, на каменистом слабозадернованном грунте, на тefре, на камнях в кустарничковых и травяно-моховых тундрах. На гниющей древесине, на комлях стволов и на присыпанных мелкоземом корнях лиственниц, на слабозадернованной почве в кустарничковых лиственничниках. Реже на тefре в тополевых и лиственничных редколесьях на верхней границе леса. Редко на камнях, на тefре, на гниющей древесине, на мелкозем в пещерках на зарастающих пионерной растительностью шлаковых полях с фрагментами лавы и на каменистых россыпях лавовых потоков. Один раз встречен на гниющей древесине в каменноберезовом ольхово-вейниковом лесу по верхней границе леса; на пятнах слабозадернованного грунта в разреженном злаковом ольховнике с кипрейно-волоснецовыми опушками, пятнами голого грунта и отдельно стоящими деревьями лиственницы.

Семейство *Scapaniaceae* Mig.

Diplophyllum albicans (L.) Dumort. — Sporadически. С выводковыми почками. 1080–1565 м над ур. моря. На камнях и тefре на лавовых останцах, шлаковых полях, каменистых россыпях лавовых потоков с разреженной пионерной растительностью. Реже на камнях и тefре в кустарничковых и фрагментарных каменистых тундрах.

Diplophyllum obtusifolium (Hook.) Dumort. — Часто. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 1080–1660 м над ур. моря. На камнях и тefре на шлаковых полях, каменистых россыпях лавовых потоков с разреженной пионерной растительностью. Реже на камнях и тefре в кустарничковых и травяно-моховых тундрах. Один раз встречен в затенении на камнях на скальных выходах лав.

Diplophyllum taxifolium (Wahlenb.) Dumort. — Очень часто. С выводковыми почками, периантиями, спорогонами. 480–1325 м над ур. моря. На и между камнями, на тefре, на мелкозем в провалах между камнями, на стенках гротов на каменистых россыпях лавовых потоков и шлаковых полях с разреженной пионерной растительностью. Реже на камнях на лавовых останцах с разреженной пионерной растительностью. На камнях, на почве среди мхов, на слабозадернованном грунте в кустарничковых тундрах.

Lophozia silvicola H. Buch — Редко. С выводковыми почками. 575 м над ур. моря. Один раз встречен на комлях стволов лиственницы в лиственничнике голубичном.

Lophozia ventricosa (Dicks.) Dumort. — Спорадически. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями. 520–1200 м над ур. моря. На камнях и между камнями на мелкозем, на тefре, на камнях, присыпанных тefрой, на мелкозем в пещерках на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. в ивняково-кустарничково-моховой тундре и на почве среди мхов в лиственничнике голубично-мохово-лишайниковом.

Lophozia wenzelii var. **groenlandica** (Nees) Bakalin — Спорадически. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями. 1155–1265 м над ур. моря. На камнях, на мелкозем в провалах между камнями на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. Один раз встречен на камнях на лавовом останце с разреженной пионерной растительностью.

Lophozia wenzelii var. **litoralis** (Arnell) Bakalin — Спорадически. С выводковыми почками, периантиями. 1120–1660 м над ур. моря. На камнях, на тefре, на мелкозем между камнями на каменистых россыпях лавовых потоков и на шлаковых полях, зарастающих редкой пионерной растительностью. Редко на слабозадернованной почве и тefре в кустарничковых и фрагментарных каменистых тундрах.

Lophozia excisa (Dicks.) Konstant. & Vilnet [*Lophozia excisa* (Dicks.) Dumort.] — Очень часто. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 420–1265 м над ур. моря. На тefре, на камнях и в затенении между ними, редко на гниющей древесине и на почве под пологом кустарников на каменистых россыпях лавовых потоков и на шлаковых полях, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на почве среди мхов, на слабозадернованном грунте, на тefре, на камнях в кустарничковых тундрах. На тefре и на гниющей древесине, присыпанной тefрой, в разнотравных и кустарничковых лиственничных редколесьях. Один раз встречен на зарастающей мхами и лишайниками тefре в тополево редколесье волоснецовом с кедровым стлаником; на почве в лиственничнике багульниково-кедровостланиковом; на комлях стволов берез в каменноберезовом ольхово-вейниковом лесу по верхней границе леса; на слабозадернованной почве в ольховнике мятликовом; на камнях на лавовом останце с разреженной пионерной растительностью.

Lophozia excisa var. **elegans** (R.M. Schust.) Konstant. & Vilnet [*Massula elegans* (R.M. Schust.) Schljakov] — Редко. С выводковыми почками, антеридия-

ми, периантиями, спорогонами. 520–1610 м над ур. моря. На камнях в ивняково-остролодочниковой тундре, а также на мелкоземе в основании нависающих лавовых плит и на камнях присыпанных тефрой на зарастающем участке лавового потока с нагромождением лавовых плит.

Lophozia longidens (Lindb.) Konstant. & Vilnet [*Lophozia longidens* (Lindb.) Masoun] — Спорадически. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 575–1070 м над ур. моря. На гниющей древесине в кустарничковых листовничниках и разнотравно-кустарничковых листовничных редколесьях. Один раз встречен на комлях стволов берез, на гниющей древесине в каменноберезовом ольхово-вейниковом лесу по верхней границе леса, а также на гниющей древесине в ольховнике мятликовом.

Lophozia propagulifera (Gottsche) Konstant. & Vilnet [*Lophozia propagulifera* (Gottsche) Steph.] — Спорадически. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 425–1105 м над ур. моря. На почве среди мхов, на гниющей древесине в кустарничковых листовничниках и разнотравно-кустарничковых листовничных редколесьях. Один раз встречен на почве среди мхов в фрагментарной кустарничково-разнотравной тундре; на почве под пологом ольхи в разреженном злаковом ольховнике с кипрейно-леймусовыми опушками, пятнами голого грунта и отдельно стоящими деревьями листовницы; на мелкоземе между камнями в тополевым редколесье на крупноглыбовом участке лавового потока.

Pseudolophozia sudetica (Nees ex Huebener) Konstant. & Vilnet [*Lophozia sudetica* (Nees ex Huebener) Grolle] — Спорадически. С выводковыми почками, периантиями. 1120–1210 м над ур. моря. На камнях и тефре на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью.

Scapania curta (Mart.) Dumort. — Редко. С выводковыми почками, периантиями. 1105–1120 м над ур. моря. На почве между камнями в основании склона лавового потока и на каменистой слабозадернованной почве в фрагментарной кустарничково-разнотравной тундре.

Scapania cuspiduligera (Nees) Müll. Frib. — Редко. С выводковыми почками. 1325 м над ур. моря. Один раз встречен на камнях на лавовом останце.

Scapania kaurinii Ryan — Редко. 1105–1120 м над ур. моря. На почве среди мхов в фрагментарной кустарничково-разнотравной тундре и на почве под кедровым стлаником в фрагментарной кустарничковой тундре.

Scapania mucronata H. Vuch — Редко. С выводковыми почками, периантиями. 420 м над ур. моря. На мелкоземе в основании нависающих плит лавы в листовничной редкотравной редине с кедровым стлаником, а также на почве и на валеже в листовничнике багульниково-кедровостланниковом.

Scapania obcordata (Berggr.) S.W. Arnell — Редко. С выводковыми почками. 1105–1200 м над ур. моря. На почве среди мхов и тефре в кустарничковых тундрах. Один раз встречен на почве между камнями в основании склона лавового потока.

Scapania sphaerifera H. Buch & Tuom. — Редко. С выводковыми почками. 1250–1265 м над ур. моря. На камнях на зарастающем пионерной растительностью шлаковом поле с фрагментами лавы и на лавовом останце с разреженной пионерной растительностью.

Schistochilopsis incisa (Schrad.) Konstant. — Редко. С выводковыми почками, периантиями. 420 м над ур. моря. На мелкоземе в нишах нависающих плит лавы в листовенничной редкотравной редине с кедровым стлаником.

Schistochilopsis opacifolia (Culm. ex Meyl.) Konstant. — Спорадически. С выводковыми почками, периантиями, спорогонами. 480–1265 м над ур. моря. На камнях в затенении на лавовых останцах. На камнях в затенении, на стенках грота на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. Один раз встречен на камнях в мохово-кустарничковом петрофитном сообществе. (Цв. вкл., рис. 7).

Tritomaria quinquentata (Huds.) H. Buch — Часто. С антеридиями, периантиями, спорогонами. 420–1325 м над ур. моря. На камнях, в затенении на тефре между камнями, на камнях, присыпанных тефрой, на стенках грота, на мелкоземе в основании нависающих лавовых плит, на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на камнях в затенении на лавовых останцах. На почве в кустарничковых листовенничниках. Один раз встречен на почве в кустарничково-осоковой тундре; на мелкоземе в основании нависающих плит лавы в листовенничной редкотравной редине с кедровым стлаником; на камнях в мохово-кустарничковом петрофитном сообществе. (Цв. вкл., рис. 8).

Семейство *Anastrophyllaceae* L. Söderstr., De Roo & Hedd.

Barbilophozia barbata (Schmidel ex Schreb.) Loeske — Часто. С периантиями. 425–1200 м над ур. моря. На почве, на гниющей древесине, на пристволовых повышениях листовенницы в листовенничных разнотравно-кустарничковых редколесьях. Реже на почве в кустарничковых листовенничниках и кустарничковых тундрах. Один раз встречен на камнях на вершине лавового потока в крупноглыбовом нагромождении камней с волоснецово-мохово-лишайниковым сообществом, на почве в каменноберезовом ольхово-вейниковом лесу по верхней границе леса, на почве под пологом ольхи и на почве среди злаков в разреженном злаковом ольховнике с кипрейно-волоснецовыми опушками, пятнами голого грунта и отдельно стоящими деревьями листовенницы.

Barbilophozia hatcheri (A. Evans) Loeske — Очень часто. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями. 420–1200 м над ур. моря. На почве среди мхов, на тефре и на гниющей древесине в листовенничных редколесьях разнотравно-кустарничковых с подростом ольхи, кедрового стланика или каменной березы, а также на почве и гниющей древесине в листовенничниках кустарничковых. Реже на почве под пологом ольхи и на комлях стволов ольхи в разреженных злаковых ольховниках. На камнях, на тефре, на почве среди мхов в кустарничковых тун-

драх. На мелкоземе в провалах между камнями и под нависающими лавовыми плитами на зарастающих пионерной растительностью лавовых потоках. Один раз встречен на тefре под тополями, на зарастающей мхами и лишайниками тefре в тополевом редколесье волоснецовом с кедровым стлаником на верхней границе леса, на почве, на комлях стволов берез, на гниющей древесине в каменноберезняке ольховниково-вейниковом на верхней границе леса.

Barbilophozia lycopodioides (Wallr.) Loeske — Редко. 1080 м над ур. моря. Один раз встречен на почве среди зарослей злаков на лавовом потоке в пионерном злаковом растительном сообществе с единичными деревьями лиственницы, кедрового стланика, каменной березы.

Isopaches bicrenatus (Schmidel ex Hoffm.) H. Buch — Очень часто. С выводковыми почками, антеридиями, периантиями, спорогонами. 420–1660 м над ур. моря. На камнях и между камнями, на тefре, на мелкоземе в провалах между камнями, на мелкоземе в пещерках и в основании нависающих лавовых плит на каменистых россыпях лавовых потоков и на шлаковых полях, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на тefре и на каменистой слабозадернованной почве в кустарничковых тундрах. На слабозадернованной почве, на тefре, на камнях, на гниющей древесине, присыпанной тefрой, на мелкоземе в нишах плит лавы в лиственничных редколесьях и кустарничковых лиственничниках. Редко на пятнах слабозадернованного грунта и почве в разреженных злаковых ольховниках. Один раз встречен на зарастающей мхами и лишайниками тefре в тополевом редколесье волоснецовом с кедровым стлаником и на камнях на термальном поле в кратере вулкана.

Sphenolobus minutus (Schreb.) Berggr. — Очень часто. С периантиями. 420–1325 м над ур. моря. На камнях, на тefре, на стенках грота, на мелкоземе в основании нависающих лавовых плит на каменистых россыпях лавовых потоков и шлаковых полях, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на камнях, на почве среди мхов, на тefре, на слабозадернованной почве в кустарничковых тундрах. На камнях на лавовых останцах. Редко на гниющей древесине и на мелкоземе в основании нависающих плит лавы в разнотравных лиственничных редколесьях. Один раз встречен на камнях в мохово-кустарничковом петрофитном сообществе.

Подпорядок *Jungermanniineae* R.M. Schust. ex Stotler & Crand.-Stotl.

Семейство *Calypogeiaceae* Arnell

Calypogeia integristipula Steph. — Редко. 575 м над ур. моря. Один раз встречен на комлях стволов лиственницы в лиственничнике голубичном.

Семейство *Jungermanniaceae* Reichenbach

Leiocolea heterocolpos (Thed. ex C.Hartm.) H.Buch — Редко. С выводковыми почками. 420 м над ур. моря. На мелкоземе в основании нависающих плит лавы и

в нишах в лиственничной редкотравной редине с кедровым стлаником, а также на почве в лиственничнике багульниково-кедровостланиковом.

Семейство *Solenostomataceae* Stotler & Crand.-Stotl.

Nardia geoscyphus (De Not.) Lindb. — Sporadически. С периянтциями, спорогонами. 1120–1215 м над ур. моря. На камнях и на почве между ними на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. На каменистой слабозадернованной почве, на камнях в кустарничковых тундрах. Один раз встречен на камнях на скальных выходах лав.

Nardia scalaris Gray — Редко. 1200–1365 м над ур. моря. На камнях в ивняково-кустарничково-моховой тундре, а также на тefре в пятнистой каменистой кустарничково-разнотравной тундре.

Plectocolea subelliptica (Lindb. ex Kaal.) A. Evans — Редко. С периянтциями. 480 м над ур. моря. Один раз встречен на стенках грота в обширном провале в лавовом поле.

Solenostoma sphaerocarpum var. **nanum** (Nees) R.M. Schust. — Редко. 1190 м над ур. моря. Один раз встречен на камнях на зарастающем пионерной растительностью склоне лавового потока.

Семейство *Antheliaceae* R.M. Schust.

Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis. — Часто. С периянтциями и спорогонами. 1100–1660 м над ур. моря. На камнях, на тefре, на мелкоземе в пещерках под и между камнями на лавовых потоках и шлаковых полях с разреженной пионерной растительностью. На камнях, тefре, на каменистой слабозадернованной почве в кустарничковых, травяно-моховых и фрагментарных каменистых тундрах. Реже на камнях на скальных выходах лав и на лавовых останцах с разреженной пионерной растительностью. Один раз встречен на камнях в мохово-кустарничковом петрофитном сообществе.

Семейство *Gymnomitriaceae* H. Klinggr.

Gymnomitrium commutatum (Limpr.) Schiffn. [*Marsupella commutata* (Limpr.) Bernet] — Часто. С архегониями. 1120–1660 м над ур. моря. На камнях и в затенении на тefре между камнями, на мелкоземе в провалах между камнями на каменистых россыпях лавовых потоков и на шлаковых полях, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на камнях, на почве, на тefре в кустарничковых, травяно-моховых и фрагментарных каменистых тундрах. Один раз встречен на камнях на лавовом останце с разреженной пионерной растительностью.

Gymnomitrium concinnatum (Lightf.) Corda — Часто. С архегониями, спорогонами. 1120–1610 м над ур. моря. На камнях и тefре, на мелкоземе в провалах между камнями, в затенении на тefре между камнями на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на камнях и тefре, на слабозадернованном грунте в кустарничковых, травяно-моховых

и фрагментарных каменистых тундрах. Один раз встречен на камнях на лавовом останце с разреженной пионерной растительностью.

Gymnomitrium corralloides Nees — Часто. Со спорогонами. 1120–1610 м над ур. моря. На камнях на каменистых россыпях лавовых потоков и на шлаковых полях, зарастающих редкой пионерной растительностью. На камнях и тефре, на почве, на каменистом слабозадернованном грунте в кустарничковых и травяно-моховых тундрах. Реже на камнях на лавовых останцах с разреженной пионерной растительностью. Один раз встречен на камнях в кобрезиевнике разнотравном.

Marsupella apiculata Schiffn. [*Gymnomitrium apiculatum* (Schiffn.) K. Müll.] — Спорадически. 1120–1565 м над ур. моря. На камнях и тефре на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на камнях и тефре в кустарничковых и фрагментарных каменистых тундрах. Один раз встречен на камнях на лавовом останце с разреженной пионерной растительностью.

Marsupella sprucei (Limpr.) Bernet — Часто. С периантиями, спорогонами. 510–1610 м над ур. моря. На камнях и в затенении на тефре между ними, на тефре на каменистых россыпях лавовых потоков, зарастающих редкой пионерной растительностью. Реже на камнях, на каменистой слабозадернованной почве, на тефре в кустарничковых и травяно-моховых тундрах.

Prasanthus suecicus (Gottsche) Lindb. — Редко. 1120–1660 м над ур. моря. На камнях в затенении на скальных выходах лав; на камнях, на мелкозем в пещерках под и между камнями в разреженной пионерной растительной группировке на засыпанных шлаком лавах; на камнях в мохово-кустарничковом петрофитном сообществе.

Класс **MARCHANTIOPSIDA** Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Подкласс **MARCHANTIIDA** Engl.

Порядок **Marchantiales** Limpr.

Семейство **Marchantiaceae** Lindl.

***Marchantia polymorpha* ssp. montivagans** Bischl. & Boissel.-Dub. [*M. alpestris* (Nees) Burgeff] — Редко. 420 м над ур. моря. Один раз встречен на мелкозем в нишах нависающих плит лавы в листовенничной редкотравной редине с кедровым стлаником.

Preissia quadrata (Scop.) Nees — Редко. Со спорогонами. 480 м над ур. моря. Один раз встречен на стенках грота в обширном провале на лавовом поле.

На территории Толбачинского вулканического массива выявлено 52 вида и 2 разновидности печёночников, относящихся к 2 классам, 4 порядкам, 14 семействам и 28 родам (табл. 5). Учитывая специфику природных условий и небольшие размеры территории исследования, таксономическое разнообразие исследованной флоры можно охарактеризовать как ожидаемо невысокое. Например, в

качестве сравнения, для Центральной Камчатки В.А. Бакалиным в монографии «Флора и фитогеография печеночников Камчатки и прилегающих островов» (2009) сообщается о 150 видах, а для Камчатки в целом приводится 227 печеночников (доля исследованной флоры соответственно составляет 34,7% и 22,9%).

Таблица 5

Систематический состав флоры печеночников Толбачинского дола

Класс, порядок, семейство	Родов	Видов	Род (число видов)
JUNGERMANNIOPSIDA	26	50	
Metzgeriales	1	1	
<i>Aneuraceae</i>	1	1	<i>Aneura</i> (1)
Ptilidiales	1	2	
<i>Ptilidiaceae</i>	1	2	<i>Ptilidium</i> (2)
Jungermanniales	24	47	
<i>Antheliaceae</i>	1	1	<i>Anthelia</i> (1)
<i>Pseudolepicoleaceae</i>	1	1	<i>Blepharostoma</i> (1)
<i>Jungermanniaceae</i>	1	1	<i>Leicolea</i> (1)
<i>Scapaniaceae</i>	7	19	<i>Diplophyllum</i> (3), <i>Lophozia</i> (3), <i>Lophoziopsis</i> (3), <i>Pseudolophozia</i> (1), <i>Scapania</i> (6), <i>Schistochilopsis</i> (2), <i>Tritomaria</i> (1)
<i>Anastrophyllaceae</i>	3	5	<i>Barbilophozia</i> (3), <i>Isopaches</i> (1), <i>Sphenolobus</i> (1)
<i>Plagiochilaceae</i>	1	2	<i>Plagiochila</i> (2)
<i>Calypogeiaceae</i>	1	1	<i>Calypogeia</i> (1)
<i>Cephaloziaceae</i>	2	3	<i>Cephalozia</i> (2), <i>Pleurocladula</i> (1)
<i>Cephaloziellaceae</i>	1	4	<i>Cephaloziella</i> (4)
<i>Gymnomitriaceae</i>	3	6	<i>Gymnomitrium</i> (3), <i>Marsupella</i> (2),
<i>Solenostomataceae</i>	3	4	<i>Prasanthus</i> (1), <i>Nardia</i> (2), <i>Plectocolea</i> (1), <i>Solenostoma</i> (1)
MARCHANTIOPSIDA	2	2	
Marchantiales	2	2	
<i>Marchantiaceae</i>	2	2	<i>Marchantia</i> (1), <i>Preissia</i> (1)
Итого	28	52	

Почти все виды печеночников в исследованной флоре Толбачинского дола обычны и широко распространены в северных и горных областях. Тем не менее, находки нескольких таксонов представляют определенный интерес. Так, новинками для флоры Камчатки являются:

Scapania sphaerifera — редкий в мире монтанный дизъюнктивный печеночник, известный из Мурманской области, гор Южной Сибири (Саяны и кряж Хамар-Дабан), Восточной Сибири и Приморского края (кряж Сихотэ-Алинь) (Bakalin, 2008).

Plagiochila arctica — редкий вид, распространенный преимущественно в Сибирской и Американской Арктике, с единичными местонахождениями в более южных, не относящихся к Арктике районах. Ближайшее местонахождение —

на Командорских островах (о. Медный) (Konstantinova et al., 2009; Бакалин, 2009).

Lophozipsis excisa var. *elegans* — малоизвестная арктическая разновидность вида *L. excisa*. Известна из Западной Гренландии, о. Шокальского в Карском море, Якутии (Бакалин, 2005) и Ненецкого автономного округа (Konstantinova et al., 2009).

Таксономическая структура исследованной флоры в целом соответствует зональным и высотно-поясным условиям, в которых формируется. К числу ведущих семейств (с числом видов выше среднего — 3,7) относятся 5 семейств — *Scapaniaceae*, *Gymnomitriaceae*, *Anastrophyllaceae*, *Cephaloziellaceae*, *Solenostomataceae* (табл. 6). Они объединяют 17 родов и 38 видов, что составляет 73,1% всего видового состава. В исследованной флоре насчитывается 5 одно-видовых семейств (*Aneuraceae*, *Antheliaceae*, *Calypogeiaceae*, *Jungermanniaceae*, *Pseudolepicoleaceae*), на их долю приходится только 9,6% всех видов. Двухвидовых семейств только 3 (*Marchantiaceae*, *Plagiochilaceae*, *Ptilidiaceae*) и доля их составляет 11,5%. Следует отметить, что лидирование семейства *Scapaniaceae* в целом характерно для флор печеночников севера Голарктики, а *Gymnomitriaceae* — для горных областей. Высокий ранг семейств *Cephaloziellaceae* и *Solenostomataceae* характерен для территорий с высокой степенью нарушенности природных экосистем.

Таблица 6

Ведущие семейства и роды во флоре печеночников Толбачинского дала

Ранг	Семейства	Р	%	В	%	Ранг	Роды	В	%
1	<i>Scapaniaceae</i>	7	25,0	19	36,5	1	<i>Scapania</i>	6	11,5
2	<i>Gymnomitriaceae</i>	3	10,7	6	11,5	2	<i>Cephaloziella</i>	4	7,7
3	<i>Anastrophyllaceae</i>	3	10,7	5	9,6	3–4	<i>Lophozipsis</i>	3	5,8
4–5	<i>Cephaloziellaceae</i>	1	3,6	4	7,7	3–4	<i>Lophozia</i>	3	5,8
4–5	<i>Solenostomataceae</i>	3	10,7	4	7,7	3–4	<i>Gymnomitron</i>	3	5,8
6	<i>Cephaloziaceae</i>	2	7,1	3	5,8	3–4	<i>Diplophyllum</i>	3	5,8
7	<i>Ptilidiaceae</i>	1	3,6	2	3,8	3–4	<i>Barbilophozia</i>	3	5,8

Примечание. Р — число родов, В — число видов, % — доля видов или родов.

В родовом спектре лидируют (с числом видов выше среднего — 1,9) *Scapania*, *Cephaloziella*, *Lophozipsis*, *Lophozia*, *Gymnomitron*, *Diplophyllum*, *Barbilophozia*. Семь ведущих родов включают 25 видов, что составляет 48,1% видового состава всей флоры. Одновидовых родов 15 (28,8% всей флоры), а двухвидовых 6 (34,6%). Суммарный объем одно- и двухвидовых родов составляет 27 видов, или 51,9% общего числа видов флоры. Большое число одновидовых родов хорошо согласуется с молодостью и миграционным характером исследованной флоры. Лидирование по числу видов рода *Scapania* (табл. 6), по-видимому, является общей чертой флор печеночников севера Голарктики (Константинова, 1989, 1998).

Географический анализ (по: Константинова, 2000) показал, что основу флоры печеночников Толбачинского дола образуют арктобореально-монтажные и аркто-монтажные виды (табл. 7), совокупная доля которых составляет 75% всей флоры. Сравнительно много видов бореальной группы. Это в большинстве своем виды, приуроченные к лесным экотопам (*Cephaloziella rubella*, *C. elegans*, *Lophozia silvicola*, *Plagiochila porelloides*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Scapania mucronata*). Доля участия печеночников других географических элементов незначительна и составляет в целом 13,5% всех видов исследованной флоры. Высокогорный характер исследованной флоры проявляется в присутствии монтажных (*Diplophyllum albicans*, *Nardia scalaris*, *Scapania sphaerifera*) и арктических (*Plagiochila arctica*, *Scapania obcordata*) таксонов.

Таблица 7

Распределение видов печеночников во флоре Толбачинского дола по географическим элементам и типам ареала

Географический элемент	Тип ареала								Всего
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
Арктобореально-монтажный	21	1	–	–	–	–	–	–	22
Арктомонтажный	10	2	1	–	2	1	–	1	17
Бореальный	5	–	1	–	–	–	–	–	6
Монтажный	–	–	1	2	–	–	–	–	3
Космополитный	2	–	–	–	–	–	–	–	2
Арктический	–	1	–	–	–	–	1	–	2
Итого	38	4	3	2	2	1	1	1	52

Примечание. I — циркумполярный; II — почти циркумполярный; III — дизъюнктивный; IV — амфиокеанический; V — с неясным типом ареала; VI — евразийско-гренландско-западноамериканский; VII — восточносибирско-американо-гренландский; VIII — евразийско-гренландский.

Большинство печеночников (80,8% всей флоры) имеют обширные ареалы (циркумполярные и почти циркумполярные), что характерно для многих флор печеночников Севера Голарктики (Константинова, 1998). Кроме того, выявлены виды с амфиокеаническим (*Diplophyllum albicans*, *Nardia scalaris*) и дизъюнктивным (*Cephaloziella elegans*, *Gymnomitrium commutatum*, *Scapania sphaerifera*) типами ареала. Отмечены восточносибирско-американо-гренландский (*Plagiochila arctica*), евразийско-гренландско-западноамериканский (*Cephaloziella arctogena*), евразийско-гренландский (*Prasanthus suecicus*) виды и печеночники с неясным распространением (*Plectocolea subelliptica*, *Scapania kaurinii*).

При анализе эколого-ценотической структуры флоры печеночников Толбачинского дола путем группирования сходных по природным и экотопическим условиям местообитаний нами выделено 5 основных типов местообитаний: лесные, тундровые, лавовые останцы, шлаковые поля, лавовые потоки.

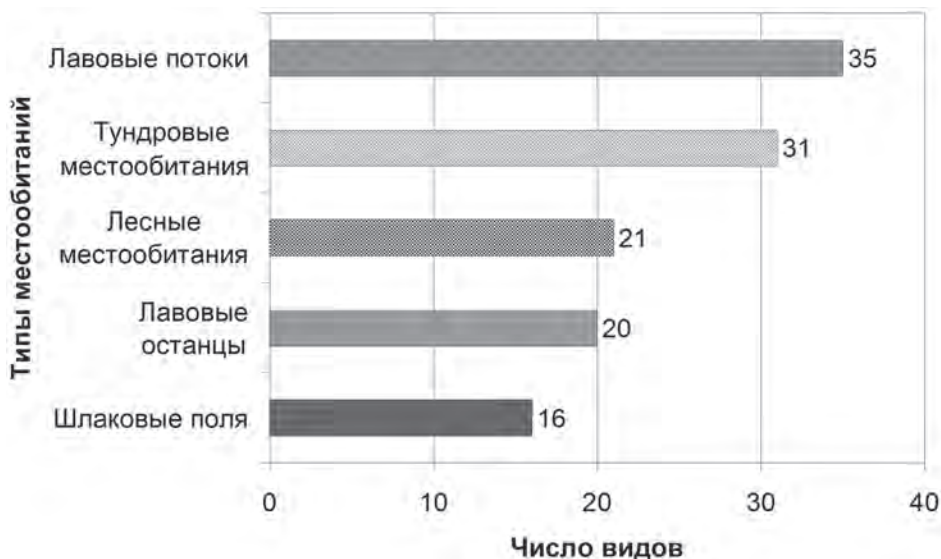


Рис. 7. Распределение видов печеночников по основным типам местообитаний во флоре Толбачинского дала.

Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются лавовые потоки, а наименьшим — шлаковые поля (рис. 7).

Печеночников, приуроченных только к одному типу местообитаний, немного (всего 20 видов): лесные местообитания (*Calypogeia integristipula*, *Leiocolea heterocolpos*, *Lophozia longidens*, *Lophozia silvicola*, *Marchantia polymorpha*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Scapania mucronata*, *Schistochilopsis incisa*), лавовые потоки (*Aneura pinguis*, *Pseudolophozia sudetica*, *Plectocolea subelliptica*, *Pleurocladula albescens*, *Preissia quadrata*, *Solenostoma sphaerocarpum*), тундры (*Nardia scalaris*, *Plagiochila arctica*, *Plagiochila porelloides*, *Scapania kaurinii*), лавовые останцы (*Scapania cuspiduligera*), шлаковые поля (*Barbilophozia lycopodioides*). Печеночников, встречающихся во всех типах местообитаний, — только 2 вида (*Lophozia excisa* и *Sphenolobus minutus*).

Для оценки степени специфичности парциальных флор использовали специальный коэффициент, рассчитанный по формуле:

$$k = (a/b) * 100,$$

где k — коэффициент специфичности данной парциальной флоры; a — количество видов, найденных исключительно в данном типе местообитаний; b — общее число видов, найденных в этом типе местообитаний (Жданов, 2008).

По уровню убывания значений коэффициента парциальные флоры распределились в следующий ряд: лесные местообитания ($k = 38,1$) > лавовые потоки ($k = 17,1$) > тундры ($k = 12,9$) > шлаковые поля ($k = 6,3$) > останцы ($k = 5,0$). Сле-

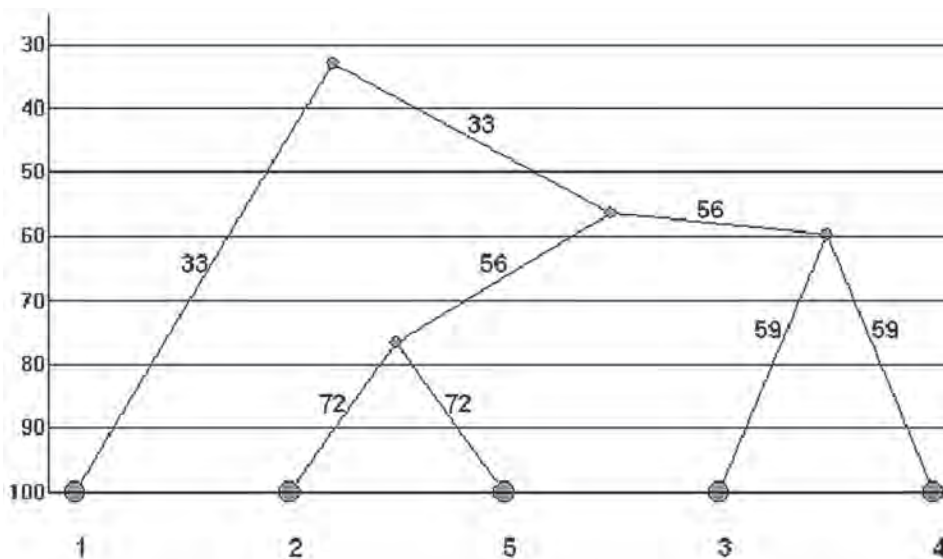


Рис. 8. Дендрограмма, отражающая степень сходства видового состава групп печеночников основных типов местообитаний Толбачинского дола.

1 — леса; 2 — тундры; 3 — останцы; 4 — шлаковые поля; 5 — лавовые потоки.

дует отметить, что в целом специфичность видового состава для различных типов местообитаний довольно низка. Максимальное значение коэффициента для лесных сообществ обусловлено большим количеством видов печеночников, связанных в своем распространении исключительно с лесами. Большинство видов характеризуется высокой экологической пластичностью и способно осваивать подходящие им микрониши в разных типах местообитаний.

Оценка общности видового состава выделенных парциальных флор при помощи коэффициента общности видового состава Сьёренсена-Чекановского (K_{sc}) показало (рис. 8), что наибольшим сходством характеризуются тундры и лавовые потоки ($K_{sc} = 72$). Это вполне закономерно, если учесть, что лавовые потоки в горно-тундровом поясе, как правило, сопредельны сообществам горных тундр и в большинстве случаев сформировались на их месте. Также высокий уровень сходства отмечается между лавовыми останцами и шлаковыми полями ($K_{sc} = 59$). На уровне связи $K_{sc} = 56$ все упомянутые парциальные флоры образуют единую группу. Общими для них являются 9 видов — это широко распространенные в районе исследования пионерные и эпилитные печеночники: *Anthelia juratzkana*, *Cephalozia bicuspidata*, *Diplophyllum albicans*, *D. obtusifolium*, *D. taxifolium*, *Gymnomitrium commutatum*, *G. corralloides*, *Lophozia excisa*, *Sphenolobus minutus*.

Группа видов лесных местообитаний резко ограничена от всех остальных групп ($K_{sc} = 33$), что вполне закономерно и обусловлено появлением характерных лесных таксонов, например, *Lophozia longidens*, *Ptilidium pulcherrimum*.

В пределах Толбачинского дола нами были обследованы несколько лавовых потоков, отличающихся разным возрастом формирования. В частности, наиболее полно были обследованы: молодой лавовый поток Северного прорыва, сформировавшийся в результате большого трещинного Толбачинского извержения (1975–1976 гг.), более старый поток сопки Клешня, подвергшийся значительной вулканогенной трансформации в результате последнего извержения, и лавовый поток 1941 г. Видовое разнообразие, как и ожидалось, минимально на лавовом потоке Северного прорыва. Здесь выявлено лишь 4 пионерных печеночника, способных осваивать вновь сформировавшиеся каменные субстраты: *Cephaloziella arctogena*, *Isopaches bicrenatus*, *Lophoziopsis excisa*, *Marsupella sprucei*. На лавовом потоке сопки Клешня отмечено 14 видов. Кроме ранее отмеченных пионерных видов на этом потоке появляются эпилитные печеночники, например, виды родов *Diplophyllum*, *Gymnomitrium* и *Marsupella*. Максимальным таксономическим разнообразием характеризуется лавовый поток 1941 г.: здесь найдено 26 видов и 1 разновидность печеночников. Кроме повсеместных для территории района исследования пионерных и эпилитных видов на этом потоке обнаружены таксоны, характерные для тундровых сообществ, например: *Anthelia juratzkana*, *Barbilophozia hatcheri*, *Cephalozia bicuspidata*, *Lophozia ventricosa*, *Pleurocladula albescens*, *Ptilidium ciliare*, *Tritomaria quinquedentata* и др.

Сравнение видового состава парциальных флор печеночников указанных выше лавовых потоков и некоторых других типов местообитаний (тундры, останцы, шлаковые поля) демонстрирует высокое сходство видового состава тундровых сообществ и лавового потока 1941 г. (рис. 9). Это указывает на протекание сукцессионных процессов, направленных на восстановление вулканогенно-трансформированных тундровых сообществ. Парциальная флора лавового потока сопки Клешня на уровне связи $K_{sc} = 54$ объединяется с другими рассмотренными парциальными флорами в общую группу. Группа печеночников лавового потока Северного прорыва значительно отграничена ($K_{sc} = 20$) от всех остальных групп.

Лесные экотопы по уровню видового разнообразия можно распределить в следующий ряд: лиственничные редколесья (17 видов) > лиственничники (16) > ольховники (8) > тополевые редколесья (7) > каменноберезняки (6). Специфические виды выявлены в каменноберезняках (*Ptilidium pulcherrimum*), ольховниках (*Cephaloziella rubella*, *Isopaches bicrenatus*, *Lophoziopsis propagulifera*), лиственничных редколесьях (*Cephaloziella arctogena*, *Marchantia polymorpha*, *Ptilidium ciliare*, *Schistochilopsis incisa*, *Sphenolobus minutus*) и лиственничниках (*Calypogeia integristipula*, *Cephaloziella divaricata*, *Lophozia silvicola*, *L. ventricosa*).

Оценка степени общности видового состава парциальных флор лесных экотопов показала их высокую степень сходства (рис. 10). Среди лесных парциальных флор хорошо выделяется 2 группы. Это, с одной стороны, сформированные хвойными породами лиственничные редколесья и лиственничники ($K_{sc} = 72$), а с другой — образованные лиственными породами березняки, ольховники и тополевые редколесья (объединяются на уровне связи $K_{sc} = 66$).

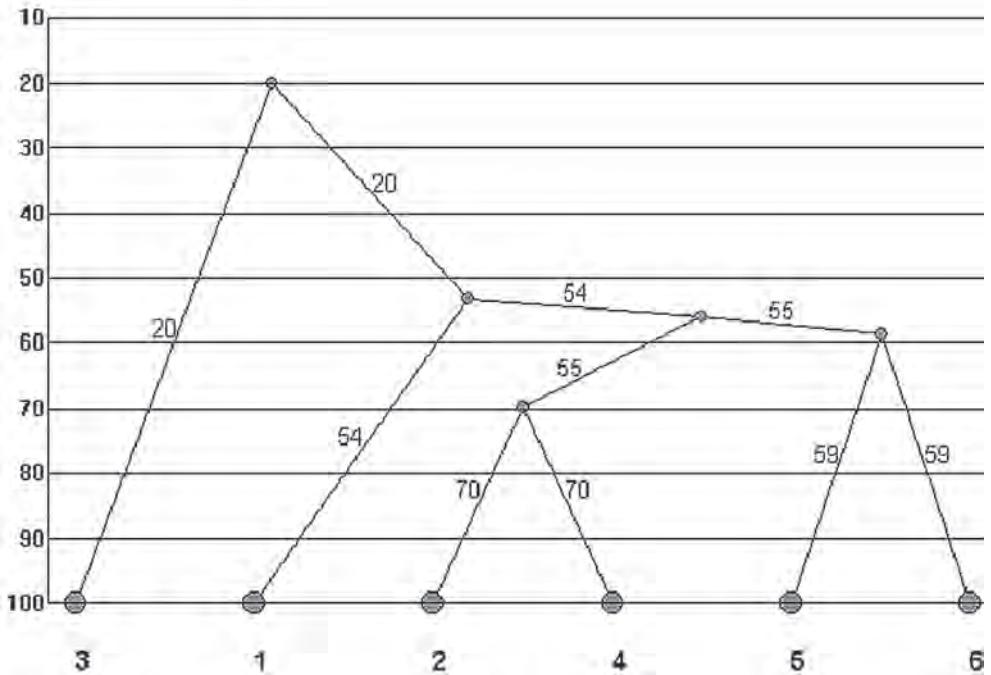


Рис. 9. Дендрограмма, отражающая степень сходства видового состава групп печеночников лавовых потоков и некоторых типов местообитаний (тундры, останцы, шлаковые поля) Толбачинского дола.

1 — лавовый поток сопки Клешня; 2 — лавовый поток 1941 г.; 3 — лавовый поток Северного прорыва; 4 — тундровые местообитания; 5 — лавовые останцы; 6 — шлаковые поля.

Все разнообразные субстраты в пределах Толбачинского дола, на которых были отмечены печеночники, разделены нами на следующие группы: камни, почва, мелкозем, тефра, гниющая древесина, комли деревьев (лиственница, береза, кедровый стланик, ива, ольха). Наибольшее число видов печеночников зарегистрировано на камнях, наименьшее — на комлях деревьев (рис. 11).

Видов, приуроченных только к одному типу субстрата, немного (всего 19): мелкозем (*Aneura pinguis*, *Marchantia polymorpha*, *Plectocolea subelliptica*, *Preissia quadrata*, *Schistochilopsis incisa*), на камнях (*Pleurocladula albescens*, *Scapania cuspiduligera*, *S. sphaerifera*, *Schistochilopsis opacifolia*, *Solenostoma sphaerocarpum*), на почве (*Barbilophozia lycopodioides*, *Plagiochila arctica*, *P. porelloides*, *Scapania curta*, *S. kaurinii*), на гниющей древесине (*Lophozioopsis longidens*, *Ptilidium pulcherrimum*), на комлевых частях деревьев (*Calypogeia integristipula*, *Lophozia silvicola*). На тefре специфических видов не выявлено. Печеночников, способных поселяться на всех типах субстратов, крайне мало — всего 2 вида: *Barbilophozia hatcheri* и *Cephalozia elegans*. В целом специфичность видового состава на раз-

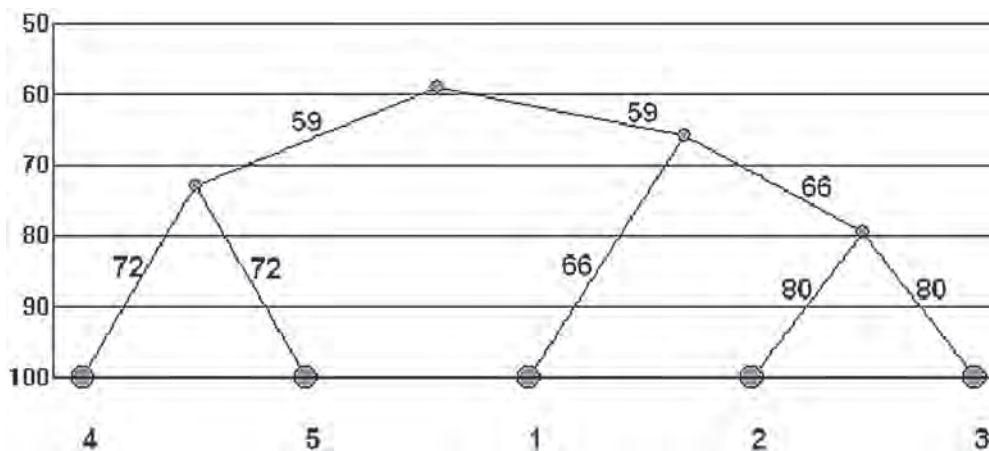


Рис. 10. Дендрограмма, отражающая степень сходства видового состава групп печеночников разных типов лесных сообществ Толбачинского дола.

1 — каменоберезняки; 2 — ольховники; 3 — тополевые редколесья; 4 — лиственничные редколесья; 5 — лиственничники.

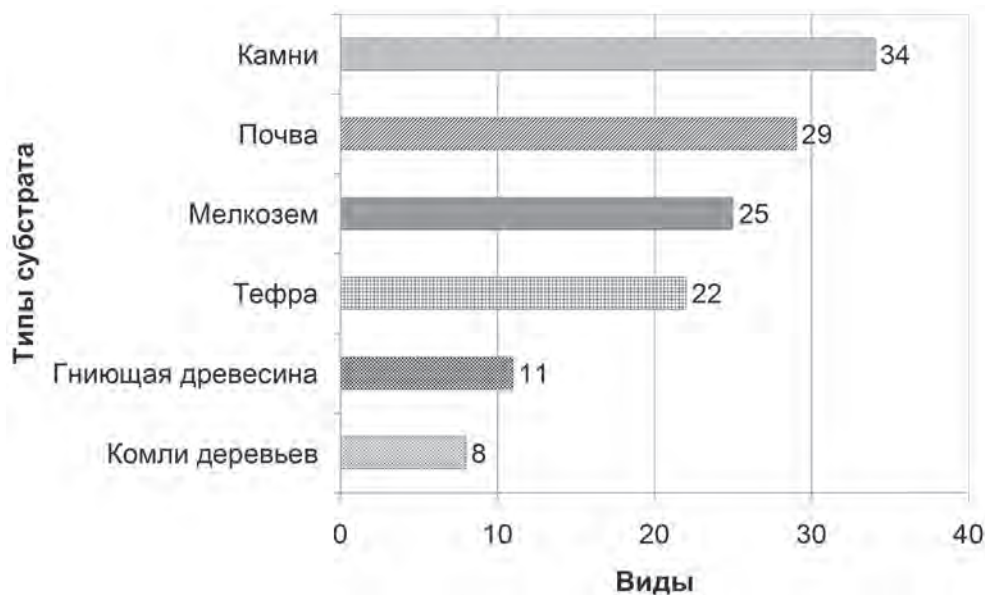


Рис. 11. Распределение видов печеночников по основным типам субстратов во флоре Толбачинского дола.

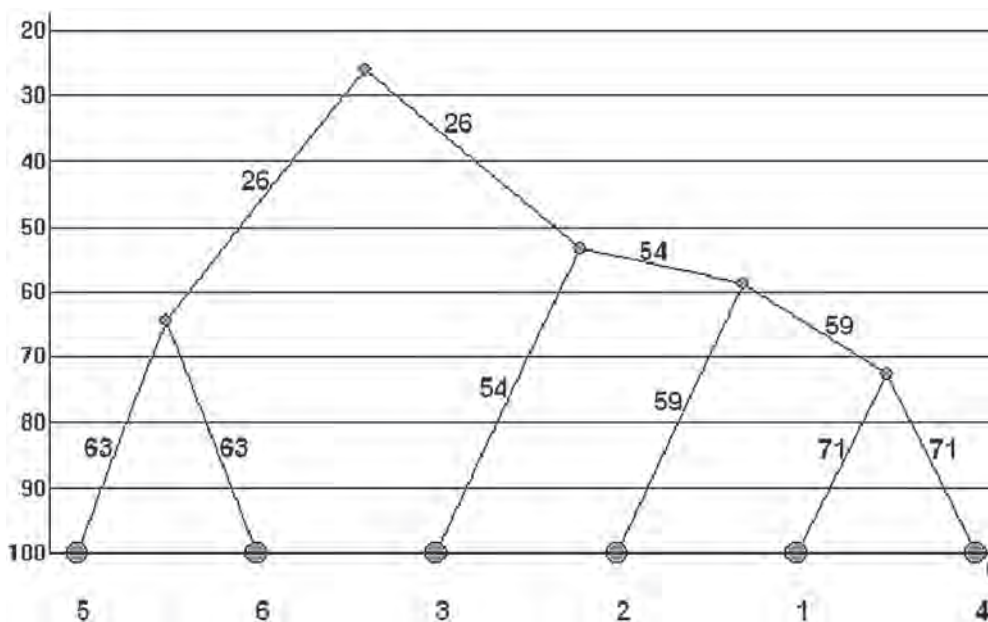


Рис. 12. Дендрограмма, отражающая степень сходства видового состава групп печеночников основных типов субстратов Толбачинского дола.

1 — камни; 2 — почва; 3 — мелкозем; 4 — тефра; 5 — гниющая древесина; 6 — комли деревьев.

ных субстратах невелика, что обусловлено высокой экологической пластичностью многих видов печеночников, и их способностью переходить с одного субстрата на другой.

Сравнение видового состава печеночников выделенных субстратных групп показало (рис. 12), что наибольшим сходством характеризуются парциальные флоры каменистых субстратов и тефры ($K_{sc} = 71$). Парциальные флоры почв ($K_{sc} = 59$) и мелкозема ($K_{sc} = 54$) близки им по видовому составу. Это вполне закономерно, если учесть, что камни лавовых потоков и тефра имеют сходный минералогический состав и общее вулканогенное происхождение, а также играют значительную роль в формировании мелкозема и почв. На уровне связи $K_{sc} = 54$ все они объединяются в общую группу, особенностью которой является присутствие большого числа эпилитных видов (*Diplophyllum taxifolium*, *Gymnomitrium concinatum*, *G. corralloides*, *G. commutatum* и др).

Значительна общность видового состава парциальных флор печеночников гниющей древесины и комлей деревьев ($K_{sc} = 63$), что вполне закономерно, поскольку в их состав входят специфические эпиксилные виды (*Lophozia longidens*, *Ptilidium pulcherrimum*). По этой причине эти парциальные флоры образуют резко ограниченную группу ($K_{sc} = 26$).

Подводя итог, можно сказать, что флора печеночников Толбачинского дола характеризуется невысоким видовым разнообразием. С одной стороны, это обусловлено тем, что нашим исследованием были охвачены преимущественно вулканогенно-трансформированные участки, подвергающиеся и в настоящее время влиянию непрерывающейся вулканической активности вулкана Толбачик, а с другой — невысоким разнообразием экотопов и микроместообитаний, по своим микроклиматическим условиям подходящих для поселения печеночников. Структуру исследованной флоры можно охарактеризовать как горную, что соответствует зональным и высотно-поясным условиям, в которых она формируется. Особенности видового состава флоры проявляются в широком распространении пионерных видов и в обилии эпилитов. Наличие каменистых субстратов и шлаковых отложений практически во всех исследованных типах местообитаний, а также присутствие во флоре значительной доли экологически пластичных видов обуславливает невысокий уровень специфичности парциальных флор печеночников основных типов местообитаний. Исключением является лишь группа лесных местообитаний, где складываются специфические микроклиматические условия и появляются дополнительные субстраты и микрониши (гниющая древесина и кора живых деревьев в комлевой части стволов). Уровень видового разнообразия печеночников, лавовых потоков, во многом зависит от времени формирования последних. Большое влияние на сукцессионные процессы также, вероятно, оказывает уровень активности современного вулканизма и присутствие в непосредственной близости от потоков слабонарушенных коренных сообществ (например, лавовый поток 1941 г. примыкает к горным тундрам).

3.4. Лишайники

Д. Е. Гимельбрант, И.С. Степанчикова, Е.С. Кузнецова

Ключевская группа вулканов (в том числе вулканы Ушковский и Толбачинский) до начала наших исследований не привлекала внимания лишайников. Какие-либо гербарные материалы и публикации, относящиеся к этой территории, по нашим сведениям, практически отсутствуют (за исключением единичных сборов с Ключевской сопки). Полевые исследования на юго-западном и южном склонах вулкана Ушковский проведены в 2004 и 2005 гг. Д. Е. Гимельбрантом (далее — ДГ) и Е. С. Кузнецовой (ЕК), учтены данные, собранные в пределах 71 пробной площади. На юго-западном и южном склонах вулкана Толбачинский натурные исследования выполнены в 2006–2008 и 2010 гг. Д. Е. Гимельбрантом и И.С. Степанчиковой (ИС) изучены коллекции, собранные на 188 пробных площадях. Коллекционные материалы хранятся преимущественно в гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (ЛЕСВ, для крат-

кости акроним в списке опущен), отдельные образцы переданы в другие гербарии (их акронимы указаны в аннотациях к видам).

В списке для каждого вида, подвида и разновидности приведено число местонахождений на плато Толбачинский дол и Ушковский дол, диапазон высот над уровнем моря, в пределах которого таксон отмечен, сведения о заселяемых субстратах и биотопах, а также ссылки на наши публикации, в которых таксон был упомянут для данной территории. Для таксонов, известных не более чем из трех местонахождений, даны более подробные описания местообитаний, географические координаты, дата сбора и указания на имеющиеся образцы. Указаны синонимы, под которыми виды были приведены для исследуемой территории ранее. В конце списка дан перечень ранее опубликованных сведенных в синонимы и сомнительных таксонов.

Латинские названия приведены преимущественно в соответствии с последними сводками по лишайникам и родственным им грибам Фенноскандии (Nordin et al., 2011) и Северной Америки (Esslinger, 2011). В списке использованы следующие обозначения: Т — Толбачинский дол, У — Ушковский дол, * — лишенофильный гриб, + — сапротрофный нелихенизированный гриб, ^{ккк} — вид занесен в «Красную книгу Камчатки» (Гимельбрант и др., 2007), ^(ккк) — вид предложен к занесению в следующее издание «Красной книги Камчатки» (Гимельбрант и др., 2008), ^{кккФ} — вид занесен в «Красную книгу Российской Федерации» (Красная..., 2008), ! — новый вид для лишенофлоры Ключевской группы вулканов, Н — гербарий Ботанического музея при Музее естественной истории университета Хельсинки (Финляндия), LE — гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), UGDA — гербарий Гданьского университета (Польша).

Acarospora fuscata (Schrad.) Th. Fr. — У(1), Т(15), на высотах от 380 до 1450 м над ур. моря на лавах и камнях, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

A. nitrophila Н. Magn. — Т: у подножия горы Клешня, 55°44'12" с.ш., 160°10'15" в.д., 590 м, на лавах в тополево-лиственничном редколесье, 26.08.2007, ДГ и ИС (Н); гора Высокая, 55°39'59" с.ш., 160°11'56" в.д., 653 м н. у. м., на лавах в редкотравном сообществе, 31.08.2007, ДГ и ИС (Н); лавовый поток 1941 г., 55°46'19" с.ш., 160°15'41" в.д., 1135 м, на лавах в тундре, 13.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

A. smaragdula (Wahlenb.) A. Massal. var. **smaragdula** — Т: 55°36' с.ш., 160°11' в.д., 380 м н. у. м., на лавах старого лавового потока, заросшего молодыми тополями и ивами, 06.08.2006, ДГ и ИС; поле горы Высокой, 55°39'13" с.ш., 160°10'47" в.д., 517 м, на лавах в тополево-лиственничном редколесье, 03.09.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

Agonimia gelatinosa (Ach.) Brand et Diederich — Т: 55°44'46" с.ш., 160°16'54" в.д., 1230 м, на почве в лишайниковой тундре, 17.08.2006, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2009б).

! **A. tristicula** (Nyl.) Zahlbr. — Т: 55°46'13" с.ш., 160°16'07" в.д., 1196 м, на растительных остатках в мохово-кустарничковой тундре на старом лавовом потоке, 14.08.2008, ДГ и ИС.

+ **Agyrium rufum** (Pers.) Fr. — У: 55°57'41" с.ш., 160°14'14" в.д., 989 м, на древесине *Potentilla fruticosa* на луговине хвощово-рододендроновой, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Гимельбрант и др., 2009).

Alectoria ochroleuca (Hoffm.) A. Massal. — У(4), Т(4), на высотах от 840 до 1360 м, на почве среди мхов и лишайников, а также на лавах и тефре в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2008а,б, 2009б).

Allantoparmelia alpicola (Th. Fr.) Essl. — У(1), Т(9), на высотах от 1160 до 1360 м, на лавах, преимущественно в поясе тундр; на южном склоне Т был отмечен на высоте 520 м в тополево-лиственничном редколесье, а также на высоте 555 м в мохово-лишайниковой ассоциации на лавах конуса Северного прорыва (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Sheid. — У(10), Т(38), на высотах от 340 до 1350 м, преимущественно на коре *Alnus fruticosa* и *Larix cajanderi*, встречен также на коре *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Populus suaveolens*, *Rosa acicularis*, *Salix bebbiana*, *S. pulchra*, *S. tschuktschorum*, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium uliginosum*, на древесине *Pinus pumila* и кустарничковых ив, на растительных остатках и на плодовом теле трутового гриба. Встречается в основном в лиственничниках и лиственничных редколесьях (в том числе в мертвых древостоях), выявлено несколько местонахождений в поясе тундр, в тополевых редколесьях, а также в зарослях ольхового и кедрового стлаников (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

! **Amygdalaria pelobotryon** (Wahlenb.) Norm. — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'19" с.ш., 160°15'41" в.д., 1135 м, на лаве в тундре на краю лавового потока, 13.08.2008, ДГ и ИС (Н).

^(KKK)**Arctocetraria andrejevii** (Oxner) Kärnefelt et Thell — У: 55°56'42" с.ш., 160°18'38" в.д., 1333 м, на почве в кустарничково-лишайниковой тундре, 17.08.2004, ДГ и ЕК; 55°57'20" с.ш., 160°17'23" в.д., 1288 м н. у. м., на почве в ивково-осоково-моховом болоте, 22.08.2004, ДГ и ЕК; 55°56'42" с.ш., 160°18'53" в.д., 1362 м, на почве в ивково-кустарничково-лишайниковой тундре, 24.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2008).

Arctomia delicatula Th. Fr. v. **delicatula** — У(3), Т(8), на высотах от 560 до 1610 м, на почве, а также растительных остатках и тефре, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б).

Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale — У(3), Т(7), на высотах от 550 до 1450 м, на открытых каменистых субстратах в различных типах сообществ (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

A. incurva (Pers.) Hale — Т(26), на высотах от 380 до 1360 м, на лавах, в единичных случаях на почве, коре и древесине *Pinus pumila*, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б).

A. separata (Th. Fr.) Hale — У(2), Т(12), на высотах от 390 до 1320 м, на лавах, преимущественно в поясе тундр, а также в тополево-лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

Arthonia punctiformis Ach. — У(5), на высотах до 1035 м, на коре *Betula exilis* и *Salix pulchra* в лиственничных редколесьях и кустарничковых тундрах (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

Arthopyrenia analepta Anzi — Т(6), на высотах от 1100 до 1610 м, на коре кустарничковых ив в поясе тундр (Гимельбрант и др., 2009; Нешатаева и др., 2009б).

Arthrorhaphis citrinella (Ach.) Poelt — У(2), Т(6), на высотах от 1081 до 1610 м, на почве, тefре и лавах в поясе тундр, единично отмечен на высоте 590 м в тополево-лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

Arthrosporum populorum A. Massal. — Т: 55°43'54" с.ш., 160°11'27" в.д., 680 м, на коре *Populus suaveolens* в тополево-лиственничном редколесье с ольховым стлаником, 10.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

Asahinea chrysantha (Tuck.) W. L. Culb. et C. F. Culb. — У(14), Т(16), на высотах от 520 до 1290 м, на почве, тefре и лавах, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

^{ккРФ, ккК}**Asahinea scholanderi** (Llano) W. L. Culb. et C. F. Culb. — У(3), Т(4), на высотах от 520 до 1290 м, на каменистых субстратах и почве, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2007а; Гимельбрант и др., 2007).

! Aspicilia gibbosa (Ach.) Korb. — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'55" с.ш., 160°17'23" в.д., 1447 м, на лавах в мохово-лишайниковом сообществе на лавовом потоке в поясе тундр, 11.08.2006, ДГ и ИС.

Bacidia bagliettoana (A. Massal. et De Not.) Jatta — У (1), Т(4), на высотах от 1100 до 1150 м, на растительных остатках, древесине *Pinus pumila* и почве в поясе тундр; единично отмечен на высоте 517 м в тополево-лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2006б, 2008б).

B. beckhausii Korb. — У: 55°57'20" с.ш., 160°17'23" в.д., 1288 м, на коре *Potentilla fruticosa* в ивово-осоково-моховом болоте, 22.08.2004, ДГ и ЕК; Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на коре старого *Populus suaveolens* в тополево-лиственничном редколесье на тefре, 10.08.2006, ДГ и ИС; У: 55°57'32" с.ш., 160°16'37" в.д., 1281 м, на коре *Potentilla fruticosa* в нивальной осоково-ивковой тундре (Нешатаева и др., 2007а; Гимельбрант и др., 2009).

Baeomyces carneus Flörke — У(5), Т(35), на высотах от 420 до 1610 м, на почве (в основном нарушенной в результате солифлюкционных и иных процессов), тefре и лавах, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

B. placophyllus Ach. — У(1), Т(4), на высотах от 1100 до 1260 м, на почве и тefре в поясе тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б).

B. rufus (Huds.) Reben. — У(5), Т(22), на высотах от 330 до 1610 м, на почве (в основном нарушенной), тefре и лавах, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

! **Bellemeria cinereorufescens** (Ach.) Clauzade et Cl. Roux — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'15" с.ш., 160°16'07" в.д., 1193 м, на лавах в тундре, 14.08.2008, ДГ и ИС.

! **Biatora chrysantha** (Zahlbr.) Printzen — Т: 55°40'25" с.ш., 160°22'53" в.д., 723 м, на коре *Salix caprea* в листовенничнике бруснично-зеленомошном на моренном останце, 10.08.2008, ДГ и ИС.

B. efflorescens (Hedl.) Räsänen — У(2), Т(4), на высотах до 580 м, на коре *Lonicera caerulea*, *Rhododendron aureum*, *Salix caprea* и коре кустарниковых ив в лесном поясе (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

B. flavopunctata (Tønsberg) Hinteregger et Printzen — У(5), Т(2), на высотах от 427 до 990 м, на коре *Potentilla fruticosa*, *Rhododendron aureum* и *Salix pulchra* в различных типах сообществ (Гимельбрант и др., 2009).

! **B. globulosa** (Flörke) Fr. — Т: 55°43'23" с.ш., 160°22'32" в.д., 1153 м, на растительных остатках в кустарничковой тундре, 05.08.2008, ДГ и ИС.

B. helvola Körb. ex Hellb. — У (5), Т(6), на высотах от 580 до 945 м, на коре *Lonicera caerulea*, *Potentilla fruticosa*, *Rhododendron aureum*, *Salix caprea*, *S. pulchra*, *Spiraea media*, *Vaccinium uliginosum* и кустарниковых ив в различных типах сообществ (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

B. pallens (Kullh.) Printzen [*Cliostomum pallens* (Kullh.) S. Ekman] — Т(9), на высотах от 556 до 1032 м, на коре *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Spiraea media*, *Salix caprea* и кустарниковых ив, а также на древесине *Larix cajanderi* в различных типах сообществ (Нешатаева и др., 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

B. vernalis (L.) Fr. — У: 55°57'20" с.ш., 160°17'23" в.д., 1288 м, на замшелых основаниях стволиков *Potentilla fruticosa* в ивово-осоково-моховом болоте, 22.08.2004, ДГ и ЕК (Гимельбрант и др., 2009).

Botryolepraria lesdainii (Hue) Canals et al. — Т: поле горы Высокой, 55°39'13" с.ш., 160°10'47" в.д., 517 м, на лавах в тополево-лиственничном редколесье на тefре, 03.09.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt — У(11), Т(15), на высотах от 960 до 1360 м, на почве, а также на тefре и лавах преимущественно в поясе тундр; единично отмечен на Т на высоте 590 м на камне в тополево-лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2008б, 2009б).

Bryonora castanea (Hepp) Poelt — У(2), Т(10), на высотах от 1150 до 1320 м, преимущественно на растительных остатках, а также на древесине *Pinus pumila* и кустарничковых ив, на коре *Salix tschuktschorum*, на почве и мхах в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Bryoria capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw. — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на коре *Alnus fruticosa* в тополевом редколесье на тefре, 10.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

B. furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw. — Т: северный макросклон, 55°54'02" с.ш., 160°21'10" в.д., 1117 м, на коре *Betula exilis* в лишайниково-кустарничковой тундре, 31.08.2004, ДГ и ЕК (Гимельбрант и др., 2009).

B. nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw. — У(13), Т(16), на высотах от 520 до 1550 м, на почве, лавах и тефре преимущественно в поясе тундр, а также на зарастающих лавовых потоках и в тополево-лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw. — У(7), Т(31), на высотах от 343 до 1345 м, преимущественно на коре и древесине *Larix cajanderi*, а также на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Juniperus sibirica*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Populus suaveolens*, *Spiraea beauverdiana*, древовидных и кустарниковых ив, также отмечен на древесине *Pinus pumila*, *Rosa acicularis* и *Spiraea beauverdiana* в различных типах сообществ (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Buellia aethalea (Ach.) Th. Fr. — Т(4), на высотах от 1100 до 1650 м, на лавах на в поясе тундр, единично отмечен на высоте 650 м н. у. м. в разреженной травянистой ассоциации (Нешатаева и др., 2008б, 2009б).

B. disciformis (Fr.) Mudd. — Т: у подножия горы Владимира (Бубочка), 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на коре *Salix bebbiana* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС; поле Веснушки, 55°44'26" с.ш., 160°09'59" в.д., 580 м, на коре *Betula ermanii* и *Larix cajanderi* в лиственничнике голубичном, 26.08.2007, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

B. ectolechioides (Vain.) Erichsen — У(2), Т(23), на высотах от 517 до 1648 м, на каменистых субстратах в тундрах, редколесьях и разреженных растительных сообществах на зарастающих лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

B. erubescens Arnold — Т(4), на высотах от 413 до 723 м, на коре *Salix caprea*, *Spiraea beauverdiana* и кустарниковых ив в лиственничниках (Гимельбрант и др., 2009).

B. insignis (Nägeli ex Hepp) Körb. — У: 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на растительных остатках в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК; Т: 55°45'44" с.ш., 160°14'11" в.д., 973 м, на коре *Salix sphenophylla* в разреженном ивково-травянистой тундре на старых лавах, 14.08.2006, ИС; 55°45'23" с.ш., 160°15'21" в.д., 1121 м, на коре кустарничковых ив в тундре, 20.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

B. schaereri De Not. — У: 55°57'53" с.ш., 160°14'50" в.д., 1030 м, на коре *Larix cajanderi* в лиственничном редколесье, 21.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Calicium adaequatum Nyl. — Т: 55°46'35" с.ш., 160°18'42" в.д., 1610 м, на коре *Salix sphenophylla* в кустарничковой тундре на старом лавовом потоке, 16.08.2008, ДГ и ИС; поле Магуськина, 55°43'28" с.ш., 160°11'30" в.д., 700 м, на коре *S. bebbiana* в тополевом редколесье, 23.08.2007, ДГ и ИС (Гимельбрант и др., 2009).

Caloplaca ahtii Søchting — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на коре старого *Populus suaveolens* в тополевом редколесье на тефре, 10.08.2006, ДГ и ИС; 55°43'54" с.ш., 160°11'27" в.д., 680 м, на коре *P. suaveolens* в тополевом редко-

лесье с ольховым стлаником, 10.08.2006, ДГ и ИС; у подножия горы Владимира, 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на коре *Salix bebbiana* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

C. borealis (Vain.) Poelt — У(4), Т(17), на высотах от 386 до 1610 м, на коре и древесине кустарниковых и кустарничковых ив и *Potentilla fruticosa*, единично на коре, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium uliginosum*, а также на растительных остатках, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. caesiorufella (Nyl.) Zahlbr. — У(7), Т(11), на высотах от 1020 до 1610 м, преимущественно на древесине кустарничковых ив, *Pinus pumila* и *Vaccinium uliginosum*, а также на мертвых веточках *Dryas punctata* и *Empetrum nigrum*, коре *Salix sphenophylla* и на растительных остатках в различных типах тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. [*C. cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. var. *chloroleuca* (Sm.) Th. Fr.] — У(6), Т(12), на высотах от 520 до 1610 м, преимущественно на растительных остатках и мхах, а также на коре *Populus suaveolens*, коре и древесине кустарничковых ив, на почве и на плодовом теле трутового гриба, преимущественно в поясе тундр (Н) (Khodosovtsev et al., 2004; Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. chrysodeta (Vain. ex Räsänen) Domb. — Т: 55°37'54" с.ш., 160°12'39" в.д., 564 м, на лаве на зарастающем шлаково-пепловом участке, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

C. chrysophthalma Degel. — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на коре старого *Populus suaveolens* в тополевом редколесье, 10.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

C. citrina (Hoffm.) Th. Fr. — Т: окрестности горы Высокая, 55°37'46" с.ш., 160°12'40" в.д., 563 м, на лавах в лиственничном редколесье с мертвым кедровым стлаником, 05.08.2006, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2008б).

C. fulvolutea (Nyl.) Jatta — Т: 55°44'46" с.ш., 160°16'54" в.д., 1230 м, на растительных остатках в тундре, 17.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2009б).

C. hungarica Н. Magn. — У: 55°57'41" с.ш., 160°14'14" в.д., 990 м, на коре *Salix pulchra* в ивняке вейниковом, 15.08.2004, ДГ и ЕК; Т: у подножия горы Владимира, 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на коре *Salix bebbiana* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

C. pyracea (Ach.) Th. Fr. — Т: поле Веснушки, 55°44'30" с.ш., 160°12'37" в.д., 780 м, на коре *Populus suaveolens* в старом лиственничнике, 25.08.2007, ДГ и ИС; окрестности горы Владимира (Бубочка), 55°43'56" с.ш., 160°11'39" в.д., 689 м, на коре *P. suaveolens* в молодом тополевом редколесье, 09.08.2006, ДГ и ИС; 55°43'54" с.ш., 160°11'27" в.д., 680 м, на коре *P. suaveolens* в тополевом редколесье, 10.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

C. sinapisperma (Lam. et DC.) Maheu et Gillet — Т: 55°37'58" с.ш., 160°12'39" в.д., 573 м, на мхах на почве в тополевом редколесье, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

C. tetraspora (Nyl.) H. Olivier — У: 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на мхах в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК; Т: склон горы Кругленькая, 55°43'23" с.ш., 160°22'32" в.д., 1153 м, на растительных остатках в тундре, 05.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б).

C. tirolensis Zahlbr. — У(7), Т(13), на высотах от 343 до 1429 м, преимущественно на коре и древесине ив, а также на коре *Lonicera caerulea*, *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Vaccinium uliginosum*, древесине *Pinus pumila* и на растительных остатках (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Candelariella athallina (Wedd.) Du Rietz — У: 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на камнях в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК; Т: 55°44'18" с.ш., 160°10'11" в.д., 590 м, на лавах в тополево-лиственничном редколесье, 11.08.2006, ДГ; Т: 55°37'54" с.ш., 160°12'39" в.д., 564 м, на лаве на зарастающем шлаково-пепловом поле, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б).

C. aurella (Hoffm.) Zahlbr. — Т: лавы Южного прорыва, 55°36'20" с.ш., 160°11'22" в.д., 387 м, на лавах в мохово-лишайниковом сообществе, 06.08.2006, ДГ и ИС; поле Веснушки, 55°44'30" с.ш., 160°12'37" в.д., 780 м, на коре *Populus suaveolens* в старом лиственничнике, 25.08.2007, ДГ и ИС; 55°43'58" с.ш., 160°11'58" в.д., 730 м, на коре *Salix bebbiana* в тополельнике с ольховым стлаником (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

C. efflorescens R. C. Harris et W. R. Buck — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на коре старого *Populus suaveolens* в тополевом редколесье на тефре, 10.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

C. lutella (Vain.) Räsänen — Т: 55°43'54" с.ш., 160°11'27" в.д., 680 м, на коре *Populus suaveolens* в тополевом редколесье, 10.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — У: 55°57'39" с.ш., 160°15'28" в.д., 1131 м, на камне в лишайниково-кустарничковой тундре, 22.08.2004, ДГ и ЕК; Т: у подножия горы Владимира, 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на коре *Salix bebbiana* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС; 55°40'50" с.ш., 160°09'05" в.д., 427 м, на коре кустарниковой ивы в лиственничнике разнотравном, 21.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2008б).

C. xanthostigma (Ach.) Lettau — Т: у подножия горы Владимира, 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на коре *Salix bebbiana* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

***Carbonea supersparsa** (Nyl.) Hertel — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'16" с.ш., 160°15'55" в.д., 1164 м и 55°46'19" с.ш., 160°15'41" в.д., 1135 м, на талломах *Lecanora polytropa* в мохово-лишайниковых сообществах на зарастающих лавах, 14.08.2006 и 13.08.2008, ДГ и ИС.

***C. vitellinaria** (Nyl.) Hertel — У: 55°57'39" с.ш., 160°16'34" в.д., 1290 м, на талломе *Candelariella vitellina* на лавовом останце в кустарничково-лишайниковой тундре, 16.08.2004, ДГ и ЕК; 55°57'51" с.ш., 160°14'28" в.д., 1081 м, на талломе *C. vitellina* на камнях в каменистой тундре, 14.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2005а, 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

Catillaria nigroclavata (Nyl.) Schuler — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на древесине *Larix cajanderi* в тополевом редколесье на тефре, 10.08.2006, ДГ и ИС (Гимельбрант и др., 2007, 2009).

Catinaria atropurpurea (Schaer.) Vězda et Poelt — У(2), Т(12), на высотах от 340 до 1345 м, на коре и древесине ив и *Alnus fruticosa*, реже на коре *Lonicera caerulea* и *Rhododendron aureum*, на древесине *Larix cajanderi* и на плодовых телах трутовых грибов (Н) (Нешатаева и др. 2007а, 2008б, 2009б).

! **C. neuschildii** (Körb.) P. James — Т: 55°40'25" с.ш., 160°22'53" в.д., 723 м, на коре *Salix caprea* в лишайничнике бруснично-зеленомошном на моренном останце, 10.08.2006, ДГ и ИС.

Cetraria aculeata (Schreb.) Fr. — У(14), Т(5), на высотах от 1060 до 1610 м, на почве в различных типах тундр (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

C. ericetorum Opiz — У(11), Т(9), на высотах от 580 до 1610 м, на почве и тефре, в различных типах сообществ, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2008б, 2009б).

C. islandica (L.) Ach. s. l. — У(41), Т(11), на высотах от 580 до 1610 м, на почве, в единичных случаях на тефре и древесине, преимущественно в поясе тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

^{кккРФ, кккК}**C. kamiczatica** Savicz — У(2), Т(14), на высотах от 1030 до 1430 м, на почве и тефре, преимущественно в различных типах тундр, реже в стланиковых сообществах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б).

C. laevigata Rassad. — У(41), Т(7), на высотах от 1000 до 1550 м, на почве и тефре в различных типах тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

C. muricata (Ach.) Eckfeldt — У(5), Т(9), на высотах от 1200 до 1345 м, на почве и тефре, преимущественно в поясе тундр, единично отмечен на высоте 945 м на склоне Т в лишайничном редколесье (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2009б).

C. nigricans Nyl. — У(9), Т(43), на высотах от 960 до 1570 м, на почве, тефре и лавах, изредка на коре кустарничковых ив, преимущественно в тундрах и пионерных мохово-лишайниковых сообществах на лавах; на высотах от 590 м и выше может быть изредка встречен в разреженных тополевых и лишайничных редколесьях и сообществах кедрового стланика (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. odontella (Ach.) Ach. — У: кратер бокового конуса, 55°59'22" с.ш., 160°17'48" в.д., 1305 м, на почве в ивково-дриадовой тундре, 23.08.2005, ДГ и ЕК; Т: окрестности горы Высокая, 55°37'46" с.ш., 160°12'40" в.д., 563 м, на древесине

Pinus pumila в лиственничном редколесье с мертвым кедровым стлаником на тefре, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б, 2008б).

C. sepincola (Ehrh.) Ach. — У(21), Т(51), на высотах от 340 до 1610 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula exilis*, *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Populus suaveolens*, *Potentilla fruticosa*, *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*, *S. media*, *Vaccinium uliginosum* и различных видов ив, а также на древесине *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Rosa acicularis*, *Spiraea* spp. и ив, в единичном случае на растительных остатках, в лиственничниках (в том числе в мертвых), в тополевых, лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях, различных тундрах, стланиковых сообществах и пионерных растительных ассоциациях на шлаковых полях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Cetrariella delisei (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et Thell — У(14), Т(19), на высотах 1025 и 1610 м, на почве и тefре преимущественно в поясе тундр, единично в зарослях кедрового стланика, чаще в увлажненных местообитаниях (Нешатаева и др., 2006б, 2008а, 2009б).

C. fastigiata (Delise ex Nyl.) Kärnefelt et Thell — Т: 55°46'05" с.ш., 160°17'20" в.д., 1345 м, на почве в тундре на старом (около 2000 лет) лавовом потоке, 22.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2009б).

! Cladonia acuminata (Ach.) Norrl. — Т: 55°45'23" с.ш., 160°15'21" в.д., 1121 м, на почве в кустарничковой тундре, 20.08.2006, ДГ и ИС.

C. amaurocraea (Flörke) Schaer. — У(36), Т(101), на высотах от 330 до 1610 м, на почве и тefре, крайне редко на древесине *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*, преимущественно в поясе тундр, а также в лиственничниках (в том числе мертвых), в лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, в зарослях кедрового и ольхового стланика и в пионерных растительных сообществах на лавах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. **mitis** (Sandst.) Ruoss — У(5), Т(25), на высотах от 563 до 1361 м, на почве и тefре в различных растительных сообществах (Н) (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. **squarrosa** (Wallr.) Ruoss — У(43), Т(51), на высотах от 340 до 1610 м, на почве и тefре, крайне редко на древесине *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*, в различных растительных сообществах, преимущественно в поясе горных тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. bacilliformis (Nyl.) Glück — У(1), Т(31), на высотах от 340 до 1260 м, на почве, тefре и шлаке, а также на коре *Larix cajanderi* и на древесине в различных растительных сообществах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. borealis S. Stenroos — У(23), Т(60), на высотах от 500 до 1610 м, на почве, тefре и шлаке преимущественно в поясе тундр, в пионерных мохово-лишайниковых и разреженных сообществах на лавах, а также в лиственничниках (в том числе мертвых), в лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколес-

сьях и в каменноберезовом лесу с ольховым стлаником (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. botrytes (K. G. Hagen) Willd. — У(2), Т(104), на высотах от 330 до 1360 м, преимущественно на почве, тефре и древесине, а также на коре *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *Salix tschuktschorum*, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium uliginosum*, на растительных остатках и плодовом теле трутового гриба в различных растительных сообществах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. cariosa (Ach.) Spreng. — У(1), Т(11), на высотах от 380 до 1230 м, на почве и тефре, обогащенной пеплом, преимущественно в поясе тундр, единично в тополевых и лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б).

C. carneola (Fr.) Fr. — У(4), Т(87), на высотах от 330 до 1650 м, на почве и тефре в пионерных мохово-лишайниковых и разреженных травянистых сообществах на лавах и шлаковых полях, а также в тундрах, лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, единично в разреженном сообществе ольхового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

C. cenotea (Ach.) Schaer. — У(1), Т(32), на высотах от 340 до 915 м, на почве, тефре и шлаке, реже на древесине *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*, единично на коре старого *Populus suaveolens* в лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, в лиственничниках (в том числе мертвых), единично отмечен в разреженном сообществе ольхового стланика на тефре и в зарослях кедрового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б).

C. cervicornis (Ach.) Flot. s. l. — У(1), Т(69), на высотах от 380 до 1610 м, на почве и тефре, преимущественно в различных типах тундр, а также в пионерных мохово-лишайниковых и разреженных травянистых сообществах на лавах, в лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях, разреженных зарослях ив и кедрового стланика (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. s. l. — У(29), Т(117), на высотах от 330 до 1610 м, преимущественно на почве, тефре и шлаке, реже на древесине и на коре *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi*, *Rhododendron aureum* и кустарниковых ив, в тундрах, в пионерных мохово-лишайниковых и разреженных травянистых сообществах на лавах, в лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, в зарослях кедрового, ольхового стланика и кустарниковых ив (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. coccifera (L.) Willd. — Т(19), на высотах от 550 до 1570 м, на почве и тефре в тундрах и мохово-лишайниковых пионерных сообществах на лавах, в лиственничных и тополево-лиственничном редколесьях, единично в старом каменноберезовом лесу с ольховым стлаником (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. coniocraea (Flörke) Spreng. — У(5), Т(39), на высотах от 330 до 1165 м, на коре *Larix cajanderi*, редко на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Lonicera caerulea*, *Populus suaveolens*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *S. pulchra* и кустарниковых ив, древесине *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi* и ивы, на почве, единично на плодовом теле трутового гриба в поясе тундр, в мохово-лишайниковых пионерных сообществах на лавах, в лиственничниках (в том числе мертвых), в редколесьях и зарослях ольхового и кедрового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

C. cornuta (L.) Hoffm. ssp. *cornuta* — У(1), Т(79), на высотах от 330 до 1190 м, преимущественно на почве, шлаке и тефре, а также на коре и древесине *Larix cajanderi* и *Pinus pumila* в поясе тундр, в лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, в сообществах ольхового и кедрового стланика и зарослях *Salix pulchra*, в мохово-лишайниковом пионерном сообществе (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

! **C. cornuta** (L.) Hoffm. ssp. **groenlandica** (E. Dahl.) Ahti — Т(5), на высотах до 870 м, на почве и тефре в редколесьях.

C. crispata (Ach.) Flot. var. **cetrariiformis** (Delise) Vain. — Т(15), на высотах от 550 до 900 м, на почве и тефре, преимущественно в лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях и лесах, также отмечен на высоте 1210 м в мохово-лишайниковом пионерном сообществе на лавовом потоке (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

C. crispata (Ach.) Flot. var. **crispata** — Т(24), на высотах от 500 до 1117 м, на почве и тефре, изредка на древесине в лиственничниках (в том числе мертвых) и лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях, единично в разреженных зарослях ольхового стланика и на зарастающем лавовом потоке (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

C. cyanipes (Sommerf.) Nyl. — У(2), Т(52), на высотах от 340 до 1360 м, на почве и тефре, редко на древесине *Larix cajanderi*, в тундрах, в мохово-лишайниковых пионерных сообществах на лавах, в лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, в зарослях кедрового стланика (Н) (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. deformis (L.) Hoffm. — Т(30), на высотах от 560 до 950 м, преимущественно на почве и тефре, а также на древесине *Larix cajanderi* и *Pinus pumila* в лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях, реже в сообществах ольхового и кедрового стланика (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

C. digitata (L.) Hoffm. — У: 55°57'31" с.ш., 160°12'58" в.д., 950 м, на древесине пней *Larix cajanderi* в кустарничковой тундре, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

! **C. есмочуна** Leight. — Т: 55°37'29" с.ш., 160°16'11" в.д., 661 м, на почве в разнотравно-кустарничковом лиственничном редколесье, 23.08.2008, ДГ и ИС.

C. farinacea (Vain.) A. Evans — Т: 55°42' с.ш., 160°11' в.д., на почве, 28.08.2007, А. П. Кораблёв, опред. Т. Ахти (Н); 55°43'27" с.ш., 160°22'28" в.д., 1165 м, на почве в осоково-кустарничковой тундре с карликовыми экземплярами *Larix cajanderi*, 05.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

C. fimbriata (L.) Fr. — У(11), Т(71), на высотах от 420 до 1165 м, на почве, тefре и шлаке, а также на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Ribes triste* и ив, на древесине, на плодовом теле трутового гриба в тундрах и мохово-лишайниковых пионерных сообществах, в лиственничниках (в том числе мертвых) и лиственничных редколесьях, в сообществах ольхового, кедрового стланика и зарослях ив (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

! **C. floerkeana** Fr. — Т: 55°42'15" с.ш., 160°23'13" в.д., 870 м, на почве в лиственничном редколесье с кедровым и ольховым стлаником, 08.08.2008, ДГ и ИС.

C. furcata (Huds.) Schrad. — У(16), Т(39), на высотах от 550 до 1610 м, на почве и тefре, в единично на коре *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*, на древесине *Larix cajanderi*, в поясе тундр, в лиственничнике, в лиственничных и тополевых редколесьях, в зарослях кедрового стланика и в разреженном ивовом сообществе (Н) (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. gracilis (L.) Willd. ssp. **elongata** (Ach.) Ahti — Т(10), на высотах до 1200 м, на почве и тefре в разнообразных сообществах в лесном и тундровом поясах (Нешатаева и др., 2009б).

C. gracilis (L.) Willd. ssp. **gracilis** — У(11), Т(54), на высотах от 550 до 1570 м, на почве и тefре в поясе тундр, в лиственничниках, лиственничных и тополевых редколесьях, в мохово-лишайниковом пионерном сообществе, в разреженном ивовом сообществе и в зарослях кедрового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. gracilis (L.) Willd. ssp. **turbinata** (Ach.) Ahti — Т(29), на высотах от 500 до 1190 м, на почве и тefре, единично на древесине *Larix cajanderi*, в лиственничниках, лиственничных и тополевых редколесьях, а также в различных типах тундр (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б).

C. gracilis (L.) Willd. ssp. **vulnerata** Ahti — У(35), Т(39), на высотах от 340 до 1570 м, на почве и тefре в поясе тундр, в лиственничниках (в том числе мертвых) и лиственничных редколесьях, в зарослях кедрового стланика и в разреженной травянистой группировке на лавах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2008б, 2007а, 2009б).

C. kanewskii Охнер — У(12), Т(6), на высотах от 1025 до 1290 м, на почве и тefре в различных типах тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2009б).

C. libifera Savicz — У: 55°57'35" с.ш., 160°15'44" в.д., 1170 м, на почве в кустарничково-моховой тундре, 22.08.2004, ДГ и ЕК, опред. Т. Ахти; Т: 55°43'27" с.ш., 160°22'28" в.д., 1165 м, на почве в осоково-кустарничковой тундре с отдельными низкорослыми лиственницами, 05.08.2008, ДГ и ИС; 55°46'13" с.ш., 160°16'07" в.д., 1196 м, на тefре в мохово-кустарничковой тундре, 14.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б).

C. macilenta Hoffm. — У(1), Т(17), на высотах от 340 до 1117 м, на почве и тефре, на древесине *Pinus pumila* и *Larix cajanderi*, в лиственничниках (в том числе мертвых), в лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, единично в пионерном растительном сообществе на лавах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б).

C. macroceras (Delise) Nav. — У(21), Т(36), на высотах от 388 до 1610 м, на почве и тефре, единично на древесине *Salix sphenophylla*, преимущественно в различных типах тундр, а также в мертвых лиственничниках, в лиственничных и тополевых редколесьях, сообществах ольхового и кедрового стланика, в мохово-лишайниковом пионерном сообществе на эрозионном склоне и в разреженном ивовом сообществе (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. macrophylla (Schaer.) Stenh. — Т: 55°45'48" с.ш., 160°15'43" в.д., 1189 м, на почве в сырой тундре с осоками и ивами, 15.08.2006, ДГ; 55°42'15" с.ш., 160°23'13" в.д., 870 м, на почве в лиственничном редколесье с кедровым и ольховым стлаником, 08.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б).

C. maxima (Asahina) Ahti — Т(7), на высотах до 780 м, на почве в лесных сообществах, преимущественно в лиственничниках (Нешатаева и др., 2008б).

! **C. metacorallifera** Asahina — Т: 55°41'52" с.ш., 160°23'38" в.д., 764 м, на почве в лиственничнике кустарничково-мохово-лишайниковом, 08.08.2008, ДГ и ИС; 55°37'29" с.ш., 160°16'11" в.д., 661 м, на почве в лиственничном редколесье, 23.08.2008, ДГ и ИС.

C. ochrochlora Flörke — У(1), Т(6), на высотах от 580 до 1360 м, на почве и тефре, единично на коре и древесине *Larix cajanderi*, в различных тундровых и лесных сообществах (Нешатаева и др., 2006б, 2008б, 2009б).

C. phyllophora Hoffm. — У(6), Т(61), на высотах от 340 до 1360 м, на почве и тефре, в лиственничниках (в том числе мертвых), в лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, а также в стланиковых сообществах, тундрах и разреженных растительных группировках на лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. pleurota (Flörke) Schaer. — У(1), Т(73), на высотах от 330 до 1260 м, на почве и тефре, реже на коре *Larix cajanderi* и на древесине, в тундрах, стланиковых и лесных сообществах и формирующихся растительных группировках на лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. pyxidata (L.) Hoffm. — У(23), Т(100), на высотах от 330 до 1610 м, на почве и тефре, редко на коре *Larix cajanderi*, преимущественно на открытых участках: в тундрах и редколесьях, в мертвом лиственничнике, в разреженных растительных группировках зарастающих лавовых потоков и в разреженных стланиковых сообществах (Н) (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. rangiferina (L.) F. H. Wigg. — У(34), Т(61), на высотах от 340 до 1360 м, на почве и тефре, редко на древесине, в тундрах, редколесьях, стланиках, листвен-

ничниках и на зарастающих лавовых потоках (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. rei Schaer. — Т(101), на высотах от 330 до 1260 м, на почве и тefре, реже на коре и древесине *Larix cajanderi*, в тундрах, редколесьях и разреженных стланиках, в лиственничниках, а также в пионерных растительных группировках на лавовых потоках (особенно на молодых лавах Северного и Южного прорывов) (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б).

C. scabriuscula (Delise) Nyl. — У(5), Т(16), на высотах от 550 до 1140 м, на почве и тefре, в лиственничниках, лиственничных и тополевых редколесьях, в разреженных стланиках и на зарастающих лавовых потоках (Н) (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. squamosa Hoffm. — У(8), Т(44), на высотах от 560 до 1570 м, на почве и тefре, в тундрах и растительных группировках на зарастающих лавовых потоках и шлаковых полях, а также в редколесьях, мертвых лиственничниках и в разреженных стланиковых сообществах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda — Т(9), на высотах от 560 до 690 м, на почве в лиственничных редколесьях и лиственничниках (Нешатаева и др., 2008б).

C. stricta (Nyl.) Nyl. — У(3), Т(28), на высотах от 550 до 1280 м, на почве и тefре, в тундрах и растительных группировках на старых лавовых потоках, преимущественно в поясе горных тундр, а также в лиственничниках, тополевых и лиственничных редколесьях (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. stygia (Fr.) Ruoss — У(4), Т(12), на высотах от 502 до 1360 м, на почве, в тундрах и растительных группировках на лавах и тefре, в лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных и тополевых редколесьях (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. subfurcata (Nyl.) Arnold — У: 55°57'43 с.ш., 160°14'06" в.д., 998 м, на почве на осоково-кустарничково-сфагновом болоте, 15.08.2006, ДГ и ЕК; Т: 55°46'06 с.ш., 160°15'50" в.д., 1180 м, на почве в ивково-голубично-моховой тундре, 15.08.2006, ДГ (Нешатаева и др., 2005а, 2006б).

C. subulata (L.) F. H. Wigg. — Т(12), на высотах от 650 до 1165 м, на почве в лиственничных редколесьях, разреженных стланиках и тундрах (Н) (Нешатаева и др., 2008б).

C. sulphurina (Michx.) Fr. — Т(23), на высотах от 556 до 870 м, на почве, изредка на древесине, в лиственничных, реже тополевых лесах и редколесьях, в зарослях ольхового и кедрового стланика; единично отмечен на высоте 1158 м в пятнистой каменистой тундре на лавах (Нешатаева и др., 2008б, 2009б).

C. trassii Ahti — Т(10), на высотах от 720 до 1280 м, на почве, преимущественно в тундрах, отмечен также в кедровых стланиках и тополевом редколесье (Нешатаева и др., 2007а, 2009б).

C. turgida Hoffm. — Т(4), на высотах от 610 до 1215 м, на почве в тундрах, единично в лиственничном редколесье с ольховым стлаником (Нешатаева и др., 2008б).

C. uliginosa (Ahti) Ahti — У(12), Т(37), на высотах от 340 до 1610 м, на почве и тефре, в редколесьях и мертвом лиственничнике, также в тундрах и группировках на зарастающих лавовых потоках (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. uncialis (L.) F. N. Wigg. ssp. **biuncialis** (Hoffm.) M. Choisy — У(37), Т(62), на высотах от 420 до 1560 м, на почве и тефре в тундрах и растительных группировках на зарастающих лавовых потоках, также в редколесьях и лиственничниках, единично в зарослях кедрового стланика (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

C. uncialis (L.) F. N. Wigg. ssp. **uncialis** — У(5), Т(28), на высотах от 500 до 1330 м, на почве и тефре, в тундрах и растительных группировках зарастающих шлаковых полей, а также в редколесьях и лиственничниках (в том числе мертвых) (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

C. verticillata (Hoffm.) Schaer. — У(10), Т(65), на высотах от 340 до 1360 м, на почве и тефре, единично на древесине *Larix cajanderi*, в лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях, в лиственничниках (в том числе мертвых), в разреженных зарослях стлаников и *Salix pulchra*, в тундрах и на зарастающих лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

Collema furfuraceum (Arnold) Du Rietz — Т: 55°43'54" с.ш., 160°11'27" в.д., 680 м, на коре *Populus suaveolens* в тополевом редколесье с подлеском из ольхового стланика, 10.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

C. limosum (Ach.) Ach. — У: правый борт долины р. Левая Козыревка, 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на почве в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Cornicularia normoerica (Gunn.) Du Rietz — У(9), Т(2), на высотах от 1025 до 1330 м, на отдельных хорошо экспонированных камнях в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б).

* **Corticifraga fuckelii** (Rehm) D. Hawksw. et R. Sant. — Т(6), на высотах от 340 до 780 м, на талломах *Peltigera extenuata* и *P. rufescens* в лиственничниках (в том числе мертвых), также в лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях (Н) (Нешатаева и др., 2008б; Zhurbenko et al., 2012).

Cyphelium tigillare (Ach.) Ach. — У: 55°57'31" с.ш., 160°12'58" в.д., 950 м, на древесине *Larix cajanderi* в лиственничнике кедровостланиковом, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Cystocoleus ebenus (Dillwyn) Thwaites — Т: в окрестностях горы Высокая, 55°37'45,5" с.ш., 160°12'40" в.д., 563 м, на лавах и тефре в разреженном лиственничнике, 05.08.2006, ДГ и ИС (Н); 55°37'54" с.ш., 160°12'39" в.д., 564 м н. у. м., на лавах на зарастающих шлаково-пепловых отложениях, 05.08.2006, ДГ и ИС; 55°44'18" с.ш., 160°10'11" в.д., 590 м, на лаве в тополево-лиственничном редколесье, 11.08.2006, ДГ (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

Dactylina arctica (Richardson) Nyl. — У(21), на высотах от 1025 до 1550 м, на почве в старых лишайниковых тундрах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б).

D. ramulosa (Hook.) Tuck. — У(4), Т(1), на высотах от 1025 до 1345 м, на почве в старых лишайниковых тундрах (Нешатаева и др., 2006б, 2009б).

* **Dactylospora pertusariicola** (Willey ex Tuck.) Hafellner — У: кратер бокового конуса, 55°59'22" с.ш., 160°17'48" в.д., 1305 м, на талломе *Pertusaria cribellata* на лаве в ивково-дриадовой тундре, 23.08.2005, ДГ и ЕК; Т: кратер бокового конуса Кругленькая, 55°43' с.ш., 160°22' в.д., 1230 м, на талломе *Pertusaria cribellata* в поясе тундр, 06.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б).

Dibaeis baeomyces (L. f.) Rambold et Hertel — У(10), Т(33), на высотах от 555 до 1610 м, на почве и тefре преимущественно в фрагментарных тундрах, на эрозионных склонах и старых лавовых потоках, реже в редколесьях и разреженных стланиковых сообществах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б).

Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant. — У: 55°57'51" с.ш., 160°14'28" в.д., 1081 м, на мхах на камнях в каменистой тундре, 16.08.2004, ДГ и ЕК; Т: 55°44'18" с.ш., 160°10'11" в.д., 590 м, на талломе *Stereocaulon* cf. *vesuvianum* в тополево-лиственничном редколесье, 11.08.2006, ДГ (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б).

D. scruposus (Schreb.) Norm. — Т(4), на высотах от 520 до 1155 м, на лавах в тополево-лиственничных редколесьях и в лишайничниках, также в составе пионерной мохово-лишайниковой группировки на лавовом потоке (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б).

* **Epicladonia simplex** D. Hawksw. — Т: 55°44'16" с.ш., 160°09'58" в.д., 582 м, на апотециях *Cladonia botrytes* в лишайничнике, 26.08.2007, А. П. Кораблёв (LE); 55°38'30" с.ш., 160°11'15" в.д., 502 м, на апотециях *C. botrytes* в лишайничнике, 24.08.2008, ДГ и ИС (LE) (Zhurbenko et al., 2012).

Epilichen scabrosus (Ach.) Clem. — У(2), Т(7), на высотах от 1190 до 1610 м, в различных типах тундр на талломах *Baeomyces* spp. (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б).

Euopsis granatina (Sommerf.) Nyl. — У(3), Т(20), на высотах от 590 до 1570 м, на лавах в тундровом, стланиковом и лесном поясах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

E. pulvinata (Schar.) Vain. — Т(5), на высотах от 1135 до 1360 м, на тefре и растительных остатках на лавовых потоках в поясе тундр (Нешатаева и др., 2009б).

Evernia mesomorpha Nyl. — У(1), Т(9), на высотах от 340 до 670 м, на коре *Alnus fruticosa* и *Larix cajanderi* и на древесине, единично на коре *Spiraea media* и кустарниковых ив, в лишайничных лесах и редколесьях, в разреженном сообществе ольхового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et Thell — У(51), Т(22), на высотах от 915 до 1360 м, на почве и тefре, единично на коре *Alnus fruticosa* и *Larix cajanderi*, преимущественно в различных типах тундр, а также в редколесьях и зарослях кедрового стланика (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2009б).

F. minuscula (Elenkin et Savicz) Ahti, Poryadina et Zhurb. — Т(8), на высотах от 550 до 1230 м, на почве в старых тундрах, лиственничниках, лиственничных и тополевых редколесьях (Н) (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

F. nivalis (L.) Kärnefelt et Thell — У(42), Т(49), на высотах от 580 до 1570 м, на почве и тефре, единично на древесине, в растительных сообществах на зарастающих лавовых потоках и в различных типах тундр, в лиственничном лесу и в тополевых редколесьях, в зарослях кедрового стланика и *Salix pulchra* (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008, 2008а,б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

^(ККК) **Flavopunctelia soledica** (Nyl.) Hale — Т: 55°42'41" с.ш., 160°10'12" в.д., 570 м, на коре старой (более 200 лет) *Betula ermanii* в каменноберезовом лесу с ольховым стлаником, 27.08.2007, ДГ и ИС (Гимельбрант и др., 2008; Гимельбрант, Степанчикова, 2009).

Fuscopannaria confusa (P. M. Jørg.) P. M. Jørg. — У: 55°57'41" с.ш., 160°14'14" в.д., 990 м, на коре кустарничковых ив и *Potentilla fruticosa* в ивняке вейниковом и на хвощово-разнотравной луговине, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Гимельбрант и др., 2009).

Gowardia nigricans (Ach.) Halonen et al. [*Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl.] — У(17), Т(16), на высотах от 970 до 1610 м, на почве среди мхов и лишайников, а также на тефре и лавах в различных сообществах в поясе тундр (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2008а, 2009б).

Hypogymnia austerodes (Nyl.) Räsänen — Т: к югу от конусов Северного прорыва, 55°38'13,5" с.ш., 160°14'24" в.д., 649 м, на коре *Larix cajanderi* в лиственничном редколесье, 07.08.2006, ДГ и ИС (Н); лавовый поток Северного прорыва, 55°41'21" с.ш., 160°14'26" в.д., 844 м, на молодых лавах, 01.09.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

H. bitteri (Lyngé) Ahti — У(6), Т(12), на высотах от 340 до 1030 м, на коре *Larix cajanderi* и на древесине, единично на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *Spiraea beauverdiana* в лиственничниках (в том числе мертвых) и редколесьях, единично в разреженном сообществе ольхового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

H. physodes (L.) Nyl. — Т(6), на высотах от 550 до 660 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Ribes triste*, *Salix bebbiana* и на древесине в лиственничниках и лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

H. pseudophysodes (Asahina) Rassad. — Т(16), на высотах от 343 до 1061 м, на коре и древесине *Pinus pumila*, реже на коре *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Ribes triste*, *Salix pulchra*, *Spiraea beauverdiana* в лиственничных лесах и редколесьях, в зарослях кедрового стланика (Нешатаева и др., 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

H. pulverata (Nyl. ex Cromb.) Elix — У(6), на высотах от 1026 до 1064 м, на коре *Betula exilis* и *Pinus pumila* в кедровостланиках и кустарничковых тундрах (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

H. subobscura (Vain.) Poelt — У(8), Т(8), на высотах от 840 до 1610 м, на почве и тефре, также на лавах и мхах, в различных типах тундр и в составе растительных группировок на лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2008б, 2009б).

* **Illosporium carneum** Fr. — У(10), Т(35), на высотах от 340 до 1290 м, на талломах *Peltigera didactyla*, *P. extenuata* и редко *P. scabrosa*, в различных биотопах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

Imshaugia aleurites (Ach.) S. L. F. Meyer — У: 55°57'31" с.ш., 160°12'58" в.д., 950 м, на коре *Larix cajanderi* в лиственничнике голубичном с кедровым стлаником, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Ionaspis obtecta (Vain.) R. Sant. — Т: 55°44'14" с.ш., 160°10'28" в.д., 588 м; на лаве в молодом тополевом редколесье, 11.08.2006, ДГ (Нешатаева и др., 2007а).

Japewia subaurifera Muhr et Tønsberg — У(3), Т(20), на высотах от 560 до 1030 м, на коре и древесине *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, кустарниковых ив, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Potentilla fruticosa*, *Rhododendron aureum* в лиственничниках (в том числе мертвых), лиственничных и тополевых редколесьях, зарослях кедрового и ольхового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

J. tornoensis (Nyl.) Tønsberg — У(21), Т(58), на высотах от 340 до 1610 м, на коре и древесине *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Potentilla fruticosa*, *Populus suaveolens*, *Rhododendron aureum*, *Ribes* sp., *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *S. pulchra*, *S. sphenophylla*, *S. tschuktschorum*, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium uliginosum*, также на древесине *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Salix* spp., на растительных остатках и дерновинках мхов в различных типах сообществ и на зарастающих лавовых потоках лесного, стланикового, тундрового поясов (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Lasallia caroliniana (Tuck.) E. A. Davydov — Т: 55°46'28" с.ш., 160°15'15" в.д., 1115 м; на лавах в кустарничковой тундре с *Kobresia myosuroides*, 16.08.2010, ДГ и ИС (LE-L7615) (Davydov et al., 2011).

Lecania cyrtellina (Nyl.) Sandst. — У(2), Т(4), на высотах от 1030 до 1260 м, на коре *Potentilla fruticosa*, *Salix pulchra*, на коре и древесине кустарничковых ив, в различных типах тундр и в разреженных кустарниковых сообществах (Гимельбрант и др., 2009; Нешатаева и др., 2009б).

Lecanora aitema (Ach.) Nepp — Т: 55°37'45,5" с.ш., 160°12'40" в.д., 563 м, на древесине мертвого кедрового стланика в разреженном лиственничнике на тефре, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

L. albellula (Nyl.) Th. Fr. — У(5), Т(17), на высотах от 340 до 1550 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix bebbiana*, *S. pulchra* и кустарничковых ив, на древесине *Larix cajanderi*, *Pinus pumila* и *Salix pulchra*, в лесных и стланиковых сообществах и в кустарничковых тундрах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

L. albescens (Hoffm.) Branth et Rostr. — Т: поле Веснушки, 55°44'30" с.ш., 160°12'37" в.д., 780 м, на старом роге северного оленя в лиственничнике, 25.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

L. atrosulphurea (Wahlenb.) Ach. — Т: окрестности горы Высокая, 55°37'45,5" с.ш., 160°12'40" в.д., 563 м, на лаве в лиственничном редколесье, 05.08.2006, ДГ и ИС; лавовое поле горы Высокая, 55°39'13" с.ш., 160°10'46,5" в.д., 517 м, на лаве в тополево-лиственничном редколесье, 03.09.2007, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

L. bicincta Ramond — У: правый борт долины р. Левая Козыревка, 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на камне в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК; 55°59'57" с.ш., 160°18'06" в.д., 1260 м, на камне в кустарничково-лишайниковой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

L. boligera (Normann ex Th. Fr.) Hedl. — У(9), Т(58), на высотах от 380 до 1430 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Populus suaveolens*, *Potentilla fruticosa*, *Rhododendron aureum*, *Vaccinium uliginosum*, видов родов *Ribes*, *Salix*, *Spiraea*, на древесине различных пород, единично на растительных остатках, в различных типах сообществ лесного, стланикового и тундрового поясов (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

L. cadubriae (A. Massal.) Hedl. — У(4), Т(16), на высотах от 550 до 1100 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Vaccinium uliginosum*, видов родов *Salix* и *Spiraea*, редко на древесине, в лиственничниках, тополевых и лиственничных редколесьях, кедровых стланиках и кустарничковой тундре (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

L. chlarotera Nyl. — У(3), Т(16), на высотах от 380 до 1100 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Ribes triste*, *Salix bebbiana*, кустарничковых и кустарниковых ив, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium uliginosum*, на древесине *Pinus pumila*, в лиственничниках, лиственничных и тополевых редколесьях, кедровых стланиках и кустарничковой тундре (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

L. circumborealis Brodo et Vitik. — У(2), Т(17), на высотах от 340 до 1160 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Ribes triste*, *Salix bebbiana*, *S. pulchra*, *S. tschuktschorum*, *Spiraea beauverdiana* и на древесине, в лиственничниках и лиственничных редколесьях, в кедровых стланиках и на зарастающем лавовом потоке (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

L. dispersa (Pers.) Sommerf. s. l. — У: 55°57'50" с.ш., 160°14'32" в.д., 1053 м, на роге северного оленя в кустарничковой тундре, 19.08.2004, ДГ и ЕК; Т: 55°36'20" с.ш., 160°11'22" в.д., 387 м, на молодых лавах Южного прорыва (Нешатаева и др., 2006б, 2008б).

L. fuscescens (Sommerf.) Nyl. — У(22), Т(70), на высотах от 340 до 1610 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Populus suaveolens*, *Potentilla fruticosa*, *Rhododen-*

dron aureum, *Vaccinium uliginosum* и видов родов *Ribes*, *Salix*, *Spiraea*, на древесине, единично на растительных остатках, в различных биотопах и высотных поясах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

L. hagenii (Ach.) Ach. [*L. umbrina* (Ach.) A. Massal.] — У: 55°57'39" с.ш., 160°16'34" в.д., 1287 м, на древесине и на роге северного оленя в кустарничково-лишайниковой тундре, 16.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

L. intricata (Ach.) Ach. — У(5), Т(18), на высотах от 555 до 1610 м, на каменистых субстратах в тундрах и в петрофитных сообществах на лавовых потоках, единично в тополево-лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

L. leptacinella Nyl. — У: 55°57'39" с.ш., 160°16'34" в.д., 1290 м, на мхах в кустарничково-лишайниковой тундре, 16.08.2004, ДГ и ЕК; Т: 55°45'42" с.ш., 160°15'55" в.д., 1204 м, на растительных остатках в дриадово-моховой тундре, 21.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б, 2009б).

L. polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh. — У(11), Т(57), на высотах от 380 до 1650 м, на лавах и частицах тефры в различных местообитаниях и разных высотных поясах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а,б, 2008а,б, 2009б).

L. subintricata (Nyl.) Th. Fr. — Т(18), на высотах от 340 до 1150 м, на коре *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila* и кустарниковых ив, на древесине *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*, в различных сообществах, преимущественно в лиственничниках и лиственничных редколесьях (Н) (Нешатаева и др., 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

L. symmicta (Ach.) Ach. — У(13), Т(63), на высотах от 340 до 1610 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Populus suaveolens*, *Rhododendron aureum*, *Ribes* sp., *Salix* spp., *Spiraea media*, *Vaccinium uliginosum*, на древесине и плодовых телах трутовых грибов, в лесных, стланиковых и тундровых сообществах (Нешатаева и др., 2006а,б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Lecidea albohyalina (Nyl.) Th. Fr. [*Biatora albohyalina* (Nyl.) Bagl. et Carestia] — У: 55°59'14" с.ш., 160°20'15" в.д., 1550 м, на коре кустарничковых ив в кустарничково-злаковой тундре, 21.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

! **Lecidea auriculata** ssp. **brachyspora** Th. Fr. — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'55" с.ш., 160°17'23" в.д., 1447 м, на лавах в поясе тундр, 11.08.2006, ДГ и ИС.

L. cf. alpestris Sommerf. — Т(5), на высотах от 1160 до 1610 м, на растительных остатках в различных типах тундр (Н) (Нешатаева и др., 2009б).

L. ementiens Nyl. — У: 55°59'07" с.ш., 160°20'27" в.д., 1610 м, на почве в кустарничково-лишайниковой тундре, 21.08.2004, ДГ и ЕК; 55°57'35" с.ш., 160°15'44" в.д., 1170 м, на растительных остатках в кустарничково-лишайниковой тундре, 22.08.2004, ДГ и ЕК; 55°57'36" с.ш., 160°16'36" в.д., 1276 м, на почве в кустарничково-лишайниковой тундре, 23.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

L. epiphaea Nyl. — У: 55°57'39" с.ш., 160°16'34" в.д., 1290 м, на мхах в кустарничково-лишайниковой тундре, 16.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

! **L. lapicida** (Ach.) Ach. var. **lapicida** — Т(7), на высотах от 1135 до 1650 м, на лавах лавовых потоков разных возрастов в поясе тундр.

L. plana (J. Lahm) Nyl. — Т(19), на высотах от 520 до 1650 м, на лавах в открытых местообитаниях (Н) (Нешатаева и др., 2008б, 2009б).

L. pullata (Norman) Th. Fr. — У(2), Т(40), на высотах от 500 до 1150 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *Ribes* sp., *Rosa acicularis*, *Salix bebbiana*, *S. pulchra* и кустарничковых ив, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea beauverdiana*, *S. media*, *Vaccinium uliginosum*, на древесине ив и *Pinus pumila*, в сообществах лесного и стланикового поясов, реже в поясе тундр (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

L. turgidula Fr. — Т(4), на высотах от 343 до 780 м, на древесине *Larix cajanderi* в лиственничниках (в том числе мертвых) и лиственничных редколесьях (Н) (Нешатаева и др., 2008б).

Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy — Т: 55°37'55" с.ш., 160°12'48" в.д., 570 м, на древесине *Pinus pumila* в тополельнике, 05.08.2006, ДГ и ИС; 55°37'54" с.ш., 160°12'39" в.д., 564 м, на древесине *Pinus pumila* на зарастающих отложениях шлака, 05.08.2006, ДГ и ИС; к югу от конусов Северного прорыва, 55°38'28" с.ш., 160°14'35" в.д., 669 м, на плодовом теле трутового гриба в разреженном сообществе ольхового стланика на шлаковом поле, 07.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

L. euphorea (Flörke) Hertel — У(11), Т(10), на высотах от 950 до 1610 м, на коре *Pinus pumila*, *Salix pulchra*, *S. sphenophylla*, на мертвых веточках *Dryas punctata*, на древесине ив и на растительных остатках, в тундрах различных типов и в кедровых стланиках (Нешатаева и др., 2006б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

L. xylophila (Th. Fr.) Knoph et Leuckert. — Т: 55°46'07" с.ш., 160°17'27" в.д., 1363 м; на древесине кустарничковых ив во фрагментированной каменистой кустарничково-разнотравной тундре, 16.08.2008, ДГ и ИС (Гимельбрант и др., 2009; Нешатаева и др., 2009б).

Leprraria lobificans Nyl. — Т: лавовое поле горы Высокая, 55°39'13" с.ш., 60°10'46,5" в.д., 517 м, на растительных остатках в тополево-лиственничном редколесье, 03.09.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

L. neglecta (Nyl.) Lettau — У(1), Т(5), на высотах от 420 до 1190 м, на почве и тefре, мхах и лавах, в редколесьях, тундрах различных типов и на лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

Leptogium intermedium (Arnold) Arnold — Т: 55°45'44" с.ш., 160°14'11" в.д., 973 м, на древесине *Salix sphenophylla* в разреженной ивково-травянистой тундре на старом лавовом потоке, 14.08.2006, ИС (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

L. lichenoides (L.) Zahlbr. — Т: 55°36'46" с.ш., 160°11'50" в.д., 386 м, на почве в тополево-лиственничном редколесье, 06.08.2006, ДГ и ИС; 55°45'19" с.ш., 160°15'10" в.д., до 1100 м, на растительных остатках в кустарничково-разнотравной тундре на старом лавовом потоке, 14.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

! **L. minutissimum** (Flörke) Fr. — Т: 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на древесине *Larix cajanderi* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС.

L. tenuissimum (Dicks.) Körb. — Т: окраина поля Веснушки, 55°44'30" с.ш., 160°12'37" в.д., 780 м, на коре *Populus suaveolens* в старом лиственничнике, 25.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

^(ККК) **L. teretiusculum** (Wallr.) Arnold — Т: 55°44'30" с.ш., 160°12'37"Е" в.д., 683 м, на коре на основании ствола *Populus suaveolens*, на мхах и почве в тополево-редколесье на шлаковом поле (Нешатаева и др., 2007а; Гимельбрант и др., 2008).

Lichenomphalia umbellifera (L.: Fr.) Redhead et al. — У(1), Т(5), на высотах от 945 до 1290 м, на почве и тefре в различных типах тундр, в редколесьях, на лавовых потоках и в кустарничково-осоково-моховом болоте (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б).

! **L. velutina** (Kuuel.) Redhead. et al. — Т: 55°46'35" с.ш., 160°18'42" в.д., 1610 м, на почве в кустарничковой тундре, 16.08.2008, ДГ и ИС.

Lobaria linita (Ach.) Rabenh. — У(24), Т(3), на высотах от 1030 до 1280 м, на почве в старых малонарушенных тундрах различных типов, единично в кедровых стланиках и в лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б).

Lopadium coralloideum (Nyl.) Lyngé — У: 55°57'39" с.ш., 160°16'34" в.д., 1290 м, на почве в кустарничково-лишайниковой каменистой тундре, 16.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

L. pezizoideum (Ach.) Körb. — Т: 55°37'54" с.ш., 160°12'39" в.д., 564 м, на тefре и растительных остатках на зарастающих отложениях шлака, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth — У: правый борт долины р. Левая Козыревка, 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на почве в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Melanelia commixta (Nyl.) Thell — У(9), Т(25), на высотах от 520 до 1610 м, на лавах, единично на тefре и древесине *Pinus pumila*, в тундрах различных типов и на зарастающих лавовых потоках, реже в стланиках и редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б).

M. disjuncta (Erichsen) Essl. — У(3), Т(4), на высотах от 590 до 1290 м, на лавах в тундрах и петрофитных группировках, а также в тополевых редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

M. hepaticum (Ach.) Thell — У(3), Т(27), на высотах от 380 до 1570 м, на лавах, единично на тefре, в тундрах различных типов, на лавовых потоках и в редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

M. panniformis (Nyl.) Essl. — У(1), Т(8), на высотах от 517 до 1345 м, на лавах, редко на почве поверх лав, на лавовых потоках, в тундрах различных типов и в редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б).

M. sorediata (Ach.) Goward et Ahti — У: 55°57'51" с.ш., 160°14'28" в.д., 1081 м, на камнях на открытом участке вершины возвышенности, в тундровом поясе, 14.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

M. stygia (L.) Essl. — У(7), Т(18), на высотах от 380 до 1320 м, на камнях и лавах в тундрах различных типов, в сообществах на зарастающих лавовых потоках и в редколесьях (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

Melanohalea olivacea (L.) O. Blanco et al. [*Melanelia olivacea* (L.) Essl.] — У(7), Т(28), на высотах от 340 до 1030 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Lonicera caerulea*, *Populus suaveolens*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *S. pulchra*, *S. udensis*, *Spiraea beauverdiana*, *S. media* и на древесине, в лиственничниках, лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях и в ивовых зарослях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

M. septentrionalis (Lyngé) O. Blanco et al. [*Melanelia septentrionalis* (Lyngé) Essl.] — У(3), Т(11), на высотах от 340 до 720 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Salix bebbiana*, *Sorbus sibirica*, *Spiraea beauverdiana*, на древесине *Larix cajanderi* и *Rosa acicularis*, в лиственничниках, лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

Micarea denigrata (Fr.) Hedl. — У: 55°56'21" с.ш., 160°15'57" в.д., 1025 м, на древесине *Salix sphenophylla* и *Vaccinium uliginosum* в каменистой кустарничковой тундре, 19.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

M. erratica (Körb.) Hertel, Rambold et Pietschm. — Т: лавы горы Высокая, 55°39'59" с.ш., 160°11'56" в.д., 678 м н. у. м., на лаве в разнотравно-злаковой группировке на лавах, 31.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

M. misella (Nyl.) Hedl. — Т(4), на высотах от 660 до 700 м н. у. м., на древесине *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*, в тополевых редколесьях и мертвых лиственничниках (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

! **M. prasina** Fr. s. l. — Т: берег ручья Опасный, 55°46'18" с.ш., 160°14'56" в.д., 1060 м, на древесине *Pinus pumila* в зарослях кедрового стланика, 21.08.2006, ДГ и ИС.

Miriquidica deusta (Stenham.) Hertel et Rambold — Т: 55°37'55" с.ш., 160°12'48" в.д., 570 м, на лаве в тополевом редколесье, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

M. garovaglii (Schaer.) Hertel et Rambold — Т: у основания горы Клешня, 55°44'12" с.ш., 160°10'15" в.д., 590 м, на лаве в тополево-лиственничном редколесье, 26.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Multiclavula vernalis (Schwein.) R. H. Petersen — Т: 55°45'19" с.ш., 160°15'10" в.д., 1100 м, на почве в старой кустарничково-разнотравной тундре на лавовом потоке, 14.08.2008, ДГ и ИС; 55°43'58" с.ш., 160°17'06" в.д., 1185 м, на почве в

лишайниково-моховом сообществе на лавовом потоке, 11.08.2008, ИС (Нешатаева и др., 2009б).

Mycobilimbia carneoalbida (Müll. Arg.) Printzen — У(2), Т(2), на высотах от 560 до 1279 м, на мхах, единично на лаве, в осоково-лишайниково-моховой и травяно-кустарничково-моховой тундрах, в тополельнике и на зарастающем шлаковом поле (Нешатаева и др., 2006б, 2007а).

M. epixanthoides (Nyl.) Vitik. et al. ex Hafellner et Türk — У: 55°57'35" с.ш., 160°15'44"Е" в.д., 1170 м, на почве в кустарничково-моховой тундре, 22.08.2004, ДГ и ЕК; Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на мхах в тополевом редколесье, 10.08.2006, ДГ и ИС; подножие горы Бубочка (Владимира), 55°43'22" с.ш., 160°01'52"Е" в.д., 645 м, на коре *Lonicera caerulea* в кустарниковом каменноберезняке, 21.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2007, 2009).

M. hypnorum (Lib.) Kalb et Hafellner — Т(9), на высотах от 1150 до 1566 м, на растительных остатках в горных тундрах различных типов (Нешатаева и др., 2009).

! **M. pilularis** (Körb.) Hafellner et Türk — Т: 55°40'52" с.ш., 160°22'53"Е" в.д., 723 м, на коре *Salix caprea* в лиственничнике бруснично-зеленомошном на моренном останце, 10.08.2008, ДГ и ИС.

Mycoblastus affinis (Schaer.) T. Schauer — Т: 55°44'08" с.ш., 160°10'37" в.д., 600 м, на коре старой *Larix cajanderi* в лиственничном редколесье с голубикой, 10.08.2006, ДГ; 55°36'45,5" с.ш., 160°17'07" в.д., 566 м, на коре *L. cajanderi* в лиственничном редколесье, 08.08.2006, ДГ и ИС; 55°37'24" с.ш., 160°17'01" в.д., 655 м, на древесине *Salix bebbiana* в лиственничнике редкотравно-кустарниковом, 23.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

M. alpinus (Fr.) Th. Fr. ex Hellb. — Т(4), на высотах от 580 до 910 м, на коре *Larix cajanderi*, единично на коре *Betula ermanii*, в лиственничниках (в том числе мертвых) и лиственничных редколесьях, в каменноберезовом лесу с ольховым стлаником (Н) (Нешатаева и др., 2008б).

M. sanguinarius (L.) Norman — Т(6), на высотах от 340 до 1360 м, на коре и древесине *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*, в лиственничниках (в том числе мертвых) и лиственничных редколесьях, в каменноберезовом лесу с ольховым стлаником, единично на растительных остатках в каменистой кустарничковой тундре (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б).

+ **Mycocalicium subtile** (Pers.) Szatala — Т: 55°38'17" с.ш., 160°14'20" в.д., 660 м, на древесине *Betula ermanii* в мертвом лиственничнике, 07.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Naetrocymbe punctiformis (Pers.) R. C. Harris — У: 55°57'46" с.ш., 160°14'36" в.д., 1023 м, на коре *Betula exilis* и *Salix pulchra* в кустарничково-моховой тундре, 20.04.2004, ДГ и ЕК; 55°57'48" с.ш., 160°14'36" в.д., 1026 м, на коре *Betula exilis* в голубично-моховой тундре, 20.04.2004, ДГ и ЕК; Т: 55°38'36" с.ш., 160°10'58" в.д., 500 м, на коре *Spiraea beauverdiana* в лиственничном редколесье, 24.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

N. rhypona (Ach.) R. C. Harris — Т: южнее конусов Северного прорыва, 55°38'07" с.ш., 160°14'10" в.д., 613 м, на коре *Alnus fruticosa* в лиственничном редколесье с ольховым стлаником, 07.08.2006, ДГ и ИС (Н); в окрестностях горы Высокая, 55°37'45,5" с.ш., 160°12'40" в.д., 563 м, на коре *Alnus fruticosa* в лиственничном редколесье с ольховым и кедровым стлаником, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Nephroma expallidum (Nyl.) Nyl. — У(4), на высотах от 1000 до 1200 м, на почве в старых лишайниковых и кустарничковых тундрах (Нешатаева и др., 2005а, 2006б).

N. parile (Ach.) Ach. — У: 55°57'41" с.ш., 160°14'14" в.д., 990 м, на коре кустарничковых ив в ивняке вейниковом, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

Ochrolechia frigida (Sw.) Lyngby [incl. *O. inaequatula* (Nyl.) Zahlbr., *O. gonatodes* (Ach.) Räsänen, см. Kukwa, 2011] — У(20), Т(49), на высотах от 380 до 1610 м, на почве, растительных остатках и древесине кустарничков и кустарников, единично на коре *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Salix tschuktschorum*, на мхах и каменистых субстратах, в различных типах сообществ, преимущественно в поясе тундр (UGDA) (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2007, 2009).

O. grimmiae Lyngby — Т(7), на высотах от 1158 до 1363 м, на растительных остатках и почве в различных типах тундр (UGDA) (Нешатаева и др., 2009б).

! **O. mahuensis** Räsänen [*O. androgyna* (Hoffm.) Arnold s.l.] — Т: 55°46'05" с.ш., 160°13'14" в.д., 908 м, на коре *Betula ermanii* в каменноберезовом лесу с ольховым стлаником, 16.08.2006, ДГ и ИС, опред. М. Куква и ИС. Таллом содержит гирофоровую и леканоровую кислоты (UGDA). Вид ранее приведен для исследуемой территории как *O. androgyna* (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009). Вероятно, вид широко распространен на Камчатке; материал требует дальнейшего изучения.

O. upsaliensis (L.) A. Massal. — У: правый берег р. Левая Козыревка, 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на мхах и почве в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Ophioparma ventosa (L.) Norman — У(12), Т(16), на высотах от 520 до 1450 м, на кусках лавы и камнях в горных тундрах различных типов, на зарастающих лавах и в редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008, 2008а, б, 2009б). (Цв. вкл., рис. 9).

Pachyphiale carneola (Ach.) Arnold — Т: южнее конусов Северного прорыва, 55°38'28" с.ш., 160°14'35" в.д., 669 м, на плодовом теле трутового гриба на *Betula ermanii* в разреженных зарослях ольхового стланика, 07.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Parmelia omphalodes (L.) Ach. ssp. **omphalodes** — У(3), Т(22), на высотах от 520 до 1360 м, на почве и тефре, дерновинках мхов и растительных остатках, на лавах, обычен в тундрах различных типов и растительных сообществах на ла-

вовых потоках, встречается в стланиках и редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

! **P. omphalodes** (L.) Ach. ssp. **pinnatifida** (Kurok.) Skult — Т: 55°45'53" с.ш., 160°16'40" в.д., 1277 м, на почве в разнотравно-кустарничковой тундре с голубикой и ивками, 21.08.2006, ДГ и ИС.

P. saxatilis (L.) Ach. — У: 55°57'39" с.ш., 160°15'28" в.д., 1131 м, на камне в кустарничково-лишайниковой тундре, 22.08.2004, ДГ и ЕК; 55°59'57" с.ш., 160°18'06" в.д., 1260 м, на камне в кустарничково-лишайниковой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК; 55°57'51" с.ш., 160°14'28" в.д., 1081 м, на камне в кустарничково-лишайниковой тундре, 14.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

P. skultii Hale — У(6), Т(13), на высотах от 950 до 1610 м, на почве, тefре, мхах, растительных остатках и лавах, единично на коре *Salix sphenophylla*, в горных тундрах различных типов и на зарастающих лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. squarrosa Hale — У(2), Т(10), на высотах от 560 до 680 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Ribes triste*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *Spiraea beauverdiana*, на древесине *Larix cajanderi*, в лесном поясе в лиственничниках, также в лиственничных и тополевых редколесьях, единично в сообществе ольхового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

P. sulcata Taylor — У(6), Т(27), на высотах от 340 до 1610 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Sorbus sibirica*, видов родов *Ribes*, *Salix*, *Spiraea*, на древесине, в редколесьях, лиственничниках, единично в ольховом стланике и на почве в тундре (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Parmeliella triptophylla (Ach.) Müll. Arg. — У: 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на почве в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl. — У(17), Т(51), на высотах от 340 до 1610 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Potentilla fruticosa*, *Rhododendron aureum*, *Ribes triste*, *Salix* spp., *Spiraea media*, *Vaccinium uliginosum*, на древесине, в различных лесных и стланиковых сообществах, редко в поясе горных тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

P. hyperopta (Ach.) Arnold — У(19), Т(53), на высотах от 340 до 1185 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *B. exilis*, *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Potentilla fruticosa*, *Rhododendron aureum*, *Rosa acicularis*, *Vaccinium uliginosum*, видов родов *Ribes*, *Salix*, *Spiraea*, на древесине, в разнообразных лесных и стланиковых сообществах, редко в поясе тундр (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

Peltigera apthosa (L.) Willd. — У(33), Т(5), на высотах от 1000 до 1550 м, на почве в тундровых, стланиковых, лесных сообществах различных типов и в редколесьях (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б).

P. canina (L.) Willd. — У(14), Т(17), на высотах от 540 до 1170 м, на почве в различных типах сообществ разных высотных поясов (Нешатаева и др., 2006б).

P. collina (Ach.) Schrad. — У(1), Т(3), на высотах от 680 до 1260 м, на коре *Populus suaveolens*, *Salix tschuktschorum* и на почве, в ивняке вейниковом, на зарастающем ивой лавовом потоке, в тополевом редколесье и в лиственничнике разнотравно-злаковом (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. didactyla (With.) J. R. Laundon — У(39), Т(95), на высотах от 330 до 1610 м, на почве и тефре, редко на коре *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Salix bebbiana*, *S. tschuktschorum*, на древесине, мхах и растительных остатках, в тундровых, лесных, стланиковых сообществах и в редколесьях различных типов, на зарастающих лавовых потоках; предпочитает нарушенные местообитания (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. elisabethae Gyeln. — У: 55°57'50" с.ш., 160°14'32" в.д., 1053 м, на почве в лишайниково-кустарничковой тундре, 19.08.2004, ДГ и ЕК; 55°57'48" с.ш., 160°14'36" в.д., 1026 м, на почве в голубично-моховой тундре, 20.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б);

P. extenuata (Vain.) Lojka — У(22), Т(69), на высотах от 340 до 1345 м, на почве, тефре и дерновинках мхов, единично на коре *Spiraea beauverdiana*, часто совместно с *P. didactyla*, в тех же местообитаниях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

^{ккк} **P. lepidophora** (Vain.) Bitter — У(7), Т(14), на высотах от 945 до 1230 м, на почве и тефре в нарушенных и старых тундрах различных типов, а также редколесьях и стланиковых сообществах, сформированных на лавах и шлаковых полях (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а).

P. leucoplebia (Nyl.) Gyeln. — У(40), Т(54), на высотах от 330 до 1610 м, на почве и напочвенных мхах, единично на древесине *Larix cajanderi* и *Salix pulchra*, в лиственничниках (в том числе мертвых), в различных типах редколесий, стлаников и тундр, а также на зарастающих лавовых потоках (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

P. malacea (Ach.) Funck — У(24), Т(1), на высотах от 1000 до 1550 м, на почве в тундрах различных типов и в лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2005а, 2006б).

! P. membranacea (Ach.) Nyl. — Т: поле Звезды, 55°37'10" с.ш., 160°12'16" в.д., 460 м, на почве в лиственничнике кедровостланиковом, 02.09.2007, Кораблёв А.П.

! P. neckeri Hepp ex Müll. Arg. — Т: 55°45'23" с.ш., 160°15'21" в.д., 1121 м, на почве в кустарничковой тундре, 20.08.2006, ДГ и ИС.

P. neopolydactyla (Gyelnik) Gyelnik — У(4), Т(11), на высотах от 580 до 1000 м, на почве в лиственничниках и лиственничных редколесьях, единично в кустарничковой тундре (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б).

P. polydactylon (Neck.) Hoffm. — У(16), Т(12), на высотах от 680 до 1280 м, на почве и на напочвенных мхах, в тундрах и редколесьях различных типов и на зарастающих лавах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б).

P. rufescens (Weiss) Humb. — У(28), Т(49), на высотах от 330 до 1550 м, на почве и тefре, единично на древесине кустарничковых ив и на мхах в различных типах сообществ разных высотных поясов (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. scabrosa Th. Fr. — У(23), Т(2), на высотах от 1000 до 1610 м, на почве в тундрах различных типов (Нешатаева и др., 2005а, 2006б).

P. venosa (L.) Hoffm. — У(1), Т(4), на высотах от 680 до 1100 м, на почве в тундрах различных типов, преимущественно в довольно влажных местообитаниях, единично отмечен в тополевом редколесье (Нешатаева и др., 2006б, 2007а).

Pertusaria bryontha (Ach.) Nyl. — У(7), Т(15), на высотах от 950 до 1610 м, на почве, тefре, мхах и растительных остатках, единично на коре *Salix sphenophylla* и на лаве, преимущественно в различных типах тундр, единожды в сообществе кедрового стланика (Нешатаева и др., 2006б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. carneopallida (Nyl.) Anzi — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'55" с.ш., 160°17'18" в.д., 1429 м, на коре *Salix sphenophylla* в каменистой кустарничково-моховой тундре на склоне, 11.08.2006, ДГ и ИС (Гимельбрант и др., 2009).

P. coriacea (Th. Fr.) Th. Fr. — У(2), Т(3), на высотах от 520 до 1290 м, на растительных остатках, почве, тefре и древесине кустарничковых ив, в тундрах различных типов, единично в тополевом редколесье (Нешатаева и др., 2006б, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. cribellata Branth — У: кратер бокового конуса, 55°59'22" с.ш., 160°17'48" в.д., 1305 м, на лавах в ивково-дриадовой тундре, 23.08.2005, ДГ и ЕК; Т: кратер бокового конуса Кругленькая, 55°43' с.ш., 160°22' в.д., 1230 м, на лаве в поясе тундр, 06.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б).

P. dactylina (Ach.) Nyl. — Т(5), на высотах от 1155 до 1210 м, на почве, тefре, мхах и лаве, в различных типах тундр (Н) (Нешатаева и др., 2007а, 2009б).

P. glomerata (Ach.) Schaer. — У: 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на почве в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК; Т: 55°45'19" с.ш., 160°15'48" в.д., 1100 м, на растительных остатках в старой кустарничково-разнотравной тундре на древнем лавовом потоке, 08.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б).

! **P. multipuncta** (Turner) Nyl. — Т: 55°46'15" с.ш., 160°14'38" в.д., 1032 м, на коре *Pinus pumila* в зарослях кедрового стланика, 21.08.2006, ДГ и ИС.

! **P. octomela** (Norman) Erichsen — Т: 55°45'19" с.ш., 160°15'10" в.д., 1100 м, на растительных остатках в старой кустарничково-разнотравной тундре на древнем лавовом потоке, 08.08.2008, ДГ и ИС.

P. oculata (Dicks.) Th. Fr. — У(1), Т(4), на высотах от 1135 до 1205 м, на лавах и растительных остатках в различных типах тундр (Нешатаева и др., 2007а, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. panyrge (Ach.) A. Massal. — У(8), Т(15), на высотах от 520 до 1360 м, на почве, растительных остатках, редко на тefре, лавах, дерновинках мхов и мертвых веточках кустарничков, преимущественно в различных типах тундр, также отмечен в редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

+ **Phaeocalicium compressulum** (Szatala) A. F. W. Schmidt — Т(6), на высотах от 556 до 780 м, на коре *Alnus fruticosa* в лиственничных редколесьях и лиственничниках с ольховым стлаником (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

+ **P. interruptum** (Nyl.) Tibell. — У: 55°57'31" с.ш., 160°12'58" в.д., 680 м, на коре *Salix pulchra* в лиственничнике голубичном с кедровым стлаником, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Гимельбрант и др., 2009).

+ **P. tremulicola** (Norrl. ex Nyl.) Tibell — Т: 55°43'54" с.ш., 160°11'27" в.д., 680 м, на коре *Populus suaveolens* в тополевом редколесье с ольховым стлаником, 10.08.2006, ДГ и ИС; поле Веснушки, 55°44'30" с.ш., 160°12'37" в.д., 780 м, на коре *Populus suaveolens* в старом лиственничнике кустарничково-моховом, 25.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg — У: 55°57'50" с.ш., 160°14'32" в.д., 1053 м, на почве в кустарничково-разнотравной тундре на склоне возвышенности, 19.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

P. kairamoi (Vain.) Moberg — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на коре *Alnus fruticosa* и *Populus suaveolens* в тополевом редколесье, 10.08.2006, ДГ и ИС; 55°43'54" с.ш., 160°11'27" в.д., 680 м, на коре *Populus suaveolens* в тополевом редколесье с ольховым стлаником, 10.08.2006, ДГ и ИС; 55°43'58" с.ш., 160°11'58" в.д., 720 м, на коре *Salix bebbiana* в тополельнике с ольховым стлаником, 25.08.2007, ДГ (Нешатаева и др., 2007а; Гимельбрант и др., 2009).

Physcia aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. v. **aipolia** — Т(4), на высотах от 343 до 1158 м, на коре *Populus suaveolens*, *Salix bebbiana*, *S. tschuktschorum* и на плодовых телах трутовых грибов в различных типах сообществ разных высотных поясов (Н) (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

P. caesia (Hoffm.) Fűrnr. — У(2), Т(2), на высотах от 564 до 1320 м, на лавах и отдельных камнях в различных типах сообществ в лесном, стланиковом и тундровом поясах (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б).

P. dubia (Hoffm.) Lettau — У(5), Т(9), на высотах от 343 до 1130 м, на каменистых субстратах, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Populus suaveolens*, кустарничковых ив, на древесине *Larix cajanderi*, на плодовых телах трутовых грибов в различных типах сообществ разных высотных поясов (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

Physconia grumosa Kashiw. et Poelt — Т: у подножия горы Владимира, 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на коре *Salix bebbiana* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

P. muscigena (Ach.) Poelt — У: 55°57'50" с.ш., 160°14'32" в.д., 1053 м, на почве в кустарничково-разнотравной тундре на склоне возвышенности, 19.08.2004, ДГ и ЕК; Т: берег ручья Опасный, 55°46'15" с.ш., 160°14'38" в.д., 1032 м, на мхах на камне в кедровом стланике, 21.08.2006, ДГ и ИС; 55°43'23" с.ш., 160°22'32" в.д., 1153 м, на почве в тундре, 05.08.2008, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Placidium lachneum (Ach.) de Lesd. var. **lachneum** — У: 55°59'52" с.ш., 160°17'55" в.д., 1226 м, на почве в дриадовой тундре, 20.08.2005, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

! **Placopsis cribellans** (Nyl.) Räsänen — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'19" с.ш., 160°15'41" в.д., 1135 м, борт потока, на лавах, 13.08.2008, ДГ и ИС.

P. gelida (L.) Nyl. — Т(5), на высотах от 1135 до 1230 м, на лавах молодых потоков в поясе тундр (Нешатаева и др., 2009б).

P. lambii Hertel et V. Wirth — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'19" с.ш., 160°15'41" в.д., 1135 м, на лавах борта потока, 13.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2009б).

Placynthiella dasaea (Stirt.) Tønsberg — Т(10), на высотах от 343 до 698 м, на древесине, коре *Larix cajanderi*, растительных остатках, единично на плодовых телах трутовых грибов в различных лесных сообществах (Нешатаева и др., 2008б).

P. icmalea (Ach.) Coppins et P. James — У(5), Т(17), на высотах от 343 до 1290 м, на почве и древесине, реже растительных остатках и коре *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Pinus pumila* в различных сообществах лесного, стланикового и тундрового поясов (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

P. uliginosa (Schrad.) Coppins et P. James — Т(13), на высотах от 380 до 1196 м, на почве, тefре и древесине хвойных пород в разнообразных сообществах разных высотных поясов (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

Pleopsidium chlorophanum (Wahlenb.) Zopf — У: 55°57'51" с.ш., 160°14'28" в.д., 1081 м, на отдельных крупных камнях в каменной тундре, 14.08.2004, ДГ и ЕК; 55°57'39" с.ш., 160°16'34" в.д., 1290 м, на крупном камне в кустарничково-лишайниковой тундре, 16.08.2004, ДГ и ЕК; Т: кратер конуса Кругленькая, 55°43' с.ш., 160°22' в.д., 1230 м, на крупных камнях в кратере вулкана (Нешатаева и др., 2006б).

Porpidia flavocaerulescens (Hornem.) Hertel et A. J. Schwab — Т(5), на высотах от 386 до 590 м, на лавах на старых лавовых потоках и на отдельных камнях в различных сообществах лесного пояса (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

P. macrocarpa (DC.) Hertel et A. J. Schwab — У(7), Т(13), на высотах от 517 до 1610 м, на лавах и отдельных камнях в различных типах сообществ всех обследованных высотных уровней (Нешатаева и др., 2006б, 2008а,б, 2009б).

! **P. tuberculosa** (Sm.) Hertel et Knoph — Т: лавы потока 1941 г., 55°46'22" с.ш., 160°15'40" в.д., на высоте 1151 м, на лавах, 13.08.2008, ДГ и ИС; там же, 55°46'17" с.ш., 160°16'03" в.д., 1190 м, на лавах, 14.08.2008, ДГ и ИС (Н).

* **Pronectria erythrinella** (Nyl.) Lowen — Т: 55°44'16" с.ш., 160°09'58" в.д., 582 м, на таллеме *Peltigera extenuata* на почве в лишайничнике, 26.08.2007, А.П. Кораблёв (Zhurbenko et al., 2012).

Protomicarea limosa Ach. [*Lecidea limosa* Ach.] — У(7), на высотах от 1025 до 1610 м, на почве и мхах в различных типах тундр, единично в болоте осоково-гипновом (Н) (Нешатаева и др., 2006б).

Protopannaria pezizoides (Weber) P. M. Jørg. et S. Ekman — У(8), Т(19), на высотах от 564 до 1610 м, преимущественно на почве и тefре, единично на расти-

тельных остатках в различных типах тундр, на зарастающем шлаковом поле и в кедровом стланике (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2009б).

Protoparmelia badia (Hoffm.) Hafellner — У(8), Т(26), на высотах от 517 до 1566 м, преимущественно на лавах, реже на отдельных камнях в различных типах тундр и на зарастающих лавовых потоках, в тополево-лиственничных редколесьях, единично в тополельнике (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

Protothelenella sphinctrinoidella (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt — У(3), Т(4), на высотах от 1135 до 1610 м, на почве, тefре и мхах в различных типах тундр, единично на зарастающем лавовом потоке, в кустарничково-моховом болоте и в молодом тополельнике с кедровым стлаником и ивами (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б).

Pseudephebe minuscula (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw. — У(9), Т(32), на высотах от 517 до 1648 м, преимущественно на лавах и отдельных камнях, единично на почве в различных типах тундр и на зарастающих лавовых потоках, реже в тополево-лиственничных редколесьях, единично в тополевом редколесье, тополельнике и разреженном кедровом стланике (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

P. pubescens (L.) M. Choisy — У(14), Т(53), на высотах от 374 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях, единично на древесине *Salix sphenophylla* и на почве, в различных типах тундр и на зарастающих лавовых потоках, редко в тополево-лиственничных редколесьях, единично в молодом тополельнике, старом лиственничнике и в разреженном кедровом стланике (Нешатаева и др., 2006б, 2007а,б, 2008а,б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Psilolechia leprosa Coppins et Purvis — Т(18), на высотах от 330 до 1648 м; поселяется на молодых лавах, редко на тefре в очень специфических микроместообитаниях — на нижних поверхностях лавовых глыб в сырых затененных полостях и провалах, на молодых лавовых потоках в различных высотных поясах (Н) (Нешатаева и др., 2008б, 2009б).

P. lucida (Ach.) M. Choisy — Т: 55°46'25" с.ш., 160°18'33" в.д., 564 м, на лавах на зарастающем шлаковом поле, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

Psoroma hypnorum (Vahl.) Gray var. **hypnorum** — У(29), Т(13), на высотах от 973 до 1610 м, преимущественно на почве, на коре *Larix cajanderi*, на коре и древесине *Salix sphenophylla*, на растительных остатках в различных типах тундр и на зарастающих лавовых потоках, редко на нивальных луговинах тундрового пояса и в кедровых стланиках, единично в кустарничково-моховом болоте и в лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Pycnora leucococca (R. Sant.) R. Sant. — У(10), Т(28), на высотах от 343 до 1165 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Juniperus sibirica*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *Salix bebbiana*, *S. pulchra*, *Spiraea beauverdiana*, *S. media*, *Vaccinium uliginosum*, а также на древесине в лиственничниках (в том числе мертвых), в тополевых, листвен-

ничных и тополево-лиственничных редколесьях, в кедровых стланиках, реже в различных типах тундр, единично на зарастающем шлаковом поле, в ивняке разнотравном и в ольховнике вейниковом (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

Ramalina roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue — Т(10), на высотах от 343 до 1610 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Betula ermanii*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *S. sphenophylla*, *S. tschuktschorum*, *Spiraea beauverdiana* и на древесине кустарничковых ив в лиственничниках, реже в различных типах тундр, единично в мертвом лиственничнике и тополевом редколесье (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Ramboldia cinnabarina (Sommerf.) Kalb, Lumbsch et Elix [*Pyrrhospora cinnabarina* (Sommerf.) M. Choisy] — У(1), Т(4), на высотах от 1032 до 1061 м, на коре *Pinus pumila*, *Salix pulchra* и *Vaccinium uliginosum* в кедровых стланиках, единично в лиственничнике голубично-вейниково-моховом и в лиственничном редколесье (Нешатаева и др., 2006б; Гимельбрант и др., 2009).

! **Rhizocarpon badioatrum** (Flörke ex Spreng.) Th. Fr. — Т: 55°46'55" с.ш., 160°17'18" в.д., 1429 м, на лавах в мохово-кустарничковой тундре, 11.08.2006, ДГ и ИС.

R. copelandii (Körb.) Th. Fr. — Т(14), на высотах от 517 до 1447 м, на лавах и отдельных камнях преимущественно в различных типах тундр, реже в тополево-лиственничных редколесьях (Н) (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

R. disporum (Nägeli ex Hepp.) Müll. Arg. — Т: 55°37'54" с.ш., 160°12'39" в.д., 564 м, на лавах на зарастающем шлаковом поле, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

R. geographicum (L.) DC. s. l. — Т(8), на высотах от 386 до 1064 м, на лавах и отдельных камнях преимущественно в мохово-лишайниковых пионерных сообществах на лавовых потоках, единично в тополевых и тополево-лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

R. grande (Flörke) Arnold — Т: лавовый поток Северного прорыва, 55°42'0,6" с.ш., 160°10'46" в.д., 555 м, на лавах в мохово-лишайниковом сообществе, 28.08.2007, ДГ и ИС; лавовый поток Северного прорыва, 55°41'21" с.ш., 160°14'26" в.д., 844 м, на лавах в мохово-лишайниковом сообществе, 01.09.2007, ДГ и ИС; лавовый поток 1941 г., 55°46'15" с.ш., 160°16'07" в.д., 1193 м, на лавах в зоне тундр, 14.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

R. hochstetteri (Körb.) Vain. — Т: 55°37'55" с.ш., 160°12'48" в.д., 570 м, на лавах в тополельнике, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

R. inarense (Vain.) Vain. — Т(4), на высотах от 517 до 590 м, на лавах и отдельных камнях в тополево-лиственничных редколесьях, единично в тополевом редколесье и молодом тополельнике (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

R. intersitum Arnold — Т: 55°44'14" с.ш., 160°10'28" в.д., 588 м, на лавах в молодом тополельнике на пересыпанном тефрой лавовом поле, 11.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

R. lavatum (Fr.) Hazsl. — Т: лавовый поток Южного прорыва, 55°36'20" с.ш., 160°11'22" в.д., 387 м, на лавах в мохово-лишайниковом сообществе, 06.08.2006, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2008б).

R. leptolepis Anzi — Т(11), на высотах от 564 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях, единично на частичках шлака, в различных типах тундр, на зарастающем шлаковом поле, в разреженной травянистой ассоциации на лавах, а также в тополево-лиственничных и в тополевом редколесьях (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

! **R. macrosporum** Räsänen — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'19" с.ш., 160°15'41" в.д., 1135 м, на лавах на борту лавового потока, 13.08.2008, ДГ и ИС; там же, 55°46'51" с.ш., 160°18'56" в.д., 1648 м, на лавах в мохово-лишайниковом пионерном сообществе, 16.08.2008, ДГ и ИС.

! **R. obscuratum** (Ach.) A. Massal. — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'51" с.ш., 160°18'56" в.д., 1648 м, на лавах в мохово-лишайниковом пионерном сообществе в поясе тундр, 16.08.2008, ДГ и ИС.

! **R. polycarpum** (Hepp) Th. Fr. — Т: лавовый поток 1941 г., 55°46'17" с.ш., 160°16'03" в.д., 1190 м, на лавах в мохово-лишайниковом пионерном сообществе в поясе тундр, 14.08.2008, ДГ и ИС.

R. rittokense (Hellb.) Th. Fr. — У(2), Т(29), на высотах от 380 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях в различных типах тундр и на зарастающих лавовых потоках, реже в лиственничных, тополевых и тополево-лиственничных редколесьях, единично в тополевниках и старом лиственничнике (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

Rhizoplaca chrysoleuca (Sm.) Zopf — Т: лавовый поток конуса Алайд, 55°42'50" с.ш., 160°14'29" в.д., 970 м, на лаве на зарастающем потоке, пересыпанном тефрой, 22.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б).

R. melanophthalma (DC.) Leuckert et Poelt — Т(4), на высотах от 380 до 590 м, на лавах и отдельных крупных камнях в тополево-лиственничных и тополевых редколесьях (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б).

Rinodina conradii Körb. — У(3), Т(1), на высотах от 990 до 1281 м, на коре *Potentilla fruticosa*, *Salix pulchra* и кустарничковых ив в кустарничковых тундрах, на разнотравной луговине и в ивняке (Гимельбрант и др., 2009).

R. degeliana Coppins — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на коре старого *Populus suaveolens* в тополевом редколесье, 10.08.2006, ДГ и ИС; 55°40'25" с.ш., 160°22'53" в.д., 723 м, на коре *Salix caprea* в лиственничнике бруснично-зеленомошном на моренном останце, 11.08.2008, ДГ (Нешатаева и др., 2007а).

R. septentrionalis Malme — Т(10), на высотах от 343 до 1429 м, на коре различных видов рода *Salix*, единично на коре *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens* и на плодовых телах трутовых грибов в различных типах сообществ (Нешатаева и др., 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

R. turfacea (Wahlenb.) Körb. var. **cinereovirens** (Vain.) H. Mayrhofer — У(4), Т(17), на высотах от 343 до 1290 м, на коре *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi*, *Lonicera caerulea*, *Populus suaveolens*, *Rosa acicularis*, различных видов рода *Salix*,

Spiraea beauverdiana, *S. media*, на различной древесине (особенно *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*) в различных типах сообществ (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

R. turfacea (Wahlenb.) Körb. var. **ecrustacea** (Vain.) H. Olivier — У(6), Т(10), на высотах от 343 до 1610 м, на различной древесине, в том числе кустарничковых ив, а также единично на мертвых веточках *Dryas punctata* в кустарничковых тундрах, единично в мертвом лиственничнике (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

R. turfacea (Wahlenb.) Körb. var. **turfacea** — У(11), Т(18), на высотах от 956 до 1610 м, преимущественно на растительных остатках, почве и дерновинках мхов, на коре и древесине кустарничковых и кустарничковых ив, единично на веточках *Vaccinium uliginosum*, в различных типах тундр и на лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Ropalospora lugubris (Sommerf.) Poelt — Т(23), на высотах от 374 до 1610 м, на лавах и отдельных камнях на лавовых потоках и в тундрах различных типов, реже в тополевых и лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б).

Sarcosagium campestre (Fr.) Poetsch et Schied. — Т: поле Веснушки, 55°44'30" с.ш., 160°12'37" в.д., 780 м, на роге северного оленя в старом зеленомошном лиственничнике с кедровым стлаником, 25.08.2007, ДГ и ИС; лавовый поток 1941 г., 55°46'18" с.ш., 160°16'03" в.д., 1190 м, на тефре на борту лавового потока, 14.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б, 2009б).

+ **Sarea resinae** (Fr.: Fr.) Kuntze — Т(4), на высотах от 343 до 1061 м, на смоле на коре *Larix cajanderi* в мертвых лиственничниках и *Pinus pumila* в кедровостланиках (Нешатаева и др., 2008б).

Scoliosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda — У(1), Т(3), на высотах от 343 до 1230 м, на коре *Betula ermanii* и *Salix bebbiana*, на древесине *Larix cajanderi* и кустарничковых ив в лишайниковой и кустарничковой тундрах, в мертвом лиственничнике и каменноберезняке кустарничковом (Нешатаева и др., 2006б, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

S. umbrinum (Ach.) Arnold — Т: 55°44'12" с.ш., 160°10'15" в.д., 590 м, на лавах в тополево-лиственничном редколесье, 26.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Solorina bispора Nyl. — У(1), Т(3), на высотах от 1100 до 1609 м, на почве в старых дриадовых и кустарничковых тундрах (Нешатаева и др., 2006б, 2009б).

S. crocea (L.) Ach. — У(7), Т(5), на высотах от 1117 до 1610 м, на почве и тефре на нарушенных участках растительности в различных типах тундр и на зарстающих лавовых потоках (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б).

S. spongiosa (Ach.) Anzi — Т: 55°44'46" с.ш., 160°16'54" в.д., 1230 м, на почве в лишайниковой тундре, 17.08.2006, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2009б).

Sphaerophorus fragilis (L.) Pers. — У(4), Т(14), на высотах от 564 до 1566 м, на лавах и отдельных камнях, а также на почве и тефре в различных типах тундр

и на лавовых потоках преимущественно в тундровом поясе (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б).

S. globosus (Huds.) Vain. — У(15), Т(19), на высотах от 956 до 1566 м, на почве и тefре, единично на лавах в различных типах тундр и на лавовых потоках в тундровом поясе (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2009б).

! **Steinia geophana** (Nyl.) Stein — Т: 55°45'19" с.ш., 160°15'10" в.д., 1100 м, на растительных остатках в кустарничково-разнотравной тундре на старом лавовом потоке, 14.08.2008, ДГ и ИС.

Stereocaulon alpinum Laurer — У(44), Т(66), на высотах от 343 до 1550 м, на почве и тefре в широком спектре сообществ всех поясов (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008б, 2009б).

S. condensatum Hoffm. — Т(39), на высотах от 343 до 1210 м, на почве и тefре в разнообразных типах сообществ с нарушениями в напочвенном покрове (Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009б).

S. glareosum (Savicz) H. Magn. — У(5), Т(76), на высотах от 343 до 1648 м, на почве и тefре, единично на лавах в широком спектре сообществ с нарушениями в напочвенном покрове (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б).

S. grande (H. Magn.) H. Magn. — У: 55°56'48" с.ш., 160°19'13" в.д., 1410 м, на почве в кустарничково-лишайниковой тундре, 17.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

S. paschale (L.) Hoffm. — У(7), Т(38), на высотах от 343 до 1610 м, на почве и тefре, единично на лаве в широком спектре биотопов различных поясов (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2008б, 2009б).

ккк, ккрф **S. saviczii** DR. — У(3), Т(27), на высотах от 420 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях, иногда на почве и тefре, на лавовых потоках, в тундрах различных типов, реже в лиственничных и других редколесьях, единично в старом лиственничнике и в кедровом стланике (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б).

S. subcoralloides (Nyl.) Nyl. — Т: 55°43'59" с.ш., 160°11'33" в.д., 683 м, на почве в тополевом редколесье, 10.08.2006, ДГ и ИС; 55°38'57" с.ш., 160°13'31" в.д., 698 м, на почве в мертвом лиственничнике с ивой, 01.09.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а, 2008б).

S. symphycheilum I. M. Lamb — У(5), Т(68), на высотах от 343 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях, на почве и тefре, единично на коре кустарничковой ивы, обычно на лавовых потоках, на зарастаниях шлаковых полей и в тундрах различных типов, реже в лиственничных и других редколесьях, единично в лиственничнике и каменноберезовом лесу (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

S. tomentosum Fr. — Т(13), на высотах от 343 до 870 м, на почве в лиственничных редколесьях, редко лиственничниках, в том числе мертвых (Н) (Нешатаева и др., 2005а, 2008б).

S. vesuvianum Pers. — У(14), Т(90), на высотах от 330 до 1650 м; на лавах и отдельных камнях, на почве и тefре, наиболее обычен на лавовых потоках (осо-

бенно характерен для молодых лав), встречается в различных типах тундр, реже в лиственничных редколесьях и разреженных сообществах других типов (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, б, 2008а, б, 2009б). (Цв. вкл., рис. 10).

* **Stigidium** cf. **squamariae** (de Lesd.) Cl. Roux et Triebel — Т: 55°36'34" с.ш., 160°12'45" в.д., 420 м, на талломе и апотечиях *Rhizoplaca melanophthalma* на камне в лиственничнике, 20.08.2008, ИС (Zhurbenko et al., 2012).

Thamnia **vermicularis** (Sw.) Schaer. var. **subuliformis** (Ehrh.) Schaer. — У(19), Т(34), на высотах от 564 до 1610 м, на почве и тефре, реже на лавах и отдельных камнях в различных типах тундр и на лавовых потоках (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2009б). (Цв. вкл., рис. 11).

T. vermicularis (Sw.) Schaer. var. **vermicularis** — У(47), Т(25), на высотах от 946 до 1610 м, на почве и тефре, единично на камне, в различных типах тундр и на лавовых потоках (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008а, 2009б).

Thelocarpon epibolum Nyl. — Т: 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на древесине *Larix cajanderi* в ивково-рододендроновой тундре, 21.08.2007, ДГ и ИС; 55°39'13" с.ш., 160°10'46" в.д., 517 м, на растительных остатках в тополево-лиственничном редколесье, 03.09.2007, ДГ и ИС (Н) (Нешатаева и др., 2008б).

T. impressellum Nyl. — У: 55°57'28" с.ш., 160°16'58" в.д., 1279 м, на почве в осоково-лишайниково-моховой тундре, 23.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

! **Thrombium epigaeum** (Pers.) Wallr. — Т: 55°46'08" с.ш., 160°15'45" в.д., 1150 м, на почве в ивково-рододендроновой тундре, 15.08.2006, ДГ; 55°46'06" с.ш., 160°15'50" в.д., 1180 м, на почве в кустарничково-моховой тундре, 15.08.2006, ДГ; 55°45'19" с.ш., 160°15'10" в.д., 1100 м, на почве в старой кустарничково-разнотравной тундре на старом лавовом потоке, 14.08.2008, ДГ и ИС.

Trapelia obtegens (Th. Fr.) Hertel — Т: лавы Южного прорыва, 55°36'20" с.ш., 160°11'22" в.д., 387 м, на лавах на мохово-лишайниковых зарастаниях, 06.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Trapeliopsis flexuosa (Fr.) Coppins et P. James — У(2), Т(24), на высотах от 343 до 1230 м, на древесине и на коре *Larix cajanderi*, редко на почве, древесине и растительных остатках, единично на коре *Betula ermanii*, *Pinus pumila*, *Ribes* sp., *Salix bebbiana*, *Spiraea beauverdiana* в различных типах леса и в редколесьях, реже в тундровых сообществах и на зарастаниях лавовых потоков (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

T. granulosa (Hoffm.) Lumbsch — У(1), Т(61), на высотах от 343 до 1648 м, на почве и крупногранулярной тефре, иногда на лавах, редко на коре *Larix cajanderi* и древесине *Pinus pumila*, на растительных остатках, в различных типах сообществ с более или менее значительными нарушениями в напочвенном покрове (Нешатаева и др., 2005а, 2006б, 2007а, 2008а,б, 2009б).

Tremolecia atrata (Ach.) Hertel — Т: 55°46'13" с.ш., 160°16'07" в.д., 1196 м, на лавах в кустарничково-моховой тундре на старом лавовом потоке, 14.08.2008, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2006б, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

Tuckermannopsis ciliaris (Ach.) Gyeln. — У(1), Т(13), на высотах от 343 до 1030 м, на коре *Larix cajanderi*, реже на коре *Spiraea beauverdiana* и древесине, единично на коре *Lonicera caerulea* и *Salix bebbiana* в листовенничных, тополево-лиственничных редколесьях и листовенничниках (в том числе мертвых) (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

^(ККК) **Tuckermannopsis inermis** (Nyl.) Kärnefelt — У: 55°57'32" с.ш., 160°16'37" в.д., 1281 м, на веточках *Potentilla fruticosa* в нивальной осоково-ивковой тундре, 23.08.2004, ДГ и ЕК (Гимельбрант и др., 2009).

Umbilicaria aprina Nyl. — Т(11), на высотах от 1135 до 1648 м, преимущественно на лавах в поясе тундр (Нешатаева и др., 2009б; Davydov et al., 2011).

U. arctica (Ach.) Nyl. — У(3), Т(2), на высотах от 1025 до 1350 м, на лавах и отдельных крупных камнях в открытых местообитаниях в поясе тундр (LE) (Davydov et al., 2011).

U. cinereorufescens (Schaer.) Frey — У: 55°58' с.ш., 160°14' в.д., 1080 м, на камнях, 14.08.2004, ДГ и ЕК; 55°58' с.ш., 160°14' в.д., 1000 м, на камнях в кустарничковой тундре, 15.08.2004, ДГ и ЕК (LE) (Davydov et al., 2011).

U. cylindrica (L.) Delise ex Duby — У(5), Т(9), на высотах от 555 до 1610 м, на лавах и отдельных камнях в различных типах тундр и на лавовых потоках (LE) (Нешатаева и др., 2006б, 2008б, 2009б; Davydov et al., 2011).

U. hyperborea (Ach.) Hoffm. var. **hyperborea** — У(10), Т(31), на высотах от 517 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях, преимущественно в различных типах тундр и на лавовых потоках, реже в редколесьях (LE) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б; Davydov et al., 2011).

U. hyperborea (Ach.) Hoffm. var. **radicula** (J. E. Zetterst.) Hasselrot — У(1), Т(9), на высотах от 380 до 1447 м, на лавах и отдельных камнях в различных типах тундр и на лавовых потоках (LE) (Нешатаева и др., 2007а, 2009б; Davydov et al., 2011).

U. krascheninnikovii (Savicz) Zahlbr. — У(9), Т(35), на высотах от 590 до 1610 м, на лавах и отдельных камнях в поясе тундр, а за его пределами — на лавовых потоках (LE) (Нешатаева и др., 2006б, 2008б, 2009б; Davydov et al., 2011).

U. proboscidea (L.) Schrad. — У(12), Т(49), на высотах от 380 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях, преимущественно в различных типах тундр и на лавовых потоках, реже в редколесьях (LE) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б; Davydov et al., 2011).

U. torrefacta (Lightf.) Schrad. — У(14), Т(48), на высотах от 386 до 1648 м, на лавах и отдельных камнях, преимущественно в различных типах тундр и на лавовых потоках, реже в редколесьях (LE) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008а, б, 2009б).

U. vellea (L.) Hoffm. — У: 55°57'51" с.ш., 160°14'28" в.д., 1081 м, на камнях на открытом участке на склоне холма, 14.08.2004, ДГ и ЕК; Т: 55°38'26" с.ш., 160°15'28" в.д., 725 м, на лаве в мохово-лишайниковом сообществе в мертвом листовенничнике (LE) (Davydov et al., 2011).

Vulpicida juniperinus (L.) J.-E. Mattson et M. J. Lai — У(2), Т(9), на высотах от 386 до 1032 м, на коре и древесине *Pinus pumila*, единично на коре *Juniperus*

sibirica, *Ledum decumbens* и *Spiraea beauverdiana*, преимущественно в сообществах кедрового стланика и лиственничных редколесьях, реже в лиственничниках с кедровым стлаником (в том числе мертвых) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

V. pinastri (Scop.) J.-E. Mattson et M. J. Lai — У(21), Т(78), на высотах от 343 до 1610 м, преимущественно на коре *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi*, *Ledum decumbens*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*, *Ribes* sp., видов рода *Salix*, *Spiraea beauverdiana*, *Vaccinium uliginosum*, на разнообразной древесине, растительных остатках, на почве и тefре, на лавах, значительно реже на мхах, коре *Betula ertmanii*, *B. exilis*, *Dryas punctata*, *Juniperus sibirica*, *Populus suaveolens*, *Potentilla fruticosa*, *Sorbus sambucifolia* и *Spiraea media* в разнообразных типах местобитаний (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009).

Xanthoparmelia stenophylla (Ach.) Ahti et D. Hawksw. [*X. somloensis* (Gyeln.) Hale] — У: 55°57'51" с.ш., 160°14'28" в.д., 1081 м, на камнях на открытом участке на склоне холма, 14.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — У: 55°37'31" с.ш., 160°12'59" в.д., 950 м, на древесине пней *Larix cajanderi* в кустарничковой тундре, 15.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

X. elegans (Link) Th. Fr. — Т(4), на высотах от 387 до 564 м, на лавах на мохово-лишайниковых зарастаниях, в лиственничных и тополево-лиственничных редколесьях (Нешатаева и др., 2007а, 2008б). (Цв. вкл., рис. 12).

X. sorediata (Vain.) Poelt — Т: 55°37'54" с.ш., 160°12'39" в.д., 564 м, на лавах на зарастающих шлаковых отложениях, 05.08.2006, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2007а).

X. ulophyllodes Räsänen — Т: около горы Владимира, 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на коре *Salix bebbiana* в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС; поле Веснушки, 55°44'30" с.ш., 160°12'37" в.д., 780 м, на коре *Populus suaveolens* в старом мохово-лишайниковом лиственничнике, 25.08.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

Xylographa opegraphella Nyl. ex Rothr. — У: 55°57'22" с.ш., 160°14'48" в.д., 1064 м, на коре и древесине мертвых ветвей *Pinus pumila* в кедровостланике кустарничковом, 20.08.2004, ДГ и ЕК (Нешатаева и др., 2006б).

X. parallela (Ach.: Fr.) Fr. — У(2), Т(29), на высотах от 343 до 1550 м, на коре *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, древесине *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*, *S. sphenophylla* в разреженных тополевых и лиственничных редколесьях, в лиственничниках (в том числе мертвых), кедровостланиках, на зарастающих ивой шлаковых полях и в моховых и кустарничковых тундрах (Н) (Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б; Гимельбрант и др., 2009).

X. vitiligo (Ach.) J. R. Laundon — Т: около горы Владимира, 55°43'34" с.ш., 160°10'51" в.д., 343 м, на древесине в мертвом лиственничнике, 21.08.2007, ДГ и ИС; 55°38'57" с.ш., 160°13'31" в.д., 698 м, на древесине в мертвом лиственничнике с зарослями кустарниковых ив, 01.09.2007, ДГ и ИС (Нешатаева и др., 2008б).

Список сведенных в синонимы и сомнительных таксонов

Lecanora umbrina (Ach.) A. Massal. (Нешатаева и др., 2006б) — согласно недавним исследованиям типовой материал таксона относится к *L. hagenii* (Ach.) Ach. (Sliwa, 2007).

Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold — Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009б; Гимельбрант и др., 2009; UGDA. Часть ранее опубликованного нами материала относится к недавно восстановленному таксону *O. mahluensis* Räsänen (Kukwa, 2011). Остальной материал с Ключевской группы вулканов и с Камчатки в целом требует дальнейшего изучения;

O. gonatodes (Ach.) Räsänen — Нешатаева и др., 2007а, 2008б, 2009; UGDA. Согласно последним хемотаксономическим исследованиям таксон относится к *O. frigida* (Sw.) Lynge (Kukwa, 2011);

O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr. — Нешатаева и др., 2006б, 2007а, 2008б, 2009; Гимельбрант и др., 2009; UGDA. Согласно последним хемотаксономическим исследованиям таксон относится к *O. frigida* (Sw.) Lynge (Kukwa, 2011).

В пределах обследованных участков плато и склонов вулканов Ушковский и Толбачик к настоящему времени обнаружено 396 таксонов лишайников и родственных им грибов, в том числе 384 вида, 7 подвидов и 5 разновидностей, относящихся к 128 родам и 52 семействам (для 20 видов из 13 родов положение в современной системе не определено). На склонах вулкана Ушковский и плато Ушковский дол обнаружено 226 видов из 93 родов и 42 семейств, на склонах вулкана Толбачик и плато Толбачинский дол — 344 вида из 116 родов и 50 семейств. На сегодняшний день лишенофлора Ключевской группы вулканов — наиболее полно изученная локальная лишенофлора на Камчатке, однако большая часть ее территории все еще остается мало исследованной. Степень изученности склонов вулкана Ушковский, подвергшихся обследованию преимущественно в пределах поясов стлаников и тундр (от высоты 950 м над ур. моря и выше), объективно ниже, чем степень изученности склонов вулкана Толбачинский, где подробно обследован также лесной пояс (от высоты 330 м и выше). При этом потенциальное таксономическое разнообразие лишенофлоры склонов вулкана Ушковский мы оцениваем как более высокое, что связано с меньшей нарушенностью его растительных сообществ в пределах всех представленных высотных поясов. По нашим оценкам, реальное таксономическое разнообразие лишайников и родственных им грибов всей территории Ключевской группы вулканов может достигать приблизительно 520–560 видов (Гимельбрант и др., 2011).

Не все представленные в списке виды относятся к числу собственно лишайников, которых на настоящее время известно 370 видов. Кроме них, выявлено 6 сапротрофных нелихенизированных грибов (*Agyrium rufum*, *Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium compressulum*, *P. interruptum*, *P. tremulicola*, *Sarea resinae*), а также 8 лишенофильных грибов (*Carbonea supersparsa*, *C. vitellinaria*, *Corticifraga fuckelii*, *Dactylospora pertusariicola*, *Epicladonia simplex*, *Illosporium carneum*, *Pro-*

nectria erythrinella, *Stigmidium* cf. *squamariae*). Степень изученности последних на исследуемой территории явно недостаточна.

В представленном списке содержится 31 вид, впервые публикуемый для Ключевской группы вулканов. Среди них наиболее интересны *Catinaria neuschildii*, *Leptogium minutissimum*, *Lichenomphalia velutina*, *Placopsis cribellans* и *Thrombium epigaeum*. На склонах вулканов Ушковский и Толбачинский произрастает *Peltigera lepidophora*, занесенная в «Красную книгу Камчатки» (Красная..., 2007), а также *Asahinea scholanderi*, *Cetraria kamezatica* и *Stereocaulon saviczii*, охраняемые не только в Камчатском крае, но и на территории всей Российской Федерации (Красная..., 2008). Еще 4 вида — *Arctocetraria andrejevii*, *Flavopunctelia soledica*, *Leptogium teretiusculum* и *Tuckermannopsis inermis* — необходимо включить в следующее издание «Красной книги Камчатки» (Гимельбрант и др., 2008). Большинство нуждающихся в охране видов — типичные представители мало нарушенных тундровых и горно-тундровых сообществ Арктики, Субарктики и севера Дальнего Востока, являющиеся редкими видами.

Лихенофлора склонов вулканов и плато Ушковский дол и Толбачинский дол значительно отличается. Коэффициент сходства таксономических списков лишайников двух соседних вулканов (коэффициент Сёренсена-Чекановского) составляет всего 65,5%, причем общих видов лишь 187. Среди них *Alectoria ochroleuca*, *Asahinea chrysantha*, *A. scholanderi*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Cetrariella delisei*, *Cornicularia normoerica*, *Dibaeis baeomyces*, *Gowardia nigricans*, *Ophioparma ventosa*, *Porpidia macrocarpa*, *Protopannaria pezizoides*, *Protoparmelia badia*, *Psoroma hypnorum*, *Рycnora leucococca*, *Rinodina turfacea* s. l., *Solorina crocea*, *Thamnolia vermicularis*, массовые виды из родов *Baeomyces*, *Caloplaca*, *Cetraria*, *Cladonia*, *Flavocetraria*, *Нypogymnia*, *Japewia*, *Lecanora*, *Melanelia*, *Ochrolechia*, *Parmelia*, *Parmeliopsis*, *Peltigera*, *Pertusaria*, *Pseudophebe*, *Sphaerophorus*, *Stereocaulon*, *Umbilicaria*, *Vulpicida* и некоторые другие. Все это наиболее обычные и широко распространенные обитатели напочвенных, эпилитных и эпифитных сообществ, встречающиеся в разных или только в каких-либо определенных высотных поясах.

Из 39 видов, отмеченных только на плато Ушковский дол, такие характерные обитатели старых мало нарушенных напочвенных тундровых сообществ, как *Arctocetraria andrejevii*, *Dactylina arctica* (отмечена на 31% пробных площадей), *Lecidea ementiens*, *Megaspora verrucosa*, *Nephroma expallidum*, *Protomicarea limosa* и *Tuckermannopsis inermis*. Значительно более обычны по сравнению с сообществами плато Толбачинский дол *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Lobaria linita* (34% пробных площадей), *Peltigera aphthosa* (46% пробных площадей).

Для плато Толбачинский дол характерен иной набор специфических лишайников (всего 159 видов). Среди них эпилитные *Arctoparmelia incurva*, *Buellia aethalea*, *Cystocoleus ebenus*, *Diploschistes scruposus*, *Lecidea lapicida*, *L. plana*, *Psilolechia leprosa*, *Ropalospora lugubris*, *Scoliciosporum umbrinum*, некоторые виды родов *Acarospora*, *Miriquidica*, *Placopsis*, *Porpidia*, *Rhizocarpon*, *Rhizoplaca*, *Xan-*

thoria; напочвенные *Hypogymnia austerodes*, *Multiclavula vernalis*, *Sarcosagium campestre*, *Steinia geophana*, *Stereocaulon condensatum*, *S. tomentosum*, *Thrombium epigaeum*, некоторые *Cladonia*, *Pertusaria*, *Placynthiella*. Только здесь отмечены эпифитные лишайники *Arthopyrenia analepta*, *Calicium adaequatum*, *Collema furfuraceum*, *Flavopunctelia soledica*, *Hypogymnia physodes*, *H. pseudophysodes*, *Lecanora subintricata*, *Lecidea turgidula*, *Lecidella elaeochroma*, *Phaeophyscia kairamoi*, *Physcia aipolia*, *Ramalina roesleri*, некоторые представители родов *Buellia*, *Caloplaca*, *Candelariella*, *Micarea*, *Mycoblastus*, *Phaeocalicium*, *Rinodina*. Такой набор специфических видов отражает не только значительную степень изученности сообществ лесного пояса плато Толбачинский дол, но и обилие непокрытых слоев почвы и растительностью поверхностей более или менее молодых лав в различных высотных поясах (Нешатаева и др., 2009б). К числу характерных видов пионерных стадий зарастания лав относятся как специфические для плато Толбачинский дол виды (*Buellia aethalea*, *Lecidea plana*, *Psilolechia leprosa*, *Rhizocarpon* spp., *Ropalospora lugubris*), так и виды, значительно более обычные здесь по сравнению со склонами вулкана Ушковский (*Acarospora fuscata*, *Buellia ectolechioides*, *Lecanora polytropha*, *Pseudophebe pubescens*, *Stereocaulon saviczii*, *S. symphycheilum*, *S. vesuvianum*, *Umbilicaria hyperborea*, *U. krascheninnikovii*, *U. torrefacta*). Аналогично и в напочвенных сообществах плато Толбачинский дол можно выделить комплекс наиболее обычных и обильных видов пионерных стадий зарастания шлаковых полей и нарушенных участков тундр, куда входят *Baeomyces carneus*, *B. rufus*, *Cetraria nigricans*, *Cladonia cervicornis*, *C. pyxidata*, *C. rei*, *C. verticillata*, *Dibaeis baeomyces*, *Peltigera didactyla*, *Stereocaulon condensatum*, *S. glareosum*, *S. vesuvianum*, *Trapeliopsis granulosa*. Большинство из них встречаются также на плато Ушковский дол, но не являются здесь массовыми видами, а приурочены лишь к локальным нарушениям напочвенного растительного покрова. С широким распространением на склонах плато Толбачинский дол мертвой древесины погибших от пеплопадов лиственниц и кедрового стланика связано значительное распространение характерного эпиксильного лишайника *Xylographa parallela*, лишь дважды отмеченного на плато Ушковский дол.

Общее распределение видового разнообразия лишайников по основным типам субстратов на плато Ушковский дол и Толбачинский дол отражает представленность субстратов и их доступность для лишайников. Характерно, что наибольшее число видов встречено на почве, тefре и растительных остатках — 197 (51,3% лихенофлоры). На коре различных древесных, кустарниковых и кустарничковых пород обнаружено 135 видов (35,2%), на лавах и отдельных камнях — 127 (33,1%), на древесине — 105 (27,3%), на веточках — 41 (10,7%), на плодовых телах трутовых грибов — 13 (3,4%), на талломах и плодовых телах лишайников — 10 (2,6%), на старых рогах оленей — 5 (1,3%), на смоле хвойных пород — 1 (0,3%). Любопытно, что среди эпифитов наибольшее число видов отмечено на коре кустарничковых и кустарниковых ив, а также на коре лиственницы.

По основным типам биотопов виды лишайников плато Ушковский дол и Толбачинский дол распределены следующим образом. В тундрах различных типов выявлено 263 вида (68,5% лишенофлоры). Практически таким же разнообразием лишайников обладают леса различных типов — в них отмечено 262 вида (62,2%) (Нешатаева и др., 2008б). Основная часть этих видов встречается в тополевых редколесьях (206 видов) (Нешатаева и др., 2007а), менее разнообразны лишайники лиственничных редколесий и лесов (всего 190 видов: лиственничные редколесья — 144 вида, леса — 136, мертвые лиственничники — 101), в немногих обследованных каменноберезняках число видов незначительно (65). Довольно разнообразна лишенофлора зарастающих лавовых потоков разных возрастов, включающая 193 вида (50,1% лишенофлоры). В стланиковых сообществах и ивняках отмечен 141 вид (36,7% лишенофлоры), причем наиболее богаты сообщества кедровых стлаников (107 видов), менее разнообразны лишайники ивняков (82) и ольховых стлаников (79). Закономерно мало видов (89) отмечено на зарастающих шлаковых полях, где на рыхлой подвижной тefре представлены только напочвенные лишайники, значительная часть которых относится к числу обитателей пионерных сообществ (Нешатаева и др., 2009). Всего 34 вида (8,9% лишенофлоры) встречены на немногих пробных площадях на заболоченных участках плато Ушковский дол. По нашим оценкам, тундровые сообщества, сообщества стлаников и шлаковых полей двух вулканов изучены достаточно полно, тогда как лесные сообщества плато Ушковский дол остаются недостаточно исследованными. Можно предположить, что лесные сообщества в целом могут оказаться наиболее богатым лишайниками типом местообитаний исследуемой территории. Также несколько богаче может оказаться и лишенофлора лавовых потоков различных возрастов.

Особый интерес представляет анализ распределения лишайников по высотным поясам. Основываясь на совокупных данных по лишенофлоре двух вулканов, можно выделить 3 основные группы видов: виды, приуроченные к лесному поясу и поясу стлаников (до 1000 м над ур. моря), виды пояса тундр (более 1000 м), а также виды, не имеющие явных предпочтений относительно высотного распределения (встречающиеся на всех высотах или случайным образом). Принадлежность к высотной группе видов, отмеченных в районе исследований не более двух раз, не оценивали. К группе лишайников, встречающихся до высоты 1000 м над ур. моря (25 видов, всего 6,5% лишенофлоры), относятся преимущественно эпифитные виды, в том числе *Biatora flavopunctata*, *Buellia disciformis*, *B. erubescens*, *Caloplaca ahtii*, *C. pyracea*, *Hypogymnia physodes*, *Lecidea turgidula*, *Lecidella elaeochroma*, *Leptogium teretiusculum*, *Mycoblastus affinis*, *M. alpinus*, *Parmelia squarrosa*, *Phaeophyscia kairamoi*, а также лесные напочвенные виды *Cladonia stellaris* и *Stereocaulon tomentosum*. Характерным обитателем ольхового стланика является *Phaeocalicium compressulum*.

В 2 раза больше видов — 52 (13,5% лишенофлоры) встречается исключительно или преимущественно на высотах более 1000 м над ур. моря. Таковы ар-

ктоальпийские напочвенные виды *Alectoria ochroleuca*, *Arctocetraria andrejevii*, *Arctomia delicatula* v. *delicatula*, *Baeomyces placophyllus*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria aculeata*, *C. kamezatica*, *C. muricata*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia kanewskii*, *Dactylina arctica*, *D. ramulosa*, *Dibaeis baeomyces*, *Gowardia nigricans*, *Lecidea ementiens*, *Lichenomphalia umbellifera*, *Lobaria linita*, *Nephroma expallidum*, *Parmelia skultii*, *Peltigera scabrosa*, *Pertusaria bryontha*, *Physconia muscigena*, *Protomicarea limosa*, *Protopannaria pezizoides*, *Psoroma hypnorum*, *Solorina crocea*, *S. bispora*, *Sphaerophorus globosus*, а также обитатели растительных остатков и мхов *Bryonora castanea*, *Mycobilimbia hypnorum*, *Ochrolechia grimmiae*, *Pertusaria coriacea*. Для этих видов характер сообщества и снеговой режим являются, вероятно, решающими факторами среды. Среди эпилитов же немногие демонстрируют явную приуроченность к высокогорьям. Это *Cornicularia normoerica*, *Lecidea lapicida* var. *lapicida*, *Pleopsidium chlorophanum*, *Umbilicaria aprina*, *U. arctica* и виды рода *Placopsis*. Следует отметить, что, хотя многие из этих лишайников поднимаются до высот 1600–1700 м над ур. моря, их частотный высотный оптимум лежит преимущественно в пределах 1000–1400 м.

Видов, равномерно или случайным образом распределенных по всем высотным поясам, гораздо больше. Из напочвенных лишайников это, например, *Bryoria nitidula*, *Cetraria islandica*, *Ochrolechia frigida*, *Trapeliopsis granulosa*, многие представители родов *Baeomyces*, *Cladonia*, *Flavocetraria*, *Peltigera*, *Stereocaulon*. Показательно, что подавляющее большинство именно эпилитных лишайников не связано с какими-либо определенными высотами или поясами, а распределено по склонам равномерно или случайным образом. Таковы, например, *Acarospora fuscata*, *Buellia ectolechioides*, *Lecanora polytropa*, *Lecidea plana*, *Parmelia omphalodes*, *Pseudephebe pubescens*, *Psilolechia leprosa*, *Rhizocarpon rittokense*, *Ropalospora lugubris*, многие *Arctoparmelia*, *Melanelia*, *Umbilicaria*. Очевидно, для эпилитов решающим является тип субстрата, а не ценоотические условия и высотное положение. Более подробный анализ высотного распределения лишайников в поясе тундр на склонах плато Ушковский дол дан в одной из наших работ (Нешатаева и др., 2006б).

Лихенофлора двух вулканических плато достаточно разнообразна как по таксономическому составу, так и по субстратным и ценоотическим группам, закономерно распределена по высотным поясам согласно распределению биотопов и субстратов. Хотя склоны обоих плато находятся в зоне активного вулканизма, представленность малонарушенных горных тундр с участием видов лишайников, характерных для старых и сформированных сообществ, выше на склонах плато Ушковский дол (Нешатаева и др., 2006б). Для южного и юго-западного склонов плато Толбачинский дол более характерны пионерные сообщества зарастающих лав и шлаковых полей с типичным набором видов лишайников, осваивающих подобные субстраты.

Глава 4. Растительность вулканических плато Центральной Камчатки

В.Ю. Нешатаева, А.П. Кораблёв,
М.П. Вяткина, В.Ю. Нешатаев

4.1. Принципы классификации растительности

При изучении растительного покрова какого-либо района необходимо иметь представление о разнообразии фитоценозов на его территории. Поэтому любое геоботаническое исследование начинается с классификации растительности, необходимой не только для инвентаризации объектов исследования и анализа ценотического разнообразия, но также и для целей геоботанического картографирования, определения места фитоценозов в экологических и динамических рядах, а также решения многих других задач.

Растительность характеризуется рядом важных, только ей присущих признаков, которые необходимо учитывать при разработке классификации. Наиболее важными из них являются: *флористический состав* сообществ — набор видов различных жизненных форм, морфологических и экологических типов (экобиоморф), слагающих конкретный фитоценоз; *структурно-ценотические особенности* — вертикальное (ярусы, полога) и горизонтальное (синузии, микрогруппировки и др.) сложение сообществ, количественное соотношение видов-доминантов и содоминантов каждого яруса, соотношение экологических групп видов; *эколого-ценотические особенности* — приуроченность конкретного фитоценоза к определенным условиям местообитания: почвенным, гидрологическим, ландшафтным и др., а также его место в экологических рядах; *динамический статус* — положение фитоценоза в сукцессионных рядах.

В современной геоботанике существует несколько классификационных подходов, которые отличаются как основными критериями, так и принципами построения классификации. Так как фитоценозы обладают целым рядом признаков, то, следовательно, разные классификации растительности могут быть основаны на различных критериях (топологических, флористических, структурно-ценотических, динамических, ландшафтно-географических и др.). Существуют 3 основные классификационные направления: *эколого-фитоценотическое*, сформировавшееся в России, Финляндии и Германии, *эколого-флористическое* франко-швейцарской школы Цюрих-Монпелье (или Браун-Бланке) и *морфолого-статистическое* шведской школы Дю-Рие (Александрова, 1969; Трасс, 1976; Василевич, 1985; Блюменталь, 1990; Нешатаев, 2001а). Распространены также *топологические* и *эколого-динамические* классификации.

В настоящее время наблюдается постепенное сближение эколого-фитоценотического и эколого-флористического направлений. В рамках эколого-фитоце-

нотического подхода все чаще используют эколого-ценотические группы видов, характерные для тех или иных ассоциаций. В то же время при эколого-флористическом подходе нередко учитывают доминанты, которые в ряде случаев могут являться диагностическими видами ассоциаций.

Используемый нами эколого-фитоценотический метод классификации учитывает особенности структуры сообществ и соотношение видов различных экобиоморф. Кроме того, принимаются во внимание также флористические и экологические особенности сообществ. Принципы и методы эколого-фитоценотической классификации приведены во многих работах представителей Ленинградской геоботанической школы (Сукачев, 1928, 1930, 1934а; Шенников, 1962, 1964; Ниценко, 1966; Лавренко, 1982; Блюменталь, 1990; Ипатов, Кирикова, 1997; Нешатаев Ю., 1981, 2001а, б, и др.). По нашему мнению, эта классификация является наиболее удобной при изучении растительных сообществ, так как позволяет учитывать их наиболее важные признаки — наличие эдификаторной синузии, структуру фитоценозов и количественное соотношение фитомассы в различных компонентах сообществ, выраженное через проективное покрытие видов. Эколого-фитоценотическая классификация строится на учете легко распознаваемых признаков растительных сообществ и основана на критериях, поддающихся количественному учету. Кроме того, такая классификация предусматривает возможность внесения в нее дополнений и изменений, она способна к дальнейшему развитию по мере накопления новых данных, без отступления от положенных в ее основу принципов.

Синтаксономические единицы. Основной синтаксономической единицей низшего ранга в эколого-фитоценотической классификации является *ассоциация* — абстрактная единица, объединяющая сходные фитоценозы методом их сравнения и выявления сходства их существенных признаков, пренебрегая некоторыми индивидуальными различиями сравниваемых сообществ (Шенников, 1964). Таким образом, ассоциация, в отличие от конкретных фитоценозов, представляет собой «обобщенную конкретность», то есть ассоциация — это тип фитоценоза. Определение ассоциации принято Брюссельским ботаническим конгрессом (1910 г.) и подчеркивает ее важнейшие признаки: флористический состав, физиономию (структуру, внешний вид) и характер местообитания. Ассоциация рассматривается как синтаксономическая единица низшего ранга, имеющая определенный экологический и географический ареал. Она является основной классификационной единицей при построении иерархических классификаций.

В эколого-фитоценотическом направлении русской геоботанической школы к одной ассоциации относятся фитоценозы, сходные по доминирующим в каждом ярусе видам, находящимся в близких количественных соотношениях, при значительном сходстве состава сопутствующих видов (Шенников, 1964; Ипатов, Кирикова, 1997). Иными словами, к одной ассоциации относятся фитоценозы, имеющие похожий флористический состав и одинаковую структуру, которые отражают сходство взаимоотношений между растениями в близких условиях местообитания. Сходные по этим признакам сообщества имеют общие статические (струк-

турные, физиономические) и динамические черты, близкие амплитуды сезонных и разногодичных флюктуаций, сходное положение в сукцессионных рядах, сходную реакцию на внешние воздействия. Основанием для объединения сообществ в одну ассоциацию является общность состава доминантов и характерного ядра сопряженных видов, встречающихся в фитоценозах, относящихся к данной ассоциации, на всем ее ареале.

При построении детальных классификаций растительности целесообразно использовать также подчиненные ассоциации синтаксоны: *субассоциация* и *вариант ассоциации* (Резолюция..., 1972). *Субассоциации* выделяются по различию в количественных соотношениях доминантов и содоминантов, наличию нехарактерных для ассоциации (в целом) субдоминантов и содоминантов, а также некоторых сопутствующих видов, особенностям условий местообитания. Как правило, субассоциации — это экологические варианты ассоциаций. Субассоциации могут быть климатогенные (зональные), региональные, эдафогенные и сукцессионные.

Основным синтаксоном среднего ранга в эколого-фитоценотической классификации является *формация*, выделяемая по доминирующему виду (видам) господствующей эдификаторной синузии (господствующего яруса). К одной формации относятся ассоциации, в которых господствующий ярус сложен одним и тем же доминирующим видом (видами). Возможно выделение полидоминантных формаций. Достоинствами этого синтаксона являются простота и объективность его выделения, легкость распознавания в природе, удобство применения в классификации. В то же время при выделении формаций следует учитывать не только доминирующие виды, но и другие признаки: общность доминантов климаксовой стадии для серийных сообществ, ботанико-географический и эколого-ценотический ареал эдификаторов, особенности структуры сообществ.

Тип растительности — основная синтаксономическая единица высшего ранга. Типы растительности выделяются по преобладающей эковиоморфе (набору эковиоморф) господствующей эдификаторной синузии.

Три основные синтаксономические единицы — *ассоциация*, *формация*, *тип растительности* — являются главными в системе соподчиненных подразделений растительности любого района Земного шара. Помимо основных синтаксонов используются также вспомогательные. При построении иерархической эколого-фитоценотической классификации в качестве вспомогательных синтаксонов могут использоваться *группа ассоциаций*, *класс ассоциаций*, *группа формаций*, *класс формаций*, *подтип растительности*.

Диагностические признаки ассоциации. Изучая свойства растительных сообществ (фитоценозов) и ассоциаций, можно выделить 2 группы признаков — аналитические (частные) и синтетические (общие). Частные признаки, характеризующие конкретные фитоценозы: видовой состав, количественные соотношения видов в сообществе, особенности структуры и динамики сообществ. Признаки, общие для ряда фитоценозов, характеризуют ассоциацию. Их можно установить методом сравнения фитоценозов, относимых к данной ассоциации.

Эти признаки в совокупности и составляют диагноз ассоциации. Диагностические признаки, характеризующие ассоциацию, устанавливают сравнительным изучением нескольких фитоценозов методом *табличного анализа*, т.е. путем сопоставления фитоценозов в сводной таблице геоботанических описаний (фитоценотической таблице). Она содержит информацию о видовом составе, ярусном строении и количественном соотношении видов и ярусов для каждого фитоценоза. В клетках таблицы указаны значения проективного покрытия для каждого вида и суммарное покрытие для каждого яруса в конкретном фитоценозе. По таблице определяют общее количество видов в ассоциации, что также является диагностическим признаком. Таблица позволяет охарактеризовать ассоциацию по степени постоянства тех или иных видов, т.е. установить константность видов — важный диагностический признак ассоциации. Константность определяется по числу фитоценозов, в которых встречен данный вид и выражается в % от общего числа геоботанических описаний. Выделяют 5 классов константности: I — 1–20%; II — 21–40; III — 41–60; IV — 61–80; V — 81–100%.

Анализируя количество и состав доминирующих видов господствующего яруса и подчиненных ярусов, можно определить, является ли данная ассоциация монодоминантной или полидоминантной, установить особенности ее сложения и структуры. Эти характеристики также являются диагностическими признаками ассоциации. При достаточно большом массиве описаний для анализа видового состава и структуры сообществ ассоциации используют статистические методы.

4.2. Классификация растительных сообществ вулканических плато Толбачинский дол и Ушковский дол

Нами разработана эколого-фитоценотическая классификация растительности вулканических плато Толбачинский дол и Ушковский дол. Растительные сообщества отнесены к 5 типам растительности, 15 классам формаций, 19 группам формаций, 29 формациям, 31 группе ассоциаций, 70 ассоциациям, 18 субассоциациям и 34 вариантам. Из них впервые выделены 2 формации, 1 субформация, 11 групп ассоциаций, 18 ассоциаций, 4 субассоциации, 33 варианта.

Наряду с основными признаками ассоциаций и групп ассоциаций приходилось учитывать также особенности вулканогенно-трансформированных сообществ на плато Толбачинский дол, которые подверглись существенному нарушению вулканическими извержениями. Так, в результате аэрального пеплопада в 1975–1976 гг., выпавшего на площади более 450 км² (Быкасов, 1981), подчиненные ярусы растительных сообществ были погребены 10-сантиметровым слоем тефры, что привело к усыханию или значительному нарушению кустарникового яруса и уничтожению травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. В связи с этим оказалось, что в таких вулканогенно-нарушенных фитоценозах невозможно выявить полный видовой состав, характерный для аналогичных сообществ фоновых территорий.

С учетом специфики классифицируемых объектов, многие вулканогенно-нарушенные фитоценозы мы рассматриваем как варианты ассоциаций, реже как субассоциации, подчиненные базовым ассоциациям фоновых местообитаний. При разработке эколого-фитоценотической классификации растительных сообществ вулканических плато в основу положена классификация растительности Камчатки, разработанная нами ранее (Нешатаева, 2009).

ВЫСШИЕ СИНТАКСОНЫ ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВУЛКАНИЧЕСКИХ ПЛАТО ЦЕНТРАЛЬНОЙ КАМЧАТКИ

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ ***Pinetion sylvestris (Silva boreales)*** — бореальные и гемибореальные леса

Подтип растительности ***Piceetion (Aciculari silva boreales, Aciculilignosa, Aciculidendrosa)*** — бореальные хвойные леса

Класс формаций ***Piceetosa (Sempervirentidendrosa)*** — темнохвойные бореальные леса

Группа формаций ***Piceetosum ajanensis*** — дальневосточные бореальные темнохвойные леса

Формация ***Piceeta ajanensis*** — ельники из ели аянской

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

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

Формация ***Lariceta cajanderi*** — лиственничники из лиственницы Каяндера

Формация ***Sublariceta cajanderi*** — лиственничные редколесья из лиственницы Каяндера

Подтип растительности ***Betuletion pendulae (Aestivali silva boreales, Aestilignosa)*** — бореальные и гемибореальные лиственные леса

Класс формаций ***Betuletosa ermanii*** — субаркто-бореальные и горные мелколиственные леса

Группа формаций ***Betuletosum ermanii*** — дальневосточные субарктобореальные и горные мелколиственные леса

Формация ***Betuleta ermanii*** — каменноберезовые леса

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

Группа формаций ***Betuletosum platyphyllae*** — сибирско-дальневосточные мелколиственные леса

Формация ***Betuleta platyphyllae*** — белоберезовые леса

Формация ***Populeta tremulae (Tremuleta)*** — осиновые леса

Класс формаций ***Populeta suaveolentis*** — бореальные и гемибореальные восточносибирско-дальневосточные тополевые леса и редколесья

Формация ***Subpopuleta suaveolentis*** — тополевые редколесья из тополя душистого

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*** — кедровые стланики

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

Формация ***Alneta kamtschaticae*** — ольховые стланики

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 pulchrae*** — ивняки из ивы красивой

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ ***Vaccinieto uliginosii–Empetretion (Ericion)*** — сообщества арктических, субарктических и подгольцовых микротермных стелющихся кустарников, кустарничков, мхов и лишайников (тундровый)

Класс формаций ***Rhododendretosa aurei (Sempervirentifruticosa)*** — подгольцовые микромезотермные психрофитные кустарниковые тундры

Группа формаций ***Rhododendretosum aurei*** — подгольцовые вечнозеленые психромезофитные кустарниковые тундры

Формация ***Rhododendreta aurei*** — рододендрона золотистого

Класс формаций ***Vaccinieto uliginosi–Empetretosa (Ericetosa)*** — микротермно-мезопсихрофитные кустарничковые тундры и пустоши

Группа формаций ***Empetretosum*** — эрикоидные кустарничковые тундры и пустоши

Формация ***Empetreta sibirici*** — шикшевая

Формация ***Phyllococeta caeruleae*** — филлодоце сизой

Группа формаций ***Vaccinietosum uliginosi*** — листопадные кустарничковые тундры

Формация ***Vaccinieta uliginosi*** — голубичная

Формация ***Arctoeta alpinae*** — арктоуся альпийского

Группа формаций ***Salicetosum arctici*** — ивковые кустарничковые тундры

Формация ***Saliceta arctici*** — ивы арктической

Формация ***Saliceta chamissonis*** — ивы Шамиссо

Формация ***Saliceta reticulatae*** — ивы сетчатой

Группа формаций ***Dryadetosum*** — дриадовые тундры

Формация ***Dryadeta punctatae*** — дриады точечной

Класс формаций ***Cladonietosa*** — арктобореальные и высокогорные лишайниковые тундры и пустоши

Группа формаций ***Cladonietosum*** — арктобореальные кустистые кладониевые тундры

Формация ***Cladonieta arbusculae-rangiferinae*** — ягельные кладониевые тундры

Группа формаций ***Flavocetrarietosum nivalis*** — арктовысокогорные лишайниковые тундры

Формация ***Stereocauleta alpini*** — стереокаулёна альпийского

Формация ***Stereocauleta vesuviani*** — стереокаулёна везувийского

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ ***Festucetion pratensis (Prata, Prataherbosa)*** — луговой

Класс формаций ***Leymetosa mollis*** — псаммофитные луга

Группа формаций ***Leymetosum interioris*** — псаммофитные луга

Формация ***Leymeta interioris*** — волоснеца материкового

Класс формаций ***Festucetosa pratensis (Prata genuina)*** — настоящие луга

Группа формаций ***Saussurieto-Geranietosa*** — камчатские бореальные и субальпийские мезофитные разнотравные луга

Формация ***Saussurieto pseudo-tilesii-Geranieta erianthis*** — соссюреево-гераниевая

Класс формаций ***Parageetosa calthifolii*** — микротермные (субальпийские) мезофитные и гигромезофитные луга

Группа формаций ***Juncetosum beringensis*** — субальпийские гигромезофитные луга

Формация ***Junceta beringensis*** — ситника берингийского

Подтип растительности ***Kobresietium*** — криоксеромезофитные луга

Класс формаций ***Kobresietosa*** — арктобореальные и высокогорные криоксеромезофитные луга

Группа формации ***Kobresietosum*** — криоксеромезофитные высокогорные кобрезиевые луга

Формация ***Kobresieta myosuroidis*** — кобрезии мышехвостниковой

ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ ***Grimmietion*** — ксерофитномоховой

Класс формаций ***Grimmietosa*** — гиммиевый

Группа формаций ***Racomitrietosum*** — ракомитриевая

Формация ***Racomitrieta lanuginosi*** — ракомитриума шерстистого

Формация ***Niphotricheta canescentis*** — нифотрихума седого

4.3. Растительность плато Толбачинский дол

В настоящем разделе мы приводим характеристику сообществ, встречающихся в лесном, субальпийском и горно-гундровом высотных поясах плато Толбачинский дол. При характеристике синтаксонов виды перечислены в порядке убывания их проективного покрытия и встречаемости. Для ассоциаций, описанных нами ранее (Нешатаева, 2004, 2009, 2011; Нешатаева и др., 2009а, 2010), подробная характеристика не приводится.

Бореальные хвойные леса

Формация ***Piceeta ajanensis*** — ельники из ели аянской

Еловые леса из ели аянской (*Picea ajanensis*) на Камчатке находятся на северной границе ареала. В Центрально-Камчатской депрессии они являются коренной формацией на нормально дренированных местообитаниях, длительное время не

подвергавшихся сильным нарушениям (Нешатаева и др., 2010). Район распространения ельников представляет собой 2 изолированных еловых «острова», расположенных в северной и средней частях бассейна р. Камчатка. На западном макросклоне вулкана Ушковский ельники образуют фрагментарно выраженную высотную полосу (подпояс) темнохвойных лесов на высотах 200–600 м над ур. моря. Поскольку ель очень неустойчива к пирогенным и вулканогенным нарушениям, ельники очень редко встречаются на территориях, прилегающих к действующим вулканам.

Группа асс. *Piceeta ajanensis hylocomiosa* — ельники зеленомошные

Асс. *Piceetum ajanensis hylocomiosum* — ельник зеленомошный (Приложение, табл. 3, 4; цв. вкл., рис. 13). На плато Толбачинский дол ельник отмечен нами единожды, в нижней части склона шлакового конуса горы Бурая, возраст которого оценивается примерно в 2600 лет (Брайцева и др., 1984а, б). Сообщество расположено в 8,5 км от центра извержения 1975 г. Ельник пережил пеплопад 1975–1976 гг., этому способствовало его произрастание на крутом (около 25°) склоне, что привело к быстрому смыву выпавшего слоя тefры с поверхности почвы. В результате извержения произошла гибель отдельных особей верхнего полога, был значительно нарушен напочвенный покров. Ельник, описанный на склоне горы Бурая, отнесен нами к субассоциации *nanoherbosum* — низкотравной. На западном макросклоне плато Ушковский дол на высотах 200–400 м над ур. моря кроме ельников низкотравных распространены также сообщества субассоциации *equisetosum sylvaticae* — хвощовой. Сообщества этих субассоциаций подробно охарактеризованы нами ранее (Нешатаева и др., 2010).

Формация *Lariceta cajanderi* — лиственничники из лиственницы Каяндера

Лиственничные леса из лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) распространены в основном в пределах Центрально-Камчатской депрессии. Как правило, они произрастают на слоисто-пепловых вулканических почвах. Спецификой этих почв является большое количество погребенных гумусовых горизонтов со следами катастрофических погребений — углями. Выпадающие вулканические пеплы перекрывают лесную подстилку и замедляют ее разложение, снижая интенсивность биохимических процессов, что приводит к образованию сухоторфянистого горизонта, характерного для почв центральной части долины Камчатки и окружающих горных склонов. При удалении от действующих вулканов (левобережье р. Камчатка, окрестности пос. Атласово) влияние аэральных пеплопадов значительно уменьшается, но полностью не исчезает, чем объясняется значительное морфологическое сходство почвенных профилей всех типов почв долины р. Камчатка (Карпачевский, Взнуздаев, 1962; Соколов, 1973; Малинин, 1981). В районе наших исследований лиственничные леса и редколесья широко распространены в лесном поясе и на верхней границе леса, где встречаются лиственничные редколесья и редины с подлеском из кедрового стланика.

Группа асс. *Lariceta cajanderi fruticoso-varioherbosa* — лиственничники кустарниково-разнотравные

Асс. *Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum* — лиственничник кустарниково-разнотравный (Приложение, табл. 3, 5). Подлесок (сомкнутостью до 0,5–0,6) образован *Spiraea beauverdiana*, *Rosa amblyotis*, *Lonicera caerulea*, *Juniperus sibirica* с единичным участием *Pinus pumila*. В травяно-кустарничковом ярусе константны *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Chamerion angustifolium*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Geranium erianthum* и др. Сообщества ассоциации подробно охарактеризованы нами ранее (Нешатаева и др., 2009а).

По структуре и флористическому составу сообществ в составе ассоциации выделены 3 варианта: *typicum* — типичный (диагностические признаки соответствуют признакам ассоциации); *oligoherbosum* — редкотравный, отличается низким проективным покрытием и бедным видовым составом травяно-кустарничкового яруса; *uliginosi vaccinosum* — голубичный, характеризуется значительным участием голубики.

Асс. *Laricetum cajanderi juniperosum* — лиственничник можжевельный (Приложение, табл. 3, 5). Ассоциация впервые описана Н.Е. Кабановым (1963) под названием «тип леса *Kurilense-Laricetum juniperosum*». Сообщества ассоциации встречены нами в южной части плато Толбачинский дол, в бассейне р. Озерная, на старом лавовом потоке (возраст более 7500 лет). Древостой сомкнутостью 0,6 образован лиственницей с участием березы плосколистной (*Betula platyphylla*), единично отмечена рябина (*Sorbus sibirica*). Средний возраст лиственницы 190 лет, средний диаметр стволов 35 см, высота 26 м. Общий запас 485 м³/га. Характерен развитый (сомкнутость 0,5) подлесок из можжевельника (*Juniperus sibirica*) с участием *Lonicera caerulea*, *Spiraea beauverdiana* и других кустарников. В травяно-кустарничковом ярусе (25%) преобладают *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Pyrola incarnata*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*. Мохово-лишайниковый ярус не развит. Единично отмечены зеленые мхи *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, характерна также группа пионерных мхов *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum* и др. Лишайники отсутствуют.

Группа асс. *Lariceta cajanderi ledosa* — лиственничники багульниковые

Асс. *Laricetum cajanderi ledosum* — лиственничник багульниковый (Приложение, табл. 3, 5). В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. Ассоциация подробно охарактеризована нами ранее (Нешатаева и др., 2009а).

Группа асс. *Lariceta cajanderi hylocomiosa* — лиственничники зеленомошные

Асс. *Laricetum cajanderi vaccinoso-hylocomiosum* — лиственничник бруснично-зеленомошный (Приложение, табл. 5). В моховом ярусе (покрытие до 70%) преобладают *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*. Ассоциация описана и подробно охарактеризована нами ранее (Нешатаева и др., 2009а).

Группа асс. *Lariceta cajanderi pumilae-pinosa* — лиственничники кедровостланиковые

Асс. *Laricetum cajanderi pumilae pinosum* — лиственничник кедровостланиковый (Приложение, табл. 3, 5). Сообщества ассоциации распространены в местообитаниях с выходами на поверхность лавовых останцов. Древесный ярус разреженный (сомкнутость 0,3–0,4), образован лиственницей с незначительной примесью березы (*Betula plathyphylla*), иногда присутствует *Sorbus sibirica*, на старых лавовых потоках также встречаются единичные экземпляры *Picea ajanensis*. Средняя высота древостоя на пробных площадях составляет 16–18 м, средний диаметр стволов до 50 см, средний возраст лиственницы до 200 лет, общий запас до 275 м³/га. Характерной особенностью ассоциации является хорошо развитый ярус кедрового стланика (сомкнутость 0,4), также обилён можжевельник, присутствуют другие кустарники. Травяно-кустарничковый ярус не развит, ОПП составляет 1%, характерны виды, заселяющие открытые лавовые субстраты — *Dryopteris fragrans*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Goodyera repens* и *Rubus idaeus* ssp. *melanolasius*. Среднее покрытие мохово-лишайникового яруса 58%, из них покрытие мхов 50%, обильны *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum juniperinum*, характерен *Hylocomium splendens*. Лишайники в основном приурочены к выходам лав и нарушенным участкам, наибольшее покрытие имеют *Stereocaulon paschale* и *Peltigera canina*; отмечено много видов бокальчатых кладоний. В связи с высокой сомкнутостью кедрового стланика и подлеска возобновление лиственницы здесь крайне затруднено. После распада старовозрастного древостоя на месте кедровостланиковых лиственничников формируются сомкнутые сообщества кедрового стланика. Сходные сообщества были описаны в Кроноцком заповеднике (бассейны рек Лиственничная и Северная) под названием «горный лиственничник мшистый с кедровым стлаником» (Рассохина, Науменко, 1986). В Кроноцком заповеднике описаны лиственничные редколесья кедровостланиковые, отнесенные к асс. *Ledeto-Laricetum pinosum pumilae* (Нешатаев, Нешатаева, 1994).

Асс. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum* — лиственничник багульниково-кедровостланиковый (Приложение, табл. 3, 5; цв. вкл., рис. 46). В подлеске преобладает *Pinus pumila* (сомнутость до 0,7), в травяно-кустарничковом ярусе обилён багульник *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. Ассоциация описана и охарактеризована нами ранее (Нешатаева и др., 2009а).

Группа асс. *Lariceta cajanderi uliginosi vacciniosa* — лиственничники голубичные

Асс. *Laricetum cajanderi uliginosi vaccinosum* — лиственничник голубичный (Приложение, табл. 3, 5; цв. вкл., рис. 51). Сообщества ассоциации были впервые описаны для Центральной Камчатки Г.И. Каревым (1933) под названием «*тип леса лиственничник голубичный*». Впоследствии этот же тип леса выделяли также В.В. Стефин (1962), Н.Е. Кабанов (1963) и Д.Ф. Ефремов (1973). Нами (Нешатаева, 2009а) описаны сходные сообщества лиственничных редколесий голу-

бичных — *Sublaricetum cajanderi uliginosi vaccinosum*. На плато Толбачинский дол лиственничники голубичные встречаются только на старовозрастных лавовых потоках, где уже сформировался мощный почвенно-пирокластический чехол и долгое время не происходило существенных нарушений.

Сообщества ассоциации характеризуются высоким покрытием *Vaccinium uliginosum* (40–60%) и значительным покрытием зеленых мхов (40%) *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum majus*, *Hylocomium splendens*. Древесный ярус сомкнутостью 0,5 (до 0,7) разновозрастный, представлен несколькими пологами лиственницы. Единично присутствуют *Betula ermanii* и *Salix bebbiana*. Средний возраст верхнего полога древостоя от 100 до 250 лет, средний диаметр около 30 см, средняя высота 15 м (максимальная 21 м). Общий запас около 130 м³/га, максимальный 385 м³/га. В подлеске (сомкнутость 0,2) константны *Lonicera caerulea* и *Pinus pumila*, присутствуют *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix bebbiana* и *Rosa amblyotis*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем 60%. В травяно-кустарничковом ярусе обилен также багульник (*Ledum palustre* ssp. *decumbens*). Константны *Orthilia secunda*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Pyrola incarnata*. Характерны также *Carex pallida*, *Trientalis europaea* ssp. *arctica*, *Goodyera repens*. Среднее покрытие мохово-лишайникового яруса 55%, из них мхов 50%. На нарушенных участках обилен *Polytrichum juniperinum*. Из лишайников отмечены *Peltigera neopolydactyla*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, а также различные виды бокальчатых кладоний, характерных для нарушенных участков: *C. cornuta*, *C. botrytes*, *C. chlorophaea* и др.

Группа асс. *Lariceta cajanderi oligoherbosa* — лиственничники редкотравные

Группа лиственничников редкотравных — специфическая вулканогенная группа ассоциаций. Сообщества группы формируются под воздействием либо катастрофических нарушений (мощные пеплопады), либо под влиянием постоянных нарушений (на отложениях «сухих речек»). При катастрофических вулканогенных воздействиях, таких как аэральные пеплопады, происходит погребение и уничтожение мохово-лишайникового и серьезное повреждение травяно-кустарничкового и кустарничкового ярусов. В результате в растительном покрове редкотравных лиственничников лишь иногда в небольших количествах присутствуют виды прежних сообществ, которые при благоприятных условиях постепенно расселяются.

Н.Е. Кабанов (1963) выделил тип леса «лиственничник редкотравный» (*Kurilense-Laricetum arenosum*), описанный на отложениях «сухих речек» Пахчи и Кравчи в Центральной долине Камчатки. Он рассматривал лиственничники редкотравные в пределах группы типов леса лиственничников лишайниковых (*Kurilense-Lariceta cladoniosa*), где он выделял еще один тип леса — лиственничник лишайниковый (*Kurilense-Laricetum cladoniosum*) и указывал, что эти два типа составляют единый динамический ряд. Нами (Нещатаева и др., 2008а) была выделена ассоциация *Laricetum oligoherbosum*, описанная на плато Толбачинский дол.

Асс. *Laricetum oligoherbosum* — лиственничник редкотравный (Приложение, табл. 3, 5; цв. вкл., рис. 14). Сообщества ассоциации приурочены к сухим бедным местообитаниям на молодых вулканических отложениях. Древостой сомкнутостью 0,4 образован лиственницей Каяндера с незначительной примесью других пород: *Betula ermanii*, *Populus suaveolens*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *S. udensis*. Единично присутствуют *Sorbus sibirica* и *Picea ajanensis*. Кустарниковый ярус не развит, с высокой константностью встречаются *Pinus pumila*, *Ribes triste*, *Lonicera caerulea*. Травяно-кустарниковый ярус не выражен, общее проективное покрытие трав составляет 3% (максимальное 10%). С высокой константностью отмечены *Chamerion angustifolium*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. Характерно участие корневищных злаков *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Festuca altaica*, *Poa malacantha*, *Trisetum spicatum*. В мохово-лишайниковом ярусе (среднее покрытие 30%) с наибольшим покрытием встречаются *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Cladonia cornuta*. По особенностям флористического состава сообществ нами выделены 3 варианта ассоциации: var. *typicum* — типичный; var. *variobryosum* — пионерномоховой; var. *lichenosum* — лишайниковый.

Асс. *Laricetum racomitriosum* — лиственничник пионерномоховой (Приложение, табл. 3, 5). Сообщества ассоциации описаны нами на плато Толбачинский дол. Они характерны для значительно нарушенных местообитаний, встречаются на мощных шлаково-пепловых отложениях. В древесном ярусе сомкнутостью 0,4–0,5 (до 0,7) господствует лиственница, присутствует береза каменная. Кустарниковый ярус крайне разрежен (сомкнутость менее 0,1), отмечены *Pinus pumila*, *Ribes triste*, *Lonicera caerulea*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix bebbiana*. Покрытие травяно-кустарничкового яруса значительно варьирует (от 3 до 35%, в среднем 15%). Всегда присутствует *Vaccinium uliginosum*, часто встречаются *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. Константны злаки *Leymus interior*, *Festuca altaica* и *Poa malacantha*. Для ассоциации характерен развитый моховой ярус (среднее покрытие 60%). Постоянно и с высоким обилием отмечен *Polytrichum juniperinum*, встречаются *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum majus*, *Aulacomnium palustre*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans* и *Racomitrium lanuginosum*. Характерны также *Niphotrichum canescens* и *Polytrichum piliferum*. По флористическим особенностям мы выделяем 3 варианта ассоциации: var. *variobryosum* — пионерномоховой, var. *polytrichosum* — политриховый, var. *fruticosum* — кустарниковый.

Лиственничники пионерномоховые формируются в результате уничтожения или значительного повреждения почвенного покрова при сохранении древесного яруса. Участие в сообществах лесных кустарничков, оставшихся от предыдущего фитоценоза, существовавшего здесь до извержения, свидетельствует об относительно менее сильном нарушении сообществ (по сравнению с сообществами

лиственничников редкотравных). В результате закрепления почвы пионерными мхами и накопления лиственничного опада сообщества асс. *Laricetum racomitriosum* формируются на месте лиственничников редкотравных.

Формация *Sublariceta cajanderi* — лиственничные редколесья
из лиственницы Каяндера

Лиственничные редколесья Центральной Камчатки до сих пор остаются слабоизученными. На Восточной Камчатке лиственничные редколесья встречаются в долинах рек Сторож и Лиственничная, в окрестностях Кроноцкого озера (Кроноцкий заповедник). Для Восточной Камчатки нами (Нешатаев, Нешатаева, 1994) разработана классификация лиственничных редколесий, отнесенных к формации *Sublariceta cajanderi*. В пределах формации выделено 2 группы ассоциаций: группа лиственничных редколесий кустарничково-зеленомошных и группа лиственничных редколесий кедровостланиковых. Корреспондирующая формация лиственничных редколесий из лиственницы даурской *Sublariceta dahuricae* приводится Б.А. Быковым (1960) и В.Б. Сочавой (1961).

На вулканических плато Ушковский дол и Толбачинский дол лиственничные редколесья имеют широкое распространение. В фоновых условиях (на плато Ушковский дол) они формируют верхнюю границу леса на высотах 950–1000 м, выше сменяясь лиственничными рединами с кедровым стлаником. На плато Толбачинский дол лиственничные редколесья распространены на лавовых потоках 1500-летнего возраста, на которых уже сформировался почвенно-пирокластический чехол. Они также характерны для зарастающих молодых пирокластических отложений. Некоторые ассоциации лиственничных редколесий имеют вулканогенное происхождение и сформировались после сильных нарушений лиственничных лесов при извержении 1975–1976 гг., когда произошла гибель большей части древостоев. Как следствие, возникли лиственничные редколесья с низкой сомкнутостью древостоев, в которых, в зависимости от степени нарушения, либо сохранился прежний флористический состав сообществ, либо наблюдается внедрение видов, не характерных для фоновых лиственничников.

Группа асс. *Sublariceta cajanderi fruticoso-varioherbosa* — лиственничные редколесья кустарничково-разнотравные

Асс. *Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum* — лиственничное редколесье кустарничково-разнотравное (Приложение, табл. 3, 6). Сообщества ассоциации являются производными от сообществ асс. *Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum*, описанной нами ранее (Нешатаева и др., 2009а). Сообщества ассоциации отличаются низкой сомкнутостью древесного яруса (0,2). Средний возраст лиственницы 230 лет, диаметр стволов 58 см, высота 23 м. Кроме лиственницы в древесном ярусе также отмечены *Populus suaveolens*, *Betula ermanii*, *B. plathyphylla*, *Salix bebbiana*, встречается *Picea ajanensis*. Сообщества ассоциации характеризуются развитым подлеском (сомкнутость 0,3), в котором преобла-

дают *Rosa acicularis*, *Lonicera caerulea*, присутствуют *Spiraea beauverdiana*, *Ribes triste*, *Potentilla fruticosa*, *Pinus pumila*. Вследствие полного уничтожения пеплопадами последних извержений травяно-кустарничкового яруса здесь отсутствуют виды, характерные для кустарниково-разнотравных лиственничников, которые были распространены здесь ранее (до 1975 г.). В настоящее время в травяно-кустарничковом ярусе (покрытие до 15%) преобладают *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Chamerion angustifolium*, *Vaccinium uliginosum*. Покрытие мохово-лишайникового яруса 30%, обильны мхи *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Pleurozium schreberi*, из лишайников *Cladonia cornuta*. Сообщества, характеризующиеся обедненным и разреженным травяно-кустарничковым ярусом, отнесены нами к варианту ***oligoherbosum*** — редкотравному.

Группа асс. ***Sublariceta cajanderi ledosa*** — лиственничные редколесья багульниковые

Асс. ***Sublaricetum cajanderi ledosum*** — лиственничное редколесье багульничное (Приложение, табл. 3, 6; цв. вкл., рис. 45). Сообщества ассоциации отличаются низкой сомкнутостью древесного яруса (0,2), который образован *Larix cajanderi* с незначительным участием *Betula plathyphylla*. Сообщества описаны на лавовом потоке 1800-летнего возраста в долине р. Озерная. Корреспондирующие сообщества сомкнутых лиственничников со сходным составом подчиненных ярусов подробно охарактеризованы нами ранее (Нешатаева и др., 2009а) в составе асс. ***Laricetum cajanderi ledosum***.

Группа асс. ***Sublariceta cajanderi uliginosi vacciniosa*** — лиственничные редколесья голубичные

Асс. ***Sublaricetum cajanderi uliginosi vaccinosum*** — лиственничное редколесье голубичное (Приложение, табл. 3, 6). Сообщества ассоциации являются производными от лиственничников голубичных — асс. ***Laricetum uliginosi vaccinosum***, впервые описанных для Центральной Камчатки Г.И. Каревым (1933). Впоследствии тип леса «*лиственничник голубичный*» выделяли также В.В. Стефин (1962), Н.Е. Кабанов (1963) и Д.Ф. Ефремов (1973). Асс. ***Laricetum uliginosi vaccinosum*** подробно охарактеризована нами ранее (Нешатаева и др., 2009а).

Асс. ***Sublaricetum cajanderi leymoso interioris- uliginosi vaccinosum*** — лиственничное редколесье волоснецово-голубичное (Приложение, табл. 3, 6; цв. вкл., рис. 15). Ассоциация является вулканогенно-трансформированным вариантом асс. ***Sublaricetum cajanderi uliginosi vaccinosum***. Подобные вулканогенные «сообщества-химеры» (термин предложен В.В. Якубовым) широко распространены в вулканически активных районах Камчатки. Для них характерно наличие группы пионерных видов, которые заселяют вновь образованный вулканогенный субстрат наряду с сохранившимися компонентами исходных сообществ. Древостой сомкнутостью 0,1–0,2 образован лиственницей с участием во втором пологе ивы Бебба. Средний диаметр стволов лиственницы 20–30 см, высота 12–15 м,

общий запас 55 м³/га. Средний возраст лиственницы 100–120 лет. В разреженном подлеске (сомкнутость 0,1) присутствуют *Lonicera caerulea*, *Salix pulchra*, *Alnus fruticosa* и др. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 30%) преобладает *Leymus interior* (18–20%), обильна *Vaccinium uliginosum* (10–12%). В мохово-лишайниковом ярусе (35%) господствуют пионерные мхи *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*. В составе ассоциации выделено 2 варианта, различающиеся по особенностям вертикальной структуры сообществ: var. *typicum* — типичный, var. *fruticosum* — кустарниковый — с развитым кустарниковым ярусом.

Группа асс. *Sublariceta cajanderi pumilae–pinosa* — лиственничные редколесья кедровостланиковые

Асс. *Sublaricetum cajanderi pumilae pinosum* — лиственничное редколесье кедровостланиковое (Приложение, табл. 3, 6). Ассоциация была описана нами (Нешатаева и др., 2009а) для восточных склонов Срединного хребта, где она встречается на высотах 500–600 м над ур. моря. Сообщества ассоциации на плато Толбачинский дол встречаются на высотах 600–850 м, они также распространены на зарастающем лавовом потоке 1500-летнего возраста в долине р. Озерная, у оз. Амрок.

Группа асс. *Sublariceta cajanderi alnosa kamtschaticae* — лиственничные редколесья ольховниковые

Асс. *Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae* — лиственничное редколесье ольховниковое (Приложение, табл. 3, 6; цв. вкл., рис. 16). Сообщества ассоциации являются вулканогенными, характерными для зарастающих рыхлых вулканических отложений. Лиственница и ольховый стланник значительно отличаются по экологии, поэтому в фоновых условиях они, как правило, не образуют смешанных фитоценозов. Сообщества ассоциации описаны на плато Толбачинский дол на участках, покрытых мощным чехлом свежих пирокластических отложений на высотах 480–870 м над ур. моря. Древесный полог сомкнутостью 0,2 образован лиственницей с участием тополя душистого и каменной березы. Средний диаметр стволов лиственницы 26 см, средняя высота 12 м. Максимальный возраст древостоя лиственницы 316 лет. Общий запас достигает 66 м³/га. Характерен сомкнутый подлесок из *Alnus fruticosa* (сомкнутость 0,3–0,5). В подлеске часто присутствуют другие виды кустарников, из них константны *Pinus pumila*, *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*. Травяно-кустарничковый ярус разрежен (покрытие не превышает 10%), преобладают *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Atragene ochotensis*, характерны *Saxifraga cherlerioides*, *S. funstonii*, *Dryopteris fragrans*, *Sedum telephium* var. *purpureum*, *Trisetum spicatum*. Мохово-лишайниковый ярус (среднее покрытие 40%) образован пионерными видами мхов и лишайников.

Динамические потенции сообществ определяются биологическими особенностями эдификаторов. Ольховый стланник ежегодно образует мощный лиственной

опад. В его корневых клубеньках содержатся симбионтные азотфиксирующие микроорганизмы, способствующие быстрому разложению листового опада и улучшению почвенных условий, что ведет к формированию сомкнутых сообществ ольховника. Со временем кроны ольховника сомкнутся и всходы лиственницы не смогут произрастать в условиях сильного затенения, поэтому ольховник будет постепенно вытеснять лиственницу. В течение жизни 2-х поколений лиственницы ольховник займет ее место. Сообщества ассоциации будут сменяться ольховниками спиреево-вейниковыми (асс. *Alnetum kamtschaticae spiraeoso-calamagrostidosum*).

Группа асс. *Sublariceta cajanderi oligoherbosa* — лиственничные редколесья редкотравные

Группа ассоциаций выделяется по аналогии с корреспондирующей группой асс. *Lariceta cajanderi oligoherbosa* — лиственничники редкотравные.

Асс. *Sublaricetum oligoherbosum* — лиственничное редколесье редкотравное (Приложение, табл. 3, 6). Кроме лиственницы в древесном ярусе обычна ива Бейба (*Salix bebbiana*). В небольших количествах присутствуют *Populus suaveolens*, *Salix caprea*, *Betula platyphylla*. Средний диаметр стволов лиственницы 10–28 см, средняя высота 9–13 м. Максимальный возраст древостоя лиственницы 130 лет, максимальный запас 36 м³/га. Сомкнутость кустарникового яруса менее 0,1, константны *Pinus pumila*, *Ribes triste*, *Lonicera chamissoi*, *Salix pulchra*. Среднее покрытие травяно-кустарничкового яруса 8%, максимальное 15%. Константны *Chamerion angustifolium*, *Atragene ochotensis*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, характерны *Leymus interior*, *Poa malacantha*, *Equisetum variegatum*. Среднее покрытие мохово-лишайникового яруса 25%. Видовой состав мхов такой же, как и в сообществах лиственничных редколесий ольховниковых. Из мхов обильны *Polytrichum juniperinum*, *Niphotrichum canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum* и *Racomitrium lanuginosum*, из лишайников — *Cladonia arbuscula*, *C. rei*. В составе ассоциации выделены 2 варианта: var. *typicum* — типичный и var. *variobryosum* — пионерномоховой, для которого характерно высокое покрытие мхов (30%).

Асс. *Sublaricetum racomitriosum* — лиственничное редколесье пионерномоховое (Приложение, табл. 3, 6; цв. вкл., рис. 17). В древесном ярусе сомкнутостью 0,2 кроме лиственницы могут также присутствовать и другие виды деревьев. Характерно отсутствие тополя. Средний диаметр лиственницы на пробных площадях от 27 до 63 см, средняя высота древостоя 13–19 м, средний возраст древостоя лиственницы 270 лет, максимальный запас 105 м³/га. Подлесок разрежен, сомкнутость в среднем 0,1, константны *Pinus pumila*, *Ribes triste*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea*. Травяно-кустарничковый ярус не развит (покрытие 3%) и крайне обеднен: на пробной площадке отмечено не более 8 видов. Константны *Chamerion angustifolium* и *Calamagrostis purpurea* ssp.

langsдорffii, встречаются *Vaccinium uliginosum* и *Equisetum arvense*. Сообщества ассоциации характеризуются развитым мохово-лишайниковым ярусом (среднее покрытие 67%), из них мхов 50%. Среди мхов наиболее обилен *Polytrichum juniperinum*, константны *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum piliferum*, *Sanionia uncinata*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus* и *Pleurozium schreberi*. Из лишайников обильны *Cladonia cornuta*, *C. arbuscula*.

В составе ассоциации выделены 2 варианта: var. *fruticosum* — кустарниковый (сомкнутость кустарникового яруса до 0,3) и var. *lichenosum* — лишайниковый (покрытие лишайников до 30%).

Бореальные лиственные леса

Формация *Betuleta ermanii* — каменноберезовые леса

Каменноберезовые леса являются наиболее широко распространенной лесной формацией Камчатки. Они встречаются на западном и восточном побережьях полуострова, а также образуют хорошо выраженный высотный пояс в горах. По данным В.А. Шамшина (1972, 1999), максимальная высота каменной березы на Камчатке 19,5 м (обычно 14–16 м), максимальный диаметр 60 см. Ее максимальный возраст обычно не превышает 350 лет (Шамшин, 1999). Каменная береза относится к светолюбивым и ветроустойчивым древесным породам. Несмотря на невысокую сомкнутость древесного яруса (0,5–0,6), она является сильным эдификатором, обычно образующим одновидовые древостои. Каменная береза — влаголюбивая и холодостойкая древесная порода, предпочитающая мощные хорошо аэрируемые лесные почвы. Однако в районах активного вулканизма она может произрастать на скелетных вулканических почвах и рыхлых пирокластических отложениях. Корневая система каменной березы поверхностная, основная масса корней находится в верхних (до 50 см) горизонтах почвы (Ефремов, 1969). В разновозрастных каменноберезняках хорошо выражена подземная сомкнутость корневых систем (Кабанов, 1972). Эколого-фитоценотическая классификация каменноберезовых лесов Камчатки разработана нами ранее (Нешатаева, 2004, 2009).

Группа асс. *Betuleta ermanii varioherbosa* — каменноберезняки разнотравные

Асс. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* — каменноберезняк кустарниково-разнотравный (Приложение, табл. 3, 7). Сообщества ассоциации описаны С.Ю. Липшицем (Липшиц, Ливеровский, 1937) под названием «горные субальпийского характера каменные березняки с кустарниковым подлеском» (*Betuleta ermani fruticosa*). Н.Е. Кабанов (1969) в составе 4-х групп типов каменноберезовых лесов Камчатки различал каменноберезовые леса с кустарниками (*Ermani betuletum fruticosum*). Тип леса «кустарниково-разнотравные березняки» также выделяет В.А. Шамшин (1999). Асс. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* была подробно охарактеризована нами ранее (Нешатаева, 2009).

В составе ассоциации выделены 2 субассоциации: subass. *typicum* — типичная, описанная ранее (Нешатаева и др., 2002), и новая вулканогенная subass.

oligoherbosum — редкотравная, характеризующаяся обедненным флористическим составом и разреженным травяным ярусом (покрытие 5–10%).

Группа асс. *Betuleta ermanii fruticosa* — каменноберезняки кустарниковые (стланиковые)

Асс. *Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae* — каменноберезняк ольховниковый (Приложение, табл. 3, 7). Сообщества ассоциации характеризуются развитым подлеском из ольховника (*Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*). Каменноберезняки с подлеском из ольхового стланика описаны различными авторами (Павлов, 1936; Тюлина, 1936; Шамшин, 1999; Нешатаева и др., 2002). Они распространены на горных склонах и террасах на верхней границе пояса каменноберезовых лесов, в полосе их контакта с поясом стлаников. Подробная характеристика сообществ ассоциации приведена нами ранее (Нешатаева, 2009). На вулканогенных отложениях плато Толбачинский дол нами выделен новый вариант ассоциации — var. *oligoherbosum* — редкотравный, характеризующийся низким проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса (до 5%) и крайне бедным видовым составом.

Субформация *Subbetuleta ermanii* — каменноберезовые редколесья

Каменноберезовые редколесья на плато Толбачинский дол распространены на высотах более 600 м над ур. моря и характеризуются крайне разреженным ярусом березы (сомкнутость менее 0,2). При этом их флористический состав и соотношение ярусов существенно не отличаются от каменноберезовых лесов. Мы выделяем субформацию *Subbetuleta ermanii* — каменноберезовые редколесья. В ее пределах выделены группы ассоциаций и ассоциации по аналогии с корреспондирующими синтаксонами формации *Betuleta ermanii*.

Группа асс. *Subbetuleta ermanii fruticoso-varioherbosa* — каменноберезовые редколесья кустарниково-разнотравные

Асс. *Subbetuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* — каменноберезовое редколесье кустарниково-разнотравное (Приложение, табл. 3, 7). В составе ассоциации нами выделена новая субассоциация — subass. *oligoherbosum* — редкотравная. Сообщества субассоциации описаны на старом лавовом потоке; они сформировались на месте погибшего при извержении листовничника кустарниково-разнотравного. Древесный ярус образован каменной березой, сомкнутость 0,1. Средний возраст древостоя 22 года, средний диаметр 9 см, средняя высота 6 м, количество стволов на пробную площадь 37 шт. (925 шт./га), запас 8 м³/га. Для сообществ субассоциации характерен развитый кустарниковый ярус сомкнутостью 0,6–0,7, в котором господствуют *Rosa acicularis*, *Alnus fruticosa*, *Lonicera chamissoi*. В разреженном травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 5%) преобладают *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Chamerion angustifolium*, *Atragene ochotensis*. Виды мезофильного разнотравья практически отсутствуют. Покрытие

мохово-лишайникового яруса 25%, он образован пионерными видами, с наибольшим покрытием встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens* и *Polytrichum juniperinum*.

Группа асс. *Subbetuleta ermanii fruticosa* — каменноберезовые редколесья кустарниковые (стланиковые)

Асс. *Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae* — каменноберезовое редколесье ольховниковое (Приложение, табл. 3, 7; цв. вкл., рис. 18). Сообщества ассоциации описаны на верхней границе лесного пояса плато Толбачинский дол на высотах 500–920 м над ур. моря. Для древесного яруса (сомкнутость 0,2) характерно значительное участие рябины сибирской (*Sorbus aucuparia* ssp. *sibirica*) — до 45% по запасу. Иногда в примеси могут присутствовать и другие деревья. Сообщества ассоциации представлены как молодняками березы каменной, сформировавшимися после извержения 1975–76 гг., так и сообществами с сохранившимися старыми березами. Средний возраст старого поколения березы каменной 130 лет, средний диаметр ствола 30–40 см, высота 8–10 м. Общий запас до 100 м³/га. Сомкнутость подлеска в среднем 0,4 (максимальная 0,6), господствует ольховый стланник, константны смородина (*Ribes triste*), жимолость (*Lonicera caerulea*), кедровый стланник и спирея (*Spiraea media*). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 30–50% (в среднем 26%), обильны *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii* и *Chamerion angustifolium*, часто присутствуют *Atragene ochotensis*, *Poa malacantha* и *Saxifraga funstonii*. В мохово-лишайниковом ярусе (среднее покрытие 15%) преобладают пионерные виды мхов, обычные для зарастающих вулканических отложений. Кроме них с высоким постоянством встречаются виды родов *Brachythecium* и *Sciuro-hypnum*, которые характерны для фоновых каменноберезовых лесов Камчатки (Нешатаева и др., 2002).

В составе ассоциации нами выделены 2 варианта: var. *typicum* — типичный и var. *oligoherbosum* — редкотравный, характеризующийся разреженным травяно-кустарничковым ярусом (общее покрытие менее 10%).

Формация *Betuleta platyphyllae* — белоберезовые леса

Белоберезовые леса и редколесья, образованные березой плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz. (syn.: *B. japonica* Winkler, *B. kamtschatica* (Regel) Jansson ex Vassil.), распространены преимущественно в районах Центральной Камчатки. Изредка они также встречаются во внутренних районах Южной и Восточной Камчатки (Биркенгоф, 1938; Комаров, 1940; Любимова, 1961; Кабанов, 1963). В Центральной долине Камчатки белоберезняки встречаются на аллювиальных почвах в речных долинах, а также на надпойменных террасах и водоразделах. Как правило, белоберезняки имеют производный характер. Они формируются на месте сгоревших еловых и лиственничных лесов. Сообщества разнотравных белоберезняков имеют значительное флористическое сходство с корреспондирующими сообществами каменноберезовых лесов (Нешатаева, 2009). На плато Тол-

бачинский дол белоберезняки распространены в нижней части лесного пояса на высотах от 100 до 450 м над ур. моря, где они замещают сообщества каменноберезняков.

Группа асс. *Betuleta platyphyllae fruticoso-herbosa* — белоберезняки кустарниково-разнотравные

Асс. *Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum* — Белоберезняк кустарниково-разнотравный (Приложение, табл. 3, 8). Сообщества ассоциации характеризуются развитым подлеском из *Lonicera edulis*, *Spiraea beauverdiana*, *Rosa amblyotis*, а также преобладанием видов мезофильного разнотравья (*Thalictrum minus*, *Equisetum arvense*, *Artemisia opulenta*, *Aconitum fisheri*, *Trisetum sibiricum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Pedicularis resupinata*, *Veratrum oxysepalum* и др.). Ассоциация была подробно охарактеризована нами ранее (Нешатаева, 2009). Сообщества ассоциации описаны в нижней части плато Толбачинский дол на высотах 50–80 м над ур. моря в долине р. Озерная, близ оконечности лавовых потоков, спускающихся с верхней части плато. Характерно, что белоберезняки не были отмечены на лавовых потоках. Сообщества белоберезовых лесов Толбачинского дола отнесены нами к субассоциации *typicum* — типичной, варианту *typicum* — типичному, которые были выделены нами ранее (Нешатаева, 2009).

Формация *Populeta tremulae (Tremuleta)* — осиновые леса

Осина (*Populus tremula* L.) распространена в районах Центральной Камчатки, встречаясь единично в белоберезовых лесах, ельниках и лиственничниках. Чистые осинники формируются редко, они имеют производный характер. Отмечены на гаях, вырубках и надпойменных террасах. По мнению В.Л. Комарова (1940), осиновые леса возникли на полуострове в недавнем прошлом под влиянием вулканической деятельности и связаны с легкими вулканическими почвами. С.Ю. Липшиц (Липшиц, Ливеровский, 1937) подчеркивает их производный характер и отмечает, что растительный покров и почвы осинников очень сходны с таковыми хвойных лесов. А.Л. Биркенгоф (1938) и В.Г. Турков (1964) указывают, что осинники, являясь временными сообществами, соответствуют местоположениям и условиям местообитаний лиственничных лесов. В Центральной долине Камчатки осиновые леса встречаются изредка, небольшими участками среди белоберезняков, ельников и лиственничников. Осинники приурочены к нормально дренированным местообитаниям.

Группа асс. *Populeta tremulae fruticosa* — осинники кустарниковые (стланиковые)

Асс. *Populetum tremulae fruticosum* — осинник кустарниковый (Приложение, табл. 3, 9). Сообщества ассоциации характеризуются развитым кустарниковым ярусом (сомкнутость до 0,7), образованным *Rosa amblyotis*, *R. acicularis*, *Lonicera caerulea*, *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*. Травяной ярус значитель-

но разрежен (покрытие 5%). В его составе отмечены *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Equisetum hyemale*, *E. arvense*, *Pyrola incarnata*, *Orthilia secunda*, *Galium boreale*, *Rubus arcticus*, *Lathyrus pilosus*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium* и др. Мохово-лишайниковый ярус не выражен. В основаниях стволов осины встречаются отдельные экземпляры мхов *Brachythecium erythrorrhizon*, *B. albicans*, *Hypnum cupressiforme*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pylaisia polyantha*. Из лишайников единично отмечены *Peltigera rufescens*, *P. extenuata*, *Cladonia chlorophaea*, *C. farinacea*. По флористическому составу сообщества ассоциации сходны с асс. ***Populetum tremulae calamagrostidosum*** фоновых местообитаний, описанной нами ранее (Нешатаева, 2009). В составе ассоциации выделена субассоциация — ***oligoherbosum*** — редкотравная, характеризующаяся обедненным и сильно разреженным травяно-кустарничковым ярусом (покрытие до 5%). Сообщества ассоциации являются производными и формируются на месте лиственничников кустарниково-разнотравных после пожаров и вулканогенных нарушений.

Асс. ***Populetum tremulae alnosum kamtschaticae*** — осинник ольховниковый (Приложение, табл. 3, 9). Сообщества ассоциации являются специфически вулканогенными. Описаны у подножия конуса Каменистая на лавовом потоке возраста 1300 лет. Древесный ярус (сомкнутость 0,3) образован осиной с участием лиственницы и незначительной примесью березы белой и ивы Бебба. Средний диаметр стволов осины 39 см, высота 13 м, средний возраст 48 лет. Общий запас 105 м³/га. В подлеске (сомкнутость 0,25) господствует *Alnus fruticosa* (покрытие 20%) обилён *Pinus pumila* (5%). Травяно-кустарничковый ярус не развит (покрытие 2%), отмечены *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Chamerion angustifolium*, *Poa malacantha* и др. Мохово-лишайниковый ярус также не развит (покрытие 2%), отмечены пионерные виды мохообразных и лишайников. Сообщества ассоциации являются производными от лиственничников с подлеском из кедрового и ольхового стлаников, произраставших здесь до извержения 1975–76 гг.

В фоновых районах Центральной Камчатки в долинах рек встречаются осинники кустарниково-разнотравные (***Populetum tremulae fruticoso-varioherbosum***), сходные по составу подчиненных ярусов с сообществами корреспондирующей асс. ***Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum*** — лиственничник кустарниково-разнотравный, однако в них ольховый стланник присутствует редко и в небольшом количестве.

Формация ***Subpopuleta suaveolentis*** — тополевые редколесья
из тополя душистого

Тополь душистый (*Populus suaveolens*) — быстрорастущая пионерная древесная порода, как правило, поселяется на молодых песчано-галечных аллювиях и образует кратковременные серийные сообщества формации ***Populeta suaveolentis***, длительность существования которых ограничена возрастом одного поколения

лесообразующей породы. В пойменных лесах Камчатки максимальный возраст тополя обычно не превышает 120–140 лет (Нешатаева и др., 2005б). Тополевые леса и редколесья распространены на Камчатке в поймах крупных рек. В Ключевской группе вулканов тополевые редины и редколесья встречаются на молодых вулканогенных субстратах и на конусах выноса «сухих речек». На вулканическом плато Толбачинский дол тополь образует пионерные сообщества на верхней границе леса на месте уничтоженных вулканическими извержениями каменноберезняков, лиственничников и лиственничных редколесий.

Поскольку тополь душистый является холодостойкой и быстрорастущей древесной породой, он легко осваивает свободные от растительности вулканогенные местообитания в лесном поясе и на верхней границе леса. Глубокая и разветвленная корневая система тополя позволяет ему заселять рыхлые водопроницаемые пирокластические субстраты. Сообщества вулканогенных тополевых редколесий, в отличие от сообществ корреспондирующей формации *Populeta suaveolentis*, не являются пойменными. Они формируются в мезофильных условиях на шлаково-пепловых отложениях в окрестностях действующих вулканов. Это кратковременно-производные сообщества, существующие лишь в течение жизни одного поколения тополя. Сходные сообщества тополевых редколесий были отмечены нами также на песчано-пепловых отложениях «сухих речек» Центральной Камчатки (Нешатаева, 1987) и на песчаных аллювиальных отложениях на п-ове Камчатского Мыса (Восточная Камчатка). В процессе своего развития они достигают сомкнутости не более 0,3, их структура и флористический состав значительно отличаются от таковых пойменных тополевников.

По нашему мнению, вулканогенные тополевые редколесья необходимо рассматривать в пределах особой формации *Subpopuleta suaveolentis* — тополевые редколесья из тополя душистого, включая их в особый класс формаций *Subpopuleta suaveolentis* — дальневосточные тополевые редколесья.

Группа асс. *Subpopuleta suaveolentis alnosa kamtschaticae* — тополевые редколесья ольховниковые

Асс. *Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae* — тополевое редколесье ольховниковое (Приложение, табл. 3, 10; цв. вкл., рис. 19). Сообщества ассоциации описаны на плато Толбачинский дол на высотах 550–750 м над ур. моря на лавовых потоках возраста менее 2000 лет, перекрытых мощным почвенно-пирокластическим чехлом и слоем тефры последнего извержения. Это специфические вулканогенные сообщества с низкой сомкнутостью древесного яруса (0,15). В древостое характерно наличие тополей старшего поколения (сформировавшегося до извержения) и примесь *Betula ermanii*, *Salix bebbiana* и *Sorbus sibirica*. Средний диаметр стволов тополя 30 см при высоте 12 м, средний возраст 50–60 лет (максимальный 146 лет), общий запас от 50 до 100 м³/га. Характерен хорошо развитый подлесок из ольхового стланика сомкнутостью 0,2–0,4. В подлеске незначительно представлены кедровый стланик и другие виды кустарников. Тра-

вяно-кустарничковый ярус не выражен, единично встречаются *Leymus interior* и *Chamerion angustifolium*. Мохово-лишайниковый ярус (среднее покрытие 20%) образован пионерными мохообразными и лишайниками, типичными для зарастающих свежих пирокластических отложений.

Группа асс. *Subpopuleta suaveolentis oligoherbosa* — тополевые редколесья редкотравные

Асс. *Subpopuletum suaveolentis oligoherbosum* — тополевое редколесье редкотравное (Приложение, табл. 3, 10; цв. вкл., рис. 20). Сообщества ассоциации характерны для молодых рыхлых вулканогенных отложений; описаны на плато Толбачинский дол на высотах 400–950 м над ур. моря. Ассоциация подробно охарактеризована нами ранее (Нешатаева и др., 2007). В составе ассоциации мы выделяем 3 варианта: var. *leymetosum interioris* — волоснецовый (покрытие *Leymus interior* 5–15%); var. *fruticosum* — кустарниковый (покрытие *Alnus fruticosa* 3%); var. *lichenosum* — лишайниковый (покрытие лишайников 20%).

Асс. *Subpopuletum suaveolentis racomitriosum* — тополевое редколесье пионерномоховое (Приложение, табл. 3, 10). Сообщества ассоциации распространены на плато Толбачинский дол, описаны в районе конуса Бубочка (Владимира) на обширном шлаковом поле на высоте 680 м над ур. моря. Древесный ярус (сомкнутость 0,1) образован тополем с единичной примесью каменной березы и рябины сибирской. Средний диаметр старшего поколения тополя 35 см, высота 11 м, средний возраст 87 лет. Общий запас 29 м³/га. Кустарниковый ярус (сомкнутость 0,15) образован ольховым стлаником с единичным участием *Lonicera caerulea*, *Ribes triste* и *Rosa amblyotis*. Травяно-кустарничковый ярус не выражен, общее проективное покрытие трав не превышает 1%. Единично отмечены пионерные виды длиннокорневищных злаков и розеточных трав, характерные для зарастающих шлаковых полей: *Poa malacantha* var. *vivipara*, *Leymus interior*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Papaver microcarpum*, *Silene repens*, *Dianthus repens* и др. Для сообществ ассоциации характерен развитый мохово-лишайниковый ярус, образованный пионерными мхами и лишайниками. Общее покрытие мхов 70%, среди них преобладает *Niphotrichum canescens* (60%), встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum* и др. Покрытие лишайников 4%, из них наиболее обильны *Cladonia rei*, *C. fimbriata*, *C. cornuta* ssp. *cornuta*, *Peltigera leucophlebia*, *P. didactyla*.

Стланиковая и кустарниковая растительность

Формация *Pineta pumilae* — сообщества кедрового стланика

Кедровый стланик имеет широкий экологический ареал и может встречаться от приморских песков до горных лишайниковых тундр. Он довольно требователен к освещению и не требователен к почвенному богатству, способен произрастать на каменистых и щебнистых склонах, рыхлых и бедных вулканических

отложениях, примитивных почвах. На Камчатке кедровый стланик одним из первых заселяет переветренные и перемытые пески «сухих речек», отложения вулканического шлака и пепла, каменные россыпи. Сообщества кедрового стланика на Камчатке изучены довольно хорошо (Нешатаева, 1983а, 1983б, 1988, 1994а, 2009, 2011; Нешатаев, Нешатаева, 1985; Хоментовский, 1995). Нами разработана подробная эколого-фитоценотическая классификация сообществ кедрового стланика (Нешатаева, 2011).

Группа асс. *Pineta pumilae fruticosa* — кедровостланики кустарниковые

Асс. *Pinetum pumilae juniperosum* — кедровостланик можжевельниковый (Приложение, табл. 11; цв. вкл., рис. 42, 44). Сообщества ассоциации формируются на обнаженных лавовых потоках возраста до 1500 лет, описаны в бассейне р. Озерная. Для них характерен хорошо развитый кустарниковый ярус (средняя сомкнутость 0,6). 1-й подъярус из кедрового стланика сомкнутостью 0,2–0,7 (в среднем 0,4), 2-й подъярус образован *Juniperus sibirica* (покрытие до 25%), в нем нередко присутствует также *Spiraea beauverdiana*. Травяно-кустарничковый ярус крайне разрежен, его проективное покрытие не превышает 1%. Характерен скальный комплекс видов: *Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana*, *Saxifraga cherlerioides*, константны также *Ledum palustre* ssp. *decumbens* и *Trisetum spicatum* ssp. *molle*. Среднее покрытие мохово-лишайникового яруса 42%. Пионерные виды мхов (покрытие 12%) приурочены к местам скопления мелкозема и пепла на поверхности лав. Преобладают лишайники (покрытие 30%), формирующие на камнях плотные синузии, из них наиболее обильны *Stereocaulon paschale* и *S. vesuvianum*, а также *Cladonia uncialis* ssp. *uncialis* и *C. amaurocraea*, а также накипные эпилитные лишайники родов *Rhizocarpon* и *Lecanora*.

В составе ассоциации мы выделяем 2 субассоциации: *typicum* — типичная и *stereocaulosum vesuvianii* — стереокаулевая (с преобладанием в мохово-лишайниковом ярусе видов рода *Stereocaulon*). В пределах этой субассоциации выделено 2 варианта по присутствию различных видов деревьев: var. *betuletosum plathyphyllae* — белоберезовый и var. *laricetosum cajanderi* — лиственничный.

Группа асс. *Pineta pumilae lichenosa* — кедровостланики лишайниковые

Асс. *Pinetum pumilae stereocaulosum* — кедровостланик стереокаулевый (Приложение, табл. 11; цв. вкл., рис. 21). Сообщества кедровостлаников с преобладанием *Stereocaulon alpinum* и *S. paschale* описаны В.Н. Васильевым (1956) в Анадырском крае. Для Камчатки эта ассоциация ранее не приводилась. Сообщества ассоциации описаны нами в бассейне р. Озерная на 270-летнем лавовом потоке, не перекрытом рыхлыми вулканогенными отложениями (поток конуса Звезда). Для сообществ ассоциации характерен разреженный ярус кедрового стланика (сомкнутость 0,15). Из кустарников отмечены *Juniperus sibirica* и *Spiraea beauverdiana*. Травяно-кустарничковый ярус не выражен, покрытие трав и кустарничков менее 1%. Их видовой состав близок к составу сообществ предыдущей

ассоциации: отмечены *Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana*, *Saxifraga cheralioides*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens* и *Trisetum spicatum* ssp. *molle*. В мохово-лишайниковом ярусе (50%) преобладают лишайники (40%), из них доминирует *Stereocaulon vesuvianum*, обильны *S. paschale* и *S. glareosum*. Из мхов отмечены *Racomitrium lanuginosum* и *Polytrichum piliferum*.

Группа асс. *Pineta pumilae oligoherbosa* — кедровостланики редкотравные

Асс. *Pinetum pumilae racomitriosum* — кедровостланик пионерномоховой (Приложение, табл. 11). Сообщества ассоциации описаны нами на плато Толбачинский дол на высотах 400–950 м над ур. моря. Они формируются на месте погибших кедровостлаников и лиственничных редколесий кедровостланиковых, погребенных мощным слоем тефры извержения 1975–1976 гг. Для сообществ ассоциации характерен ярус кедрового стланика с сомкнутостью 0,2–0,3, единично присутствуют *Alnus fruticosa*, *Juniperus sibirica* и другие кустарники. Среднее покрытие травяно-кустарничкового яруса 15%, обильны *Leymus interior* и *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, константны *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Atragene ochotensis*, *Chamerion angustifolium*, *Empetrum nigrum*, *Poa malacantha*. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит (среднее покрытие 65%), преобладают *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens* и другие пионерные виды мхов. Среднее покрытие лишайников 20%, преобладают *Stereocaulon vesuvianum*, *S. glareosum* и *Cladonia arbuscula*. Сообщества ассоциации отличаются довольно богатым видовым составом лишайников: на пробных площадях отмечено от 34 до 41 вида эпигейных и эпилитных лишайников. В составе ассоциации нами выделены 2 варианта по признаку отсутствия или единичного присутствия лиственницы: var. *typicum* — типичный и var. *laricetosum cajanderi* — лиственничный.

Формация *Alneta kamtschaticae* — сообщества ольхового стланика

Ольховый стланик широко распространен в вулканических районах Камчатки, поскольку он способен хорошо развиваться на бедных азотом вулканических отложениях за счет наличия азотфиксирующих клубеньковых бактерий на корнях. Благодаря этому он способен заселять ювенильные субстраты, свободные от растительности. Близкий подвид ольхового стланика *Alnus fruticosa* ssp. *sinuata* характерен для вулканогенных местообитаний Японии (Tsuyuzaki, 1987). Сообщества ольхового стланика (*A. fruticosa* ssp. *kamtschatica*) занимают обширные территории в горных вулканических районах полуострова, где они представлены на склонах горных хребтов, вулканов и вулканических плато (Липшиц, Ливеровский, 1937; Елагин, 1963б). В центральных районах полуострова сообщества ольхового стланика распространены на высотах 700–900 м над ур. моря и образуют значительные по площади массивы. Ольховый стланик обладает мощным эдификаторным воздействием, что проявляется в бедности и специфичности видового состава нижних ярусов. Типологическое разнообразие ольховников невелико, в

фоновых вулканогенно-ненарушенных районах Камчатки было выделено 8 ассоциаций ольхового стланика (Нешатаева, 2009). На плато Толбачинский дол нами были описаны специфические вулканогенные сообщества ольхового стланика, которые мы рассматриваем в ранге ассоциаций.

Группа асс. *Alneta kamtschaticae herbosa* — ольховники травяные

Асс. *Alnetum kamtschaticae chamerosum* — ольховник кипрейный (Приложение, табл. 12). Сообщество ассоциации описано на плато Толбачинский дол у подножия конуса Сосед на высоте 700 м над ур. моря. Сомкнутость крон ольхового стланика 0,15. Из кустарников отмечены также *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 25%, преобладает *Chamerion angustifolium* (20%), обильна *Festuca altaica* (5%). Мохово-лишайниковый ярус (40%) образован группой пионерных видов, из лишайников (покрытие 25%) преобладают *Cladonia cornuta*, *C. chlorophaea*, *C. rei*, из мхов (покрытие 15%) обильны *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus*. В ольховниках кипрейных иногда встречается тополь душистый (сомкнутость крон до 0,05). В связи с этим мы выделяем в составе ассоциации 2 варианта: var. *typicum* — типичный и var. *populetosum suaveolentis* — тополевый.

Сообщества ассоциации являются производными, типично вулканогенными. Они формируются на месте листовенничных редколесий с подлеском из кедрового и ольхового стланика, погибших при извержении 1975–1976 гг.

Группа асс. *Alneta kamtschaticae calamagrostidosa* — ольховники вейниковые

Асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii* — ольховник вейниковый (Приложение, табл. 12). Вейниковые ольховники широко распространены на Камчатке. Ассоциация описана в Кроноцком заповеднике на высотах 450–800 м над уровнем моря (Голубицкая, Нешатаева, 1994). Сообщества ассоциации подробно охарактеризованы нами ранее (Нешатаева, 2009). В пределах типичной субассоциации — subass. *typicum* — мы выделяем 2 варианта по признаку участия в составе сообществ единичных деревьев: var. *laricetosum cajanderi* — листовенничный и var. *sorbetosum sibiricae* — рябиновый.

Группа асс. *Alneta kamtschaticae oligoherbosa* — ольховники редкотравные

Сообщества группы являются специфически вулканогенными и формируются на шлаковых полях с мощной толщей рыхлых вулканических отложений.

Асс. *Alnetum kamtschaticae oligoherbosum* — ольховник редкотравный (Приложение, табл. 12). Сообщества ассоциации описаны на плато Толбачинский дол на высотах 600–750 м над ур. моря. Сомкнутость ольхового стланика в среднем 0,5. В кустарниковом подъярусе постоянно присутствует смородина (*Ribes triste*), часто встречаются *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*. Травяно-кустарничковый ярус разрежен (среднее покрытие 9%), константны *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Atragene ochotensis*. Встреча-

ются также *Leymus interior*, *Poa malacantha*, *Polemonium boreale*, *Campanula lasiocarpa*, *Saxifraga funstonii* и др. Мохово-лишайниковый ярус (10%) образован группой пионерных мхов, характерных для вулканогенно-нарушенных сообществ. Лишайники отмечены единично.

Характерно присутствие единичных деревьев (сомкнутость крон менее 0,1). В зависимости от участия в сообществах ассоциации различных древесных пород выделены 4 варианта: var. *laricetosum cajanderi* — лиственничный, var. *betuletosum ermanii* — каменноберезовый, var. *populetosum suaveolentis* — тополе-вый, var. *salicetosum udensis* — ивовый.

Горно-тундровая растительность

Горно-тундровые сообщества распространены только в северо-западной части плато Толбачинский дол, где они приурочены к отрогам вулканов Острый Толбачик и Плоский Толбачик, а также к их подножиям. Вулканический ландшафт горно-тундрового пояса образован здесь разновозрастными лавовыми потоками и многочисленными шлаковыми конусами. На обширной территории встречаются пионерные, серийные и длительнопроизводные растительные сообщества, находящиеся на различных стадиях постэруптивных восстановительных сукцессий. Геоботаническая характеристика сообществ горных тундр Толбачинского дола приводится на основании 76 полных геоботанических описаний пробных площадей, заложенных в наиболее типичных местообитаниях горно-тундрового пояса, а также на лавовых потоках различного возраста.

Листопадные кустарничковые тундры

Формация *Vaccinieta uliginosii* — голубичная

Сообщества формации вместе с голубично-ивковыми тундрами образуют основной фон горно-тундровой растительности на высотах 1000–1200 м над ур. моря. Сообщества голубичных тундр, как правило, приурочены к плоским поверхностям крупных водоразделов, отрогов, имеющих сглаженный микрорельеф. В составе сообществ доминирует *Vaccinium uliginosum*, с высокой константностью встречаются *Salix sphenophylla*, *S. reticulata*, *S. arctica*, *Dryas punctata*, *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope lycopodioides*. Из трав наиболее обычны *Carex koraginensis*, *Agrostis kudoii*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Lloydia serotina*, *Oxytropis revoluta*, *Hedysarum hedysaroides*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Artemisia furcata*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Bistorta vivipara*. Развит мохово-лишайниковый ярус с участием *Abietinella abietina*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum acutifolium*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *C. ericetorum*, *C. islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *S. tomentosum*. На высотах 1200–1400 м над ур. моря в составе фрагментарных дриадово-диапенсиевых, дриадовых и лишайниковых тундр сухих малоснежных местообитаний встречается

голубика вулканическая *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*. Всего в составе формации нами выделено 5 ассоциаций, отличающихся соотношением видов, набором доминантов и особенностями экологической приуроченности. Сообщества 4-х ассоциаций встречаются на наиболее древних (раннеголоценовых) лавовых потоках I возрастной группы (7500–10 000 лет) и старых лавовых потоках II возрастной группы (2000–7500 лет).

Асс. *Vaccinietum uliginosii cladinosum* — лишайниково-голубичная (Приложение, табл. 13). Сообщества ассоциации характеризуются хорошо развитым лишайниковым ярусом (покрытие 40–50%), в котором преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*. Сообщества ассоциации приурочены к плоским вершинам отрогов вулкана Острый Толбачик и старым лавовым потокам, встречаются на высотах 1100–1200 м над ур. моря. Выражен слабоволнистый или бугорковатый микрорельеф за счет обрастания выходов лав (покрытие камней 2–5%). Характерны эрозионные явления — пятна обнаженного грунта (5–10% площади). В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 30–50%) преобладает *Vaccinium uliginosum*, часто обильны *Dryas punctata*, *Arctous alpina*, *Rhododendron camtschaticum*, *Loiseleuia procumbens*. С высокой константностью встречаются *Diapensia obovata*, *Cassiope lycopodioides*, *Salix sphenophylla*, *Kobresia myosuroides*, *Oxytropis pumilio* и др. Хорошо развит мохово-лишайниковый ярус, в котором преобладают лишайники *Cladonia arbuscula*, *C. amaurocraea*, *C. uncialis*, *C. stygia*, *C. phyllophora*, *C. uliginosa*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Thamnia vermicularis* var. *vermicularis* и др. Общее покрытие мхов не превышает 5–10%, доминируют *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, встречаются *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Aulacomnium turgidum* и др. Единично отмечены печеночники.

Асс. *Vaccinietum uliginosii caricoso-hyposum* — осоково-мохово-голубичная (Приложение, табл. 13). Сообщества ассоциации встречаются на высотах 1000–1200 м над ур. моря, приурочены к выровненным площадкам у подножий склонов, неглубоким западинам на поверхности широких водоразделов старых вулканических построек. Микрорельеф слабоволнистый, выходы камней и пятен голого грунта не превышают 5–10% площади. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60–70%) преобладают *Vaccinium uliginosum*, *Salix chamissonis*, *S. reticulata*, встречаются *Loiseleuria procumbens*, *Empetrum nigrum* и др. Из трав доминирует *Carex kamtschatica*, отмечены *Calamagrostis sesquiflora*, *Kobresia myosuroides*, *Equisetum arvense*, *Hedysarum hedysaroides*, *Carex koraginensis*, *Oxytropis revoluta*, *O. ochotensis*, *Artemisia furcata* и др. Моховой ярус (покрытие 30–40%) образован *Abietinella abietina*, *Aulacomnium turgidum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium* и др. Покрытие лишайников не превышает 2–5%. Из кустистых лишайников обильны *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*.

Асс. *Vaccinietum uliginosii dryadosum* — дриадово-голубичная (Приложение, табл. 13). Сообщества ассоциации приурочены к поверхностям водоразделов и плоским вершинам старых лавовых потоков возраста 2000–7500 лет, встречаются на высотах 1100–1200 м. Микрорельеф мелкобугорковатый, выходы камней и пятен голого грунта не превышают 2–5% площади. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 70–75%) преобладают *Vaccinium uliginosum* и *Dryas punctata*, встречаются *Salix sphenophylla*, *S. reticulata*, *Rhododendron camtschaticum*, *Loiseleuria procumbens* и др. Из трав преобладают *Kobresia myosuroides*, *Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis ochotensis*, *Anemone narcissiflora* subsp. *sibirica*; отмечены: *Calamagrostis sesquiflora*, *Bromopsis pumpelliana*, *Artemisia furcata*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др. Моховой ярус (20–30%) образован *Rhytidium rugosum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Abietinella abietina*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Polytrichum piliferum* и др. Общее покрытие лишайников не превышает 1–3%, они представлены *Cladonia arbuscula*, *Flavoctraria cucullata*, *Thamnia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Lobaria linita* и др.

Асс. *Vaccinietum uliginosii hylocomioso-salicosum* — мохово-ивково-голубичная (Приложение, табл. 13; цв. вкл., рис. 22). Сообщества ассоциации описаны на поверхностях лавовых потоков возраста 2000–7500 лет на высотах около 1100 м над ур. моря. Микрорельеф слабоволнистый, местами встречаются западины — как результат солифлюкционных процессов сползания грунта и мерзлотных вспучиваний. Площадь пятен голого грунта с мелкими камнями достигает 15–30%. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 40–60%) преобладают *Vaccinium uliginosum*, *Salix sphenophylla*, *S. reticulata*, встречаются *Rhododendron camtschaticum*, *Dryas punctata*, *Loiseleuria procumbens* и др. Из трав преобладают *Calamagrostis sesquiflora*, *Hedysarum hedysaroides*, *Carex koraginensis*, отмечены *Agrostis kudoj*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Artemisia furcata*, *Tofieldia coccinea*, *Kobresia myosuroides*, *Oxytropis ochotensis* и др. Моховой ярус (покрытие 20–40%) образован *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Dicranum acutifolium*, *D. spadiceum*, *Rhytidium rugosum* и др. Покрытие лишайников составляет 1–3%, они представлены *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *C. kamezatica*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Flavoctraria cucullata*, *Thamnia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum* и др.

Асс. *Vaccinietum uliginosii equisetosum* — хвощово-голубичная (Приложение, табл. 13). Сообщества ассоциации отмечены на вулканических отложениях возраста 2000–7500 лет. Эти сообщества занимают плоские поверхности или пологие склоны лавовых потоков на высотах 1100–1150 м. Микрорельеф бугорковатый. В результате эрозии площадь пятен открытого грунта достигает 10%, а площадь выходов камней 2–3%. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60–70%) преобладают *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron camtschaticum*, *Salix sphenophylla*, встречаются *Salix reticulata*, *Dryas punctata*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata* и др. Из трав наиболее обилён *Equisetum arvense*, отмечены

Calamagrostis sesquiflora, *Hedysarum hedysaroides*, *Carex koraginensis*, *Erigeron thunbergii*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Artemisia furcata*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Parnassia palustris* и др. Моховой ярус разрежен (покрытие 10%), представлен *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Racomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum bonjeanii*, *D. leioneuron*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum juniperinum* и др. Покрытие лишайников не превышает 1–3%, встречаются *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon alpinum* и др.

Ивковые кустарничковые тундры

Сообщества группы характеризуются преобладанием в составе травяно-кустарничкового яруса карликовых ив: *Salix arctica*, *S. reticulata*, *S. chamissonis*, *S. sphenophylla*. Сообщества ивковых тундр встречаются на высотах от 1100 до 1300 м над ур. моря на выложенных участках старых лавовых потоков (возраст 2000–7500 лет), а также на поверхностях более молодых вулканических субстратов (1500–2000 лет), напочвенный покров которых был значительно нарушен пеплопадами извержения Северного прорыва 1975–1976 гг.

В сообществах ивковых тундр с высокой константностью встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Dryas punctata*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*, *Cassiope lycopodioides*. Из трав обычны *Carex koraginensis*, *Agrostis kudoii*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Lloydia serotina*, *Oxytropis revoluta*, *Hedysarum hedysaroides*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Artemisia furcata*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Bistorta vivipara*. Хорошо развит мохово-лишайниковый ярус с участием *Abietinella abietina*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum acutifolium*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *C. ericetorum*, *C. islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale* и др.

В составе группы формаций выделены 3 формации: ***Saliceta chamissonis*** — ивы Шамиссо; ***Saliceta reticulatae*** — ивы сетчатой; ***Saliceta arctica*** — ивы арктической.

Формация ***Saliceta chamissonis*** — ивы Шамиссо

Асс. ***Salicetum chamissonis hylocomiosum*** — мохово-ивковая (Приложение, табл. 13). Сообщества встречаются у подножия вулкана Острый Толбачик на высотах 1200–1300 м. Они приурочены к выровненным участкам старых лавовых потоков (возраст 2000–7500 лет), встречаются на склонах северо-западной экспозиции. Для них характерны хорошо увлажненные местообитания со слабопроточным режимом. Микрорельеф представлен эрозионными бугорками, микропонижениями и ложбинами стока. Покрытие открытого грунта 10%, площадь водной поверхности водотоков 15%. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 50–55%) доминирует *Salix chamissonis* (20%), встречаются *S. reticulata*, *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*. Из трав наиболее обильна осока *Carex koraginensis*

(10%), отмечены *Calamagrostis sesquiflora*, *Poa malacantha*, *Hedysarum hedysaroides*, *Artemisia arctica*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Saxifraga nelsoniana* и др. В моховом ярусе (покрытие 15%) наиболее обильны *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Racomitrium lanuginosum*, отмечены *Climacium dendroides*, *Dicranum acutifolium*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata* и др. Лишайники (покрытие 2%) представлены *Cladonia arbuscula*, *Lobaria linita*, *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *Peltigera leucophlebia* и др.

Формация *Saliceta reticulatae* — ивы сетчатой

Асс. *Salicetum reticulatae vaccinoso-hylocomiosum* — мохово-голубично-ивковая (Приложение, табл. 13). Сообщества ассоциации встречаются на вулканических отложениях возраста 1500–2000 лет на высотах 1200–1300 м над ур. моря. Сообщества ассоциации описаны на юго-западном склоне вулканического конуса. Микрорельеф мелкобугристый, покрытие открытого грунта 10%. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60%) преобладают кустарнички *Salix reticulata* (20%) и *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* (15%), встречаются *Salix sphenophylla*, *Dryas punctata*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*. Из трав наиболее обильны *Oxytropis pumilio*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Carex koraginensis*, отмечены *Hierochloë alpina*, *Poa malacantha*, *Hedysarum hedysaroides*, *Lloydia serotina*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica* и др. В моховом ярусе (покрытие 50%) преобладают *Racomitrium lanuginosum* (25%) и *Dicranum spadiceum* (15%), менее обильны *Sanionia uncinata*, *Polytrichum juniperinum*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, единично отмечены *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Abietinella abietina*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum piliferum* и др.

Формация *Saliceta arctica* — ивы арктической

Асс. *Salicetum arcticae vaccinoso-varioherbosum* — разнотравно-голубично-ивковая (Приложение, табл. 13; цв. вкл., рис. 23). Сообщества ассоциации приурочены к склонам лавовых потоков возраста 1500–2000 лет, встречаются на высотах 1100–1150 м над ур. моря. Микрорельеф бугорковатый, покрытие открытого грунта 15%. Выражены криогенно-эрозионные процессы: сползание дернины, мерзлотные вспучивания. Выходы лав занимают 2–3% площади. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 55%) доминируют *Salix arctica* (20%) и *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* (10%), встречаются *Salix reticulata*, *S. sphenophylla*, *S. chamissonis*. Из трав доминируют *Equisetum arvense*, *Poa malacantha*, *Carex koraginensis*, отмечены *Hedysarum hedysaroides*, *Bromopsis pumPELLIANA* и др. Моховой ярус разрежен (покрытие 5%), представлен *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum piliferum*, *Ceratodon purpureus* и др.

Дриадовые тундры

Формация *Dryadeta punctatae* — дриады точечной

Дриадовые сообщества и группировки приурочены к отрогам вулканов Острый Толбачик и Плоский Толбачик, поднимаясь до верхнего предела распространения растительности — высоты 1700–1750 м над ур. моря. Наиболее широко сообщества формации представлены на высотах 1200–1300 м. Они развиваются на каменистых и щебнистых вершинах старых лавовых потоков, а также образуют фрагментарные сообщества и петрофильные группировки на пологих склонах и выпуклых формах рельефа, подверженных постоянному воздействию ветров и морозному выветриванию. Для них характерны сухие, малоснежные, каменистые местообитания со скелетными маломощными почвами. Микрорельеф образован выходами камней, бугорками и пятнами обнаженного грунта, имеющими криогенный характер. Общее проективное покрытие растений в дриадовых тундрах обычно не превышает 50–60%. Для сообществ формации наиболее характерными являются *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Salix arctica*, *S. reticulata*, *S. sphenophylla*. С высокой константностью встречаются также *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*, *Cassiope lycopodioides*, *Loiseleuria procumbens*, *Tofieldia coccinea*, *Hierochloë alpina*, *Oxytropis pumilio* и др. В мохово-лишайниковом ярусе характерно участие лишайников *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Thamniolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale* и др. Из мхов встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata* и др.

В составе формации выделено 3 ассоциации, отличающихся по набору доминантов и экологическим особенностям. Асс. *Dryadetum punctatae diapensioso-lichenosum* и *Dryadetum punctatae salicoso-hylocomiosum* распространены на высотах 1200–1300 м над ур. моря на склонах старых вулканических построек (возраст 2000–7500 лет). На более молодых лавовых потоках (1500–2000 лет) на высотах 1100–1200 м встречены сообщества ассоциации *Dryadetum punctatae salicosum*.

Асс. *Dryadetum punctatae diapensioso-lichenosum* — лишайниково-диапенсиево-дриадовая (Приложение, табл. 13; цв. вкл., рис. 24). Сообщества ассоциации описаны на склонах заросших старых лавовых потоках на высоте 1260 м. Условия местообитания хионофобные, склоны ветробойные. Микрорельеф характеризуется выраженными солифлюкционными грядами. Покрытие камней и обломков лавы достигает 15%. Открытый грунт составляет 20% площади. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 60%) содоминируют *Dryas punctata* и *Diapensia obovata*, обильны *Kobresia myosuroides*, *Loiseleuria procumbens*. Отмечены *Cassiope lycopodioides*, *Rhododendron camtschaticum*, *Salix sphenophylla*, *Oxytropis pumilio*, *Lloydia serotina*, *Hierochloë alpina*. Покрытие лишайников достигает 30%. Напочвенные лишайники представлены *Stereocaulon alpinum*, *Flavocetrar-*

ia nivalis, *Cladonia arbuscula*, *C. kanewskii*, *C. amaurocraea*, *Cetraria laevigata*, *C. nigricans*, *C. aculeata*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis*. Из эпилитных лишайников обычны виды родов *Umbilicaria*, *Parmelia*, *Rhizocarpon*. Из мхов (общее покрытие до 10%) доминирует *Racomitrium lanuginosum*.

Асс. ***Dryadetum punctatae salicoso-hylocomiosum*** — мохово-ивково-дриадовая (Приложение, табл. 13). Сообщества ассоциации описаны на высотах 1200–1300 м над ур. моря на пологих юго-западных склонах старых вулканических построек (возраст 2000–7500 лет). Микрорельеф волнистый за счет слабо выработанных солифлюкционных «ступеней». Площадь открытого грунта 5–10%, выходов камней 2–3%. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 50–60%) доминируют дриада (20%) и *Salix sphenophylla* (15%). Обильны *Calamagrostis sesquiflora*, *Carex koraginensis*, *Kobresia myosuroides*. Отмечены также *Diapensia obovata*, *Artemisia furcata*, *Oxytropis pumilio* и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи (общее покрытие 40%), из них наиболее обильны *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens* ssp. *latifolium*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* и др. Лишайниковый покров разрежен (до 3–5%), образован *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cladonia arbuscula* и др.

Асс. ***Dryadetum punctatae salicosum*** — ивково-дриадовая (Приложение, табл. 13). Сообщества ассоциации встречаются на средневозрастных лавовых потоках (1500–2000 лет) на высотах 1100–1200 м над ур. моря. Отмечены на выровненных поверхностях вулканической гряды (возраст 1500–2000 лет) на высоте 1120 м над ур. моря. Микрорельеф каменистый, мелкобугристый за счет заросших выходов лав. Каменистость субстрата 15%. Наблюдаются слабо выработанные солифлюкционные ступени. Площадь открытого грунта 5%. Сообщества ассоциации отличаются высоким флористическим разнообразием: на пробной площади отмечено 43 вида сосудистых растений. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 60%) доминируют дриада (25%) и *Salix sphenophylla* (15%), встречаются *S. arctica*, *S. reticulata*, *Rhododendron camtschaticum*, *Loiseleuria procumbens*, *Carex koraginensis*, *Poa malacantha*, *Artemisia furcata*, *Oxytropis pumilio* и др. Мохово-лишайниковый ярус разрежен (общее покрытие 7%). Мхи (5%) представлены *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichastrum alpinum* и др. Среди лишайников (2%) преобладает *Stereocaulon alpinum*.

Псаммофитные луга

Формация ***Leymeta interioris*** — волоснеца материкового

Сообщества волоснеца материкового (*Leymus interior*, syn.: *Leymus ajanensis*) были впервые описаны В.А. Шелудяковой (1938) в бассейне р. Индигирки. На Камчатке *Leymus interior* характерен для нарушенных субстратов, песчаных бе-

регов озер. Он также широко распространен в вулканических районах, где поселяется на молодых пирокластических субстратах и отложениях «сухих речек». На вулканических плато этот длиннокорневищный злак-псаммофит образует монодоминантные сообщества на рыхлых шлаково-пепловых отложениях.

Формацию *Leymeta interioris* мы рассматриваем в составе группы формаций *Leymetosum interioris* — псаммофитные луга.

Асс. *Leymetum interioris* — волоснеца материкового (Приложение 1, табл 14; цв. вкл., рис. 25). Сообщества ассоциации распространены на шлаково-пепловых полях в верхней части плато Толбачинский дол на высотах более 850 м над ур. моря. Сообщества волоснеца формируются на мощных рыхлых пирокластических отложениях, где наблюдается ветровая и водная эрозия, идет поверхностный перенос шлака и пепла тальными водами и ветром, что затрудняет поселение других видов растений. Волоснецовые сообщества на шлаковых полях характеризуются разреженным травяным покровом, преобладает *Leymus interior* (среднее покрытие 5–10%), единично встречаются другие пионерные виды: *Eritrichium sericeum*, *Papaver microcarpum*, *Ermania parryoides*, *Stellaria eschscholtziana*, *Silene repens*, *Oxytropis kamtschatica* и др. Моховой ярус не выражен, единично отмечены *Polytrichum piliferum* и *Niphotrichum canescens*. Лишайники отсутствуют.

Лишайниковая растительность

Формация *Stereocauleta vesuviani* — стереокаулёна везувийского

Корреспондирующие формации *Stereocauleta alpini* и *S. paschalis* были описаны Е.М. Лавренко (1947). В рамках эколого-фитоценотической классификации формация *Stereocauleta vesuviani* выделена нами впервые, хотя сообщества *Stereocaulon vesuvianum* довольно широко распространены на вулканогенных субстратах по всему Северному полушарию (Tsuyuzaki, 1987).

Асс. *Stereocauletum vesuviani* — стереокаулёна везувийского (Приложение, табл 14; цв. вкл., рис. 26). Сообщества ассоциации характеризуются преобладанием лишайников (среднее покрытие 60%) и незначительным участием сосудистых растений (менее 1%). Из трав с высокой константностью встречаются *Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana*, *Poa malacantha*. Проективное покрытие мхово-лишайникового яруса около 80%. Среди лишайников доминирует *Stereocaulon vesuvianum* (40%), характерны также *S. paschale* и накипные лишайники рода *Rhizocarpon*. Покрытие мхов 20%, константны *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*, *Ceratodon purpureus*. Сообщества ассоциации приурочены к поверхностям молодых лавовых потоков возраста 35–100 лет. В составе ассоциации выделены 2 субассоциации: *typicum* — типичная и *racomitriosum* — ракомитриевая.

Субасс. *racomitriosum* (Приложение, табл 14). Сообщества субассоциации отличаются бедным видовым составом и высоким обилием *Racomitrium lanuginosum*. Из сосудистых растений единично отмечены лишь 2 вида: *Dryopteris*

fragrans и *Saxifraga cherlerioides*. Общее покрытие мохово-лишайникового яруса 60%. Покрытие мхов 25%, преобладает *Racomitrium lanuginosum* (23%), константны *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *Pogonatum urnigerum*. Покрытие лишайников 40%, преобладает *Stereocaulon vesuvianum* (25%), характерно участие накипных лишайников (3%) *Stereocaulon symphycheilum*, *Pseudephebe minuscula*, *Melanelia commixta*, *M. hepaticum*, *M. stygia* и др.

Ксерофитномоховая растительность

Формация *Racomitrieta lanuginosi* — ракомитриума шерстистого

Формация *Racomitrieta lanuginosi* была впервые описана П.Л. Горчаковским (1975) в гольцовом поясе Северного Урала, где сообщества *Racomitrium lanuginosum* покрывают камни «моховой дерниной». Эту формацию мы относим к особому типу растительности — ксерофитномоховому. Сообщества *R. lanuginosum* характерны для зарастающих крупных камней и поверхностей лавовых потоков. Они распространены во многих вулканических районах Северного полушария и встречаются на вулканогенных субстратах в Исландии (Vjarnason, 1991), на Гавайских о-вах (Crews et al., 2001; Cutler, 2010), в Северной Америке (del Moral, Ellis, 2004; Макензи, 2010), в Японии (Tsuyuzaki, 1995) и др.

Асс. *Racomitrietum lanuginosi* — ракомитриума шерстистого (Приложение, табл. 14; цв. вкл., рис. 27). Для сообществ ассоциации характерно отсутствие сосудистых растений и высокое покрытие мохово-лишайникового яруса (75–80%). Доминирует *Racomitrium lanuginosum* (60%), с высокой константностью отмечен *Ceratodon purpureus*, встречаются также *Niphotrichum canescens*, *Pohlia nutans*, *Sanionia uncinata*, *Bryum* sp. Проективное покрытие лишайников 12–15%, обилён *Stereocaulon vesuvianum*, константны *Cladonia carneola*, *C. pleurota*, *C. chlorophaea* s.l., *C. botrytes*, *C. rei*. Отмечены также накипные лишайники *Baeomyces rufus*, *Trapeliopsis granulosa* и др. Сообщества ассоциации описаны на лавовом потоке Южного прорыва (возраст 35 лет).

Формация *Niphotricheta canescentis* — нифотрихума седого

Формация *Niphotricheta canescentis* была впервые описана Е. М. Лавренко (1947) под названием «*Racomitrieta canescentis*». Пионерный вид мхов *Niphotrichum canescens* (syn.: *Racomitrium canescens*) широко распространён на вулканогенных отложениях большинства вулканических районов Северного полушария. Сообщества формации характерны для зарастающих рыхлых вулканических отложений (шлаков, пеплов).

Асс. *Niphotrichetum canescentis* — нифотрихума седого (Приложение, табл. 14; цв. вкл., рис. 28). Сообщества ассоциации описаны на шлаковых полях плато Толбачинский дол на месте листовничников, погибших во время извержения 1975–1976 гг. В мохово-лишайниковом ярусе пионерно-мохо-

вых фитоценозов (покрытие мхов 65%) господствует *Niphotrichum canescens* (50%), с заметным покрытием встречаются *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum* spp. Из лишайников (3%) наиболее обилен *Cladonia cornuta* ssp. *cornuta*. Травяно-кустарничковый ярус не выражен, единично отмечены пионерные виды, характерные для зарастающих шлаковых полей. На пробной площади в среднем встречается 12 видов сосудистых растений.

Большинство выделенных новых синтаксонов вулканогенно-трансформированных растительных сообществ являются аналогами синтаксонов, распространенных в фоновых районах Камчатки, значительно отличаясь от них структурой фитоценозов, флористическим составом, положением в сукцессионных рядах (более молодым динамическим статусом).

Описанные формации *Racomitrieta lanuginosii* (ракомитриума шерстистого) и *Stereocauleta vesuvianii* (стереокаулена везувийского) являются специфическими вулканогенными формациями, характерными для зарастающих ювенильных вулканогенных субстратов ряда вулканических регионов Северного полушария (Исландии, Италии, Греции, Японии, Северной Америки и др.).

Описанные нами на плато Толбачинский дол вулканогенные растительные сообщества и группировки, по сравнению с корреспондирующими сообществами фоновых местообитаний, не подвергавшихся сильному влиянию вулканизма, отличаются от последних значительной степенью вулканогенной трансформации, которая проявляется в следующих характерных признаках: 1) изменение горизонтальной и вертикальной структуры сообществ; 2) существенные отличия в флористическом составе фитоценозов и группировок; 3) изменение количественных соотношений доминантов, содоминантов и подчиненных видов; 4) изменение доли участия различных экологических групп видов.

Современный вулканизм значительно нарушает естественные закономерности структуры растительного покрова и поддерживает существование пионерных и серийных растительных сообществ и группировок на обширных территориях. Примерами вулканогенных сообществ являются серийные тополевые, тополево-лиственничные и лиственничные редколесья, а также длительнопроизводные лиственничники, распространенные в лесном поясе Толбачинского дола на месте каменноберезовых и еловых лесов.

4.4. Классификация несомкнутых растительных группировок вулканогенных местообитаний

Для молодых вулканических субстратов, а также для территорий, значительно нарушенных вулканогенными воздействиями, характерен разреженный растительный покров. Разреженные группировки вулканогенных местообитаний являются довольно сложными для классификации объектами, поскольку они характеризуются неоднородностью структуры и значительным варьированием флористического состава. В качестве критериев для выделения несомкнутых

растительных группировок нами приняты следующие признаки: 1) разреженный характер покрова; 2) неоднородность горизонтального сложения; 3) экологическая разнородность слагающих их компонентов. Кроме того, ввиду низкой сомкнутости растений несомкнутые группировки отличаются слабым ценотическим взаимодействием их компонентов или вовсе его отсутствием, в отличие от растительных сообществ. Условно нами приняты следующие величины проективного покрытия растений при которых мы выделяем несомкнутые растительные группировки: деревья — менее 10%; кустарники и стланики — менее 15%; кустарнички и травы — менее 30% (исключением является длиннокорневищный злак *Leymus interior*, для которого принято значение менее 5%); мохообразные и лишайники — менее 50%. Несомкнутые растительные группировки на рыхлых вулканических отложениях и на обнаженных лавовых потоках значительно различаются по особенностям сукцессионной динамики.

Принципы классификации несомкнутых группировок

При классификации растительности Толбачинского дола мы столкнулись с проблемой классификации значительно нарушенных растительных группировок, распространенных на зарастающих вулканогенных отложениях и представляющих собой сочетания отдельных синузий, фрагментов фитоценозов, семиагрегаций (Александрова, 1981, 1983) и агрегаций (Сукачев, 1934б; Шенников, 1964). Зачастую эти группировки настолько разрежены, что отдельные особи растений практически не контактируют между собой и не оказывают влияния друг на друга. Мы полагаем, что ввиду отсутствия ценотических взаимодействий между растениями и в связи с крайне неустойчивым флористическим составом несомкнутых группировок для них неприменимы принципы классификации фитоценозов. В связи с этим возникла необходимость разработать для несомкнутых группировок особую классификацию.

Несомкнутые растительные группировки объединяются нами в *типы* на основании структурных и морфологических признаков растительного покрова, таких как вертикальное сложение, набор экобиоморф растений, входящих в состав группировок, наличие или отсутствие в составе группировки деревьев и кустарников. *Типы* несомкнутых растительных группировок объединяются в *группы типов* по аспектирующей экобиоморфе. В случае участия в составе группировок деревьев выделяются *подгруппы типов* несомкнутых растительных группировок по преобладающему виду деревьев. *Группы типов* объединены в *классы* по характеру подстилающего субстрата. Растительные группировки на лавах и растительные группировки на пеплово-шлаковых отложениях мы рассматриваем отдельно, поскольку они значительно отличаются как по составу, так и по динамическим потенциям.

Нами разработана классификация несомкнутых растительных группировок плато Толбачинский дол. Выделено 7 групп и 21 тип, объединенных в 2 класса по характеру подстилающего субстрата. Ниже приведен перечень типов несомкнутых растительных группировок и перечислены виды, наиболее характерные для

тех или иных группировок. Виды перечислены в порядке убывания их встречаемости и обилия.

Классификация несомкнутых растительных группировок плато Толбачинский дол

Класс I. Несомкнутые растительные группировки на лавах

Группа 1. Мохово-лишайниковые группировки на лавах (*Racomitrium lanuginosum*, *Stereocaulon vesuvianum*, *Cladonia carneola*) (Приложение, табл. 15; цв. вкл., рис. 29)

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. Несомкнутые древесно-кустарниковые группировки на лавах (Приложение 1, табл. 17)

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

Класс II. Несомкнутые растительные группировки на пеплово-шлаковых отложениях

Группа 3. Несомкнутые мохово-лишайниковые группировки на шлаковых полях (*Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*, *Cladonia chlorophaea*, *C. cornuta*, *Stereocaulon glareosum*) (Приложение 1, табл. 15; цв. вкл., рис. 30)

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

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

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

Группа 4. Несомкнутые травяные группировки на шлаковых полях (*Ermania parryoides*, *Leymus interior*, *Papaver microcarpum*, *Poa malacantha*) (Приложение 1, табл. 16; цв. вкл., рис. 31)

Тип 7. Несомкнутые травяные группировки на шлаковых полях (*Ermania parryoides*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Saxifraga funstonii*, *Poa malacantha*)

Группа 5. Несомкнутые кустарниковые группировки на шлаковых полях (*Salix pulchra*, *S. bebbiana*, *S. caprea*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*, *Pinus pumila*) (Приложение 1, табл. 16; цв. вкл., рис. 32)

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

Тип 9. Мохово-ивовые группировки на шлаковых полях (*Salix pulchra*, *S. caprea*, *Racomitrium lanuginosum*)

Тип 10. Травяно-кустарниковые группировки на шлаковых полях (*Populus suaveolens* (кустарниковая форма), *Salix bebbiana*, *Alnus fruticosa*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Chamerion angustifolium*)

Группа 6. Несомкнутые стланиковые группировки на шлаковых полях (Приложение 1, табл. 16; цв. вкл., рис. 33)

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

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

Группа 7. Несомкнутые древесные группировки на шлаковых полях (*Populus suaveolens*, *Larix cajanderi*, *Betula ermanii*, *Sorbus sibirica*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *Populus tremula*) (Приложение 1, табл. 17; цв. вкл., рис. 34)

Подгруппа 7.1. Несомкнутые осиновые группировки на шлаковых полях

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

Подгруппа 7.2. Несомкнутые тополевые группировки на шлаковых полях

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

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

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

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

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

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

Подгруппа 7.3. Несомкнутые лиственничные группировки на шлаковых полях

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

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

Таким образом, несомкнутые растительные группировки на вулканогенных субстратах характеризуются крайне разреженным характером растительного покрова, неоднородностью горизонтального сложения, разнородностью компонентов, их слагающих, и неустойчивым динамическим статусом. При этом по особенностям сукцессионной динамики несомкнутые группировки на рыхлых вулканических отложениях (шлаках и пеплах) и лавовых потоках значительно отличаются.

4.5. Растительность плато Ушковский дол

Высотная поясность растительности западного макросклона вулкана Ушковский

Исследования растительного покрова вулканического плато Ушковский дол проведены нами в 2004–2005 гг. на обширном плоском водоразделе между рр. Студёная и Сухая Козыревская, расположенном к западу от вулкана Ушковский. Высотная поясность растительности западного макросклона вулкана Ушковский изучена нами на высотном геоботаническом профиле, заложенном от пос. Козыревск до истока ручья Широкий (Нешатаева, Нешатаев, 2005). Лесной пояс тянется от долины р. Камчатка до 800 м над ур. моря. На высотах 100–150 м распространены брусничные и бруснично-багульниковые лиственничники из *Larix cajanderi* (асс. *Laricetum cajanderi vaccinoso-hylocomiosum* и *Laricetum cajanderi ledosum*) на грубогумусовых супесчаных слоисто-пепловых почвах, а также производные от них белоберезняки из *Betula platyphylla* с подлеском из можжевельника (*Juniperus sibirica*) — асс. *Betuletum platyphyllae juniperosum*. На высотах 150–350 м встречаются хвощовые и низкотравно-зеленомошные ельники из *Picea ajanensis* (асс. *Piceetum ajanensis equisetosum sylvaticae* и *Piceetum ajanensis nanoherbosum*), образующие фрагментарную высотную полосу темнохвойных лесов. Почвы под ними слоисто-пепловые супесчаные, в нижней части высотной полосы грубогумусные, без признаков оглеения, а в верхней части полосы тофянисто-грубогумусные грунтово-глееватые. Мощность подстилки 9–10 см. К выровненным участкам макросклона на высотах 300–400 м приурочены сомкнутые лиственничники голубичные на торфянисто-грубогумусных слоисто-пепловых супесчаных почвах. В почве отмечена многолетняя мерзлота на глубине 95 см. На высотах 400–650 м преобладают редкостойные лиственничники голубичные с подлеском из кедрового стланика (*Pinus pumila*) — асс. *Sublaricetum cajanderi uliginosi-vaccinosum* на грубогумусных грунтово-глееватых слоисто-пепловых супесчаных почвах. Наряду с ними на высотах 600–950 м распространены разнотравные и вейниковые каменноберезняки из *Betula ermanii* (асс. *Betuletum ermanii calamagrostidosum* и *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum*) на дерновых слоисто-пепловых супесчаных почвах. Верхняя граница леса на плато Ушковский дол расположена на высотах 950–1000 м, образована

лиственничными редколесьями кустарничково-кедровостланиковыми (асс. *Sublaricetum cajanderi pumilae-pinosum*) (цв. вкл., рис. 35). Почвы торфянисто-грубомусные грунтово-глееватые слоисто-пепловые супесчаные. Многолетняя мерзлота залегает на глубине 50 см.

Стланиковый пояс на вулканическом плато Ушковский дол выражен фрагментарно на высотах 1000–1100 м над ур. моря (цв. вкл., рис. 36). Растительный покров стланикового пояса образован сочетаниями голубично-зеленомошных горных тундр, участков вейниковых ольховников из *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica* (асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum*) и рододендроново-зеленомошных кедровостлаников (*Pinetum pumilae rhododendrosium aurei*).

Горно-тундровые сообщества на вулканическом плато Ушковский дол распространены на высотах от 1000 до 1600–1700 м над ур. моря, занимают вершины и склоны горных массивов, обширные пространства вулканического плато. На высотах 900–1100 м над ур. моря распространены голубичные тундры. Рододендроновые тундры встречаются на высотах 1000–1300 м на пологих подветренных склонах, где скапливается снег, в западинах. Филлодоцевые тундры приурочены к хорошо дренированным многоснежным местообитаниям. На выровненных платообразных участках, на пологих склонах и в плоских ложбинах на высотах 1200–1400 м преобладают ивковые тундры. Лишайниковые тундры отмечены на высотах более 1400–1500 м и приурочены к хорошо дренированным каменистым склонам. Дриадово-диапенсиевые тундры встречаются на высотах от 1200 до 1600–1700 м, приурочены к каменистым и щебнистым склонам, участкам с близким подстиланием или выходами вулканических лав. На высотах 1800–2000 м над ур. моря распространены каменные осыпи и россыпи и скальные обнажения, лишённые высшей растительности, где господствуют синузии эпилитных лишайников. Снеговая линия находится на высоте 2000 м.

Стланиковая и кустарниковая растительность

На западном склоне плато Ушковский дол на высотах 1000–1100 м над ур. моря распространены сообщества кедрового и ольхового стланика, а также кустарниковые ивняки из ивы красивой (*Salix pulchra*). Здесь преобладают вейниковые ольховники и кустарничково-зеленомошные, вейниковые и рододендроновые кедровостланики. Кустарниковые ивняки представлены разнотравными и редкотравными сообществами.

Формация *Pineta pumilae* — сообщества кедрового стланика

Группа асс. *Pineta pumilae herbosa* — кедровостланики травяные

Асс. *Pinetum pumilae calamagrostidosum* — кедровостланик вейниковый. Сомкнутость кедрового стланика 0,85. В подлеске единично отмечены *Alnus fruticosa* ssp. *kamtschatica*, *Salix pulchra*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea*. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 20%) преобладает *Calamagrostis*

magrostis purpurea ssp. *langsдорffii* (12%), встречается низкорослый (высота 25 см) *Rhododendron aureum* (3%), отмечены также *Rubus arcticus* (2%), *Linnaea borealis* (2%), *Equisetum arvense* (1%), *Pyrola incarnata* (1%) и др. Единично встречаются виды мезофильного разнотравья *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Mertensia pubescens*, *Poa platyantha*, *Chamerion angustifolium*. Моховой ярус разрежен (покрытие не превышает 20%). Из мхов обильны *Polytrichastrum alpinum* (15–20%), *Sanionia uncinata* (3%), отмечены также *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus* и др. Сообщества ассоциации отмечены на высоте 1050 м над ур. м. на западном макрослоне плато Ушковский дол, на пологих склонах заросших шлаковых конусов.

Группа асс. ***Pineta pumilae rhododendrosa*** — кедровостланики рододендроновые

Асс. ***Pinetum pumilae rhododendrosium aurei*** — кедровостланик рододендроновый. Сомкнутость кедрового стланика 0,8. В подлеске преобладает рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*) — вечнозеленый мезопсихрофитный кустарник высотой около 30 см (покрытие 15–20%). Единично встречаются *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera edulis*, *Salix pulchra*. В травяно-кустарничковом ярусе (15%) преобладают кустарнички *Empetrum nigrum* (3%), *Vaccinium uliginosum* (2%), *V. vitis-idaea* (3%), *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. Встречаются также *Linnaea borealis* (5%) и *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii* (3%). Развита моховой ярус (покрытие 40%), образованный зелеными мхами-мезофитами *Pleurozium schreberi* (5%), *Dicranum majus*, *Polytrichastrum alpinum* (20%), *Sanionia uncinata* (15%) и др. Сообщества ассоциации отмечены на высоте 1050 м над ур. моря на пологих (крутизна до 5°) западных и северо-западных склонах холмов и шлаковых конусов.

Группа асс. ***Pineta pumilae fruticulosa*** — кедровостланики кустарничковые

Сообщества группы характеризуются развитым кустарничковым ярусом, где доминируют *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. Общее покрытие кустарничков 25–40%.

Асс. ***Pinetum pumilae hylocomioso-fruticulosum*** — кедровостланик зелено-мошно-кустарничковый. Сообщества ассоциации наряду с развитым кустарничковым ярусом (покрытие 30–35%) характеризуются сомкнутым моховым ярусом (покрытие до 70%). Средняя высота стланикового яруса 150 см. Возраст кедрового стланика 30–40 лет. Сомкнутость стланикового яруса неравномерная, от 0,4 до 0,8, в среднем 0,6. Кроме кедрового стланика присутствует ива параллельножилковая *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis* (3%). Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 35%) развит в межкрупных осветленных прогалинах. Преобладают кустарнички (покрытие 30%) *Vaccinium uliginosum* (15%), *V. vitis-idaea* (5%), *Empetrum nigrum* (3%), *Arctous alpina* (5%), *Loiseleuria procumbens* и низкорослые кустарники *Rhododendron aureum*, *Betula exilis*, *Salix sphenophylla*. Единично присутствуют виды мезофильного разнотравья *Saussurea pseudo-tilesii*, *Anemone narcissiflora* ssp. *si-*

birica, *Equisetum arvense*, *Poa platyantha* (2%), *Chamerion angustifolium*, *Pedicularis verticillata* и др. Под пологом кедрового стланика развиты зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (50%), *Hylocomium splendens* (15%), *Dicranum majus* (3%), *Sanionia uncinata* (5%), *Polytrichum commune*, обилён печеночник *Ptilidium ciliare* (10%). Единично отмечены лишайники *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia* и *Flavocetraria cucullata*. Сообщества ассоциации отмечены на юго-западном макросклоне плато Ушковский дол, на высоте 1050–1100 м, приурочены к пологим (крутизна до 10°) склонам и гребням лавовых останцов. Динамические потенции: по мере смыкания стланикового яруса сообщества ассоциации будут сменяться кедровостланиками зеленомошными — асс. ***Pinetum pumilae hylocomiosum***.

Формация ***Alneta kamtschaticae*** — сообщества ольхового стланика

Группа асс. ***Alneta kamtschaticae calamagrostidosa*** — ольховники вейниковые
Асс. ***Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum*** — ольховник вейниковый. Сообщества ассоциации характеризуются развитым травяным ярусом (покрытие 75–80%), в котором доминирует вейник Лангсдорфа — *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii* (50–75%). С высокой константностью встречаются виды группы мезофильного высокотравья *Heracleum lanatum*, *Veratrum oxysepalum*, *Aconitum fisherii*, *Aruncus dioicus*, *Delphinium brachycentrum*, *Streptopus amplexifolius*. Иногда встречается крупный папоротник *Dryopteris expansa*. Кроме них также присутствуют виды мезофильного разнотравья *Geranium erianthum*, *Chamerion angustifolium*, *Thalictrum minus*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Mertensia pubescens*, *Polemonium boreale*, *Equisetum pratense*, *E. arvense* и др. Моховой ярус не развит, мхи встречаются на лежащих стволах ольховника и в основаниях стволов (покрытие 1–5%). Отмечены *Sciuro-hypnum starkei*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum fuscescens*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum* sp., *Pohlia nutans* и др. Сообщества ассоциации распространены на высотах 1030–1070 м над ур. моря, приурочены к бортам долин горных ручьев, склонам лавовых останцов, к пологим склонам различных экспозиций. Нередко образуют сочетания с разнотравно-вейниковыми субальпийскими лугами.

Формация ***Saliceta pulchrae*** — ивняки из ивы красивой

Асс. ***Salicetum pulchrae equisetoso-calamagrostidosum langsдорffii*** — ивняк хвощово-вейниковый. Сообщества ассоциации характеризуются высокой сомкнутостью кустарникового яруса (0,9), образованного крупным кустарником *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis* (высота 1–1,3 м). Травяной ярус разрежен (10%), преобладают *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Equisetum arvense*, единично отмечены *Thalictrum minus*, *Polemonium campanulatum*, *Delphinium brachycentrum*, *Galium boreale*, *Rubus arcticus*. Моховой ярус не выражен, общее покрытие мхов 1–5%, отмечены *Sanionia uncinata*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *Polytrichum juniperinum*. Лишайники отсутствуют. Сообщества

ассоциации отмечены на высотах 950–1000 м в поясе стлаников. Приурочены к пологим южным склонам бессточных котловин, где дольше залеживается снег.

Асс. *Salicetum pulchrae varioherbosum* — ивняк разнотравный. Сомкнутость кустарникового яруса 0,7. Сообщества ассоциации характеризуются развитым травяным ярусом (покрытие 40–50%), образованным видами мезофильного разнотравья: *Saussurea pseudo-tilesii*, *Geranium erianthum*, *Veratrum oxysepalum*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Galium boreale*, *Equisetum arvense* и др. Кустарниковый ярус из *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis* высотой 0,9–1,0 м и сомкнутостью 0,8. Характерен разреженный подъярус из низких кустарников (сомкнутость 0,1) высотой 30–50 см с участием *Rhododendron aureum* (10%) и *Lonicera caerulea*. Моховой ярус не выражен, покрытие мхов 3%, отмечены *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, *Abietinella abietina* и др. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 1000–1050 м, приурочены к пологим склонам и подножиям холмов.

Горно-тундровая растительность

В сообществах горных тундр плато Ушковский дол нами выделены следующие экологические группы видов: 1) низкорослые шпалерные вечнозеленые кустарнички дренированных малоснежных местообитаний — *Bryanthus gmelinii*, *Diapensia obovata*, *Dryas punctata*, *Cassiope lycopodioides*, *Loiseleuria procumbens*; 2) низкорослые мезопсихрофильные травы — *Erigeron koraginensis*, *Lloydia serotina*, *Thalictrum alpinum*, *Kobresia myosuroides*; 3) арктобореальные кустарнички, встречающиеся в малоснежных дренированных местообитаниях, — *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*; 4) субальпийские травянистые мезопсихрофиты — *Bistorta vivipara*, *Festuca altaica*, *Hedysarum hedysaroides*; 5) травянистые мезотермные луговые мезофиты, встречающиеся как на развитых почвах низкогорий, так и в хорошо увлажненных многоснежных местообитаниях в сообществах субальпийских лугов, — *Geranium erianthum*, *Galium boreale*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Solidago spiraeifolia*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Carex koraginensis*, *Pedicularis verticillata*, *Phyllodoce caerulea*; 6) низкорослые шпалерные кустарники — *Salix arctica*, *S. reticulata*, *S. sphenophylla*, *S. chamissonis*; 7) арктобореальные и субальпийские низкорослые кустарники — *Rhododendron aureum*, *Betula exilis*, *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*. С учетом экологических групп видов разработана эколого-фитоценотическая классификация горно-тундровых сообществ.

Листопадные кустарничковые тундры

Формация *Vaccinieta uliginosi* — Голубичная

Сообщества формации характеризуются доминированием *Vaccinium uliginosum* (на высотах до 1100–1200 м над ур. моря) или *V. uliginosum* var. *vulcanorum*

(на высотах до 1700–1750 м над ур. моря). Голубика вулканическая была описана В.Л. Комаровым как особый вид *Vaccinium vulcanorum* Ком. Она представляет собой низкорослый (5–10 см) кустарничек, прижатый к поверхности субстрата. Встречается на щебнистых и каменистых склонах и вулканических плато высокогорий в приокеанических районах Дальнего Востока (Охотское побережье, Камчатка, Корякия, Амгуньский р-н Хабаровского края), широко распространена в горных тундрах, где является одним из основных ценозообразователей.

Сообщества голубичных тундр широко распространены на вулканических плато Ключевской группы вулканов. Они совместно с голубично-шикшевыми тундрами образуют основной фон горно-тундровой растительности на высотах 1000–1200 м над ур. моря. На верхней границе распространения голубичные тундры граничат с дриадово-диапенсиевыми, дриадовыми, луазелеуриевыми и лишайниковыми тундрами сухих малоснежных местообитаний и филлодоциевыми и рододендроновыми тундрами хорошо дренированных нивальных местообитаний. В сообществах голубичных тундр, как правило, выражен бугорковатый микрорельеф, имеющий мерзлотное происхождение: бугорки высотой 30–40 см, диаметром около 0,5–0,7 м. В составе сообществ преобладают кустарнички: доминирует *Vaccinium uliginosum*, с высокой константностью встречаются *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope lycopodioides*, *Salix arctica*. Из трав константны *Artemisia arctica*, *Bistorta vivipara*, *Saussurea pseudo-tilesii*, однако их покрытие незначительно. Развит мохово-лишайниковый ярус с участием ягелей (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*) и кустистых лишайников родов *Cetraria* (*C. laevigata*, *C. ericetorum*, *C. islandica*), *Flavocetraria* (*F. cucullata*, *F. nivalis*) и *Stereocaulon* (*S. alpinum*, *S. paschale*, *S. tomentosum*).

Асс. *Vaccinietum uliginosi empetrosum* — шикшево-голубичная. Сообщества ассоциации распространены на высотах 900–1000 м над ур. моря. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*. С высокой константностью встречаются *Rhododendron aureum*, *Spiraea beauverdiana*, *Parageum calthifolium*, *Sieversia pentapetala*, *Salix paramuschirensis*, *Carex oxyandra* ssp. *pauzhetica*, *Artemisia arctica*. Часто выражен регулярно-бугорковатый микрорельеф. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 5–30%) преобладают кустистые лишайники *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *Cetraria laevigata*. Из мхов единично встречаются *Dicranum bonjeanii*, *D. scoparium*, *D. affine*, *Polytrichastrum alpinum* и др. В составе тундровых сообществ отмечены единичные особи и небольшие куртинки ольхового стланика, общее покрытие которых от 1 до 20%. Высота ольховника здесь не превышает 50 см, диаметр куртин около 0,5 м.

Асс. *Vaccinietum uliginosi cladinosum* — лишайниково-голубичная. Сообщества ассоциации распространены на вулканических плато на высотах 1000–1100 м над ур. моря. Приурочены к выровненным участкам склонов вулканов, плоским вершинам гряд, пологим ложбинам. Характеризуются развитым ли-

шайниковым ярусом (35–50%), в котором преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*. Почвы грубогумусные слоисто-пепловые, подстилаемые вулканокластическими отложениями (пемзой, шлаком). Выражен бугорковатый микро-рельеф — бугорки (40% площади) диаметром 50 см и высотой 20 см. Местами отмечены пятна обнаженного шлака (до 30% площади). В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 30–50%) преобладает *Vaccinium uliginosum*, часто обильны *Empetrum nigrum*, *Phyllodoce caerulea*, *Salix arctica*. С высокой константностью встречаются *Diphasiastrum alpinum*, *Loiseleuia procumbens*, *Geranium erianthum*, *Salix chamissonis*, *C. koraginensis*. Хорошо развит мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие 40–60%), в котором преобладают лишайники *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. gracilis*, *C. bellidiflora*, *C. coccifera*, *C. pyxidata*, *Cetraria laevigata*, *C. islandica* и др. Покрытие мхов не превышает 5–10%, встречаются *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum bonjeanii*, *Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens*, *Ceratodon purpureus*, единично отмечены печеночные мхи.

Асс. *Vaccinietum uliginosi empetroso-cladinosum* — лишайниково-шикшево-голубичная (цв. вкл., рис. 37). Сообщества ассоциации встречаются на высотах 800–900 м над ур. моря в поясе стлаников. Отличаются от лишайниково-голубичных тундр меньшим флористическим разнообразием фитоценозов, отсутствием группы высокогорных видов, участием группы луговых и лесных мезофитов. В составе сообществ обычно присутствует возобновление кедрового стланика (высотой до 20–25 см), единично отмечена жимолость (*Lonicera caerulea*). Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 25%) образован шикшей (*Empetrum nigrum*) 10–15% и голубикой (*Vaccinium uliginosum*) 5–7%, с высокой константностью участвуют *Festuca altaica*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Artemisia furcata*, *Antennaria dioica*, *Diphasiastrum alpinum*, *Solidago spiraeifolia*. Единично отмечены *Pyrola media*, *Bistorta vivipara*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens*. Развит мощный лишайниковый ярус (покрытие 70–80%), доминирует *Cladonia stellaris* (60–70%), участвуют *C. rangiferina* (5%), *C. arbuscula* s.l., *Stereocaulon paschale* (5%), *Cetraria laevigata*, *Cladonia uncialis* и др. Мхи отмечены единично.

Асс. *Vaccinietum uliginosi diapensioso-lichenosum* — лишайниково-диапенсиново-голубичная. Сообщества ассоциации преобладают на высотах 900–1000 м над ур. моря и обычно приурочены к каменистым субстратам (каменистость местообитаний достигает 20–50%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Salix reticulata*, *Diapensia obovata*. С высокой константностью встречаются *Artemisia furcata*, *Bistorta vivipara*, *Oxytropis revoluta*, *Lloydia serotina*, *Pedicularis lanata*, *P. amoena*, *P. capitata* и др. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 25–50%) образован кустистыми лишайниками *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, константны также *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Asachinea chrysantha*, *Cladonia bellidiflora*, *C. coccifera*. Из мхов

обычны *Polytrichastrum alpinum*, *Niphotrichum canescens*. Диагностическими признаками ассоциации являются отсутствие шикши *Empetrum nigrum* и видов субальпийского мезофильного разнотравья. В состав сообществ ассоциации иногда входит *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*. Здесь ольховник находится на верхнем пределе распространения и образует низкорослые (15–20 см) разреженные куртинки диаметром 35–50 см. На высотах более 1000 м над ур. моря ольховник имеет шпалерную форму роста, а на высотах около 1100 м он практически исчезает.

Формация *Phyllodoce caeruleae* — Филлодоцевая

Сообщества формации приурочены к дренированным многоснежным местообитаниям, часто к склонам узких долин горных ручьев, присклоновым западинам и ложбинам. В сомкнутом (75–80%) травяно-кустарничковом ярусе доминирует филлодоце голубая (*Phyllodoce caerulea*), обилен также рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*). Константны карликовые ивы (*Salix shamissonis*, *S. reticulata*), голубика, шикша и виды горно-тундрового мезофильного разнотравья, характерные также для субальпийских лужаек: *Mertensia pubescens*, *Luzula multiflora*, *Juncus beringensis*, *Parnassia palustris*, *Rhodiola rosea*, *Pedicularis verticillata*, *Hedysarum hedysaroides*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Poa malacantha*, *Astragalus alpinus* и др. Мохово-лишайниковый ярус обычно разрежен, встречаются *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus*, *Climacium dendroides*, *Sanionia uncinata* и другие виды мхов-мезофитов. Лишайники представлены единично, характерны виды рода *Peltigera* (*P. rufescens*, *P. didactyla*, *P. leucophlebia*, *P. aphthosa*, *P. scabrosa*, *P. malacea*), а также *Lobaria linita* и *Cetraria islandica*. Глубина залегания многолетней мерзлоты в конце лета составляла около 80–90 см.

Асс. *Phyllodoce caeruleae rhododendrosom aurei* — рододендроново-филлодоцевая. Сообщества ассоциации описаны на высотах 1200–1300 м над ур. моря на склонах долин горных ручьев, у подножий горных склонов, в ложбинах и на вогнутых перегибах склонов. Сообщества приурочены к хионофильным, хорошо дренированным местообитаниям, образованы нивелированными кустарниками и кустарничками, характеризуются равномерным одноярусным сложением. Для сообществ ассоциации характерно значительное участие видов субальпийского мезофильного разнотравья. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 70–80%, высота 10–15 см) доминируют *Phyllodoce caerulea* (30%) и *Rhododendron aureum* (20–25%) — низкорослый кустарник, высота которого в сообществах ассоциации не превышает 15 см. Обильны также *Empetrum nigrum* (5%), *Vaccinium uliginosum* (3%), *Saussurea pseudo-tilesii* (5%), *Hedysarum hedysaroides* (3%), *Salix chamissonis* (2%), *S. reticulata* (1%), *Juncus beringensis* (1%), *Poa malacantha* (1%), *Festuca altaica* (1%), *Carex coraginensis* (1%). Также отмечены *Salix arctica*, *Loiseleuria procumbens*, *Lloydia serotina*, *Oxytropis kamtschatica*, *Artemisia arctica*, *Pedicularis verticillata*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Rhodiola rosea*, *Androsace capitata* и др. Единично встречены *Mertensia pubescens*,

Orthilia secunda, *Parnassia palustris*, *Luzula multiflora*, *Astragalus alpinus*. Моховой ярус разрежен (покрытие до 5%), отмечены *Sanionia uncinata* (3%), *Pleurozium schreberi* (1%), *Rhytidium rugosum* (1%), *Hylocomium splendens*, *Climacium dendroides*, *Dicranum majus*, *Polytrichum commune*, *Abietinella abietina*, *Aulacomnium palustre*. Лишайники встречаются единично, характерна группа листоватых лишайников: *Peltigera rufescens*, *P. didactyla*, *P. leucophlebia*, *P. aphthosa*; также отмечены *Cetraria islandica*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnochloa vermicularis*.

Формация *Arctoeta alpinae* — арктоусовая

Сообщества формации занимают ровные хионофобные участки, встречаясь на высотах до 900–1100 м над ур. моря; в районе исследований представлены одной ассоциацией.

Асс. *Arctoetum alpinae cladinoso-fruticulosum* — лишайниково-кустарничково-арктоусовая. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 900–1100 м над ур. моря, приурочены к крутым ветробойным склонам, вершинам хребтов, перевальным гребням. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает арктоус альпийский (*Arctous alpina*), с высоким покрытием встречаются *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*. Характерны виды травянистых психромезофитов: *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Artemisia arctica*, *Bistorta vivipara* и др. Развита лишайниковый ярус (40%), в котором преобладают *Cladonia arbuscula* и *C. rangiferina*. Значительного покрытия достигают арктоальпийские виды *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnochloa vermicularis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca* и др. Мхи отмечены единично.

Ивковые кустарничковые тундры

Формация *Saliceta reticulatae-chamissonis* — ивковая

Сообщества формации характеризуются высоким обилием карликовых ив — *Salix arctica*, *S. reticulata*, *S. chamissonis*, *S. sphenophylla*, имеющих, как правило, простратную или шпалерную форму роста. Их высота обычно не превышает 15–25 см, поэтому самостоятельного яруса кустарниковые ивы здесь не образуют, а входят в состав травяно-кустарничкового яруса, в отличие от ивы параллельножилковой *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*, которая имеет высоту до 1 м и кустарниковую форму роста и образует кустарниковые сообщества на высотах 900–1000 м над ур. моря. Сообщества формации обычно приурочены к выровненным участкам горных плато, пологим склонам или плоским западинам. В пределах формации выделены 4 ассоциации, отличающиеся по составу и соотношению видов и особенностям экологической приуроченности.

Асс. *Salicetum reticulatae-shamissonis vaccinoso-lichenosum* — лишайниково-голубично-ивковая. Сообщества ассоциации описаны в Ключевской группе вулканов на высотах 1200–1300 м. Приурочены к хорошо дренированным склонам

западной и юго-западной экспозиций крутизной 10–12°. Для них характерен выраженный бугорковатый микрорельеф: бугорки (60–70%) высотой 15 см и диаметром около 50 см; микропонижения — 30–40%. В травяно-кустарничковом ярусе (40%) доминирует *Salix reticulata* (20%), встречаются *S. shamissonis* (7–10%) и *S. sphenophylla* (1%). С высоким покрытием отмечена голубика вулканическая *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* (10%). Из кустарничков встречаются также *V. vitis-idaea* (2%), *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*, *Dryas punctata*. Из трав обильна осока *Carex kamtschatica* (3%), отмечены *Festuca altaica* (2%), *Calamagrostis sesquiflora*, *Hierochloë alpina*, *Hedysarum hedyсарoides*, *Pedicularis capitata*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (70%) доминируют лишайники (50%). Среди них преобладает *Stereocaulon alpinum* (30%), обильны *Cladonia arbuscula*, *C. uncialis*, *Lobaria linita*, *Cetraria laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Peltigera leucophlebia*, *Thamnia vermicularis* и др. Из мхов (15%) наиболее обильны *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (5%), *Dicranum elongatum* (3%), *D. majus* (2%), *Aulacomnium turgidum* (3%), *Sanionia uncinata* (3%). Встречаются также *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi* и др.

Акц. ***Salicetum reticulatae-shamissonis vaccinioso-hylocomiosum*** — мохово-голубично-ивковая. Сообщества ассоциации описаны в верхней части плато Ушковский дол, отмечены на высотах 1250–1300 м на склонах западной экспозиции небольшой крутизны (5–10°). Приурочены к хорошо увлажненным местообитаниям слабопроточного режима. Микрорельеф мелкобугорчатый, отмечены моховые кочки (60%) высотой около 13 см, диаметром 40 см и междукочия (40%). Почва слоисто-пепловая торфянистая на многолетней мерзлоте. Глубина залегания мерзлоты в конце лета 65 см. В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) преобладают карликовые ивы и кустарнички. Из них наиболее обильны *Salix shamissonis* (25%), *S. reticulata* (15%) и *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* (10%). Обычны также злаки (*Festuca altaica*, *Calamagrostis sesquiflora*), осоки (*Carex kamtschatica*, *C. koraginensis*) и психромезофильные травы (*Artemisia arctica*, *Hedysarum hedyсарoides*, *Tilingia ajanensis*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Erigeron thundbergii* и др.). Общее покрытие мхов 75%, из них наиболее обильны *Aulacomnium palustre* (40%), *Hylocomium splendens* (15%), *Polytrichum juniperinum* (5%), *Dicranum majus* var. *orthophyllum* (5%), *D. brevifolium* (3%), отмечены также *Racomitrium lanuginosum* (1%), *Niphotrichum canescens* (1%), *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichastrum alpinum* и др. Покрытие лишайников 15–20%, среди них преобладают *Lobaria linita* (5%), *Peltigera leucophlebia* (3%), *P. aphthosa* (1%), *Stereocaulon alpinum* (3%), *Thamnia vermicularis* (2%).

Акц. ***Salicetum reticulatae-chamissonis hylocomiosum*** — гипново-ивковая. Сообщества ассоциации приурочены к нивальным местообитаниям. Встречаются на высотах 1200–1300 м в плоских наклонных ложбинах, где накапливается и долго

задерживается снег. Микрорельеф кочковатый, высота кочек 20 см, кочки моховые, занимают 10% площади фитоценоза. Межкочия глубиной 20 см занимают 5%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Salix chamissonis* (35%), встречаются *S. reticulata* (3%), *Vaccinium vitis-idaea* (5%), *Rhododendron aureum*, *Empetrum nigrum*, *Cassiope lycopodioides*. Из трав обильны *Carex kamtschatica* (10%), *C. koraginensis* (3%), *Festuca altaica* (5%), *Hedysarum hedysaroides* (3%). Встречаются также *Juncus beringensis*, *Valeriana capitata*, *Parnassia palustris*, *Bistorta vivipara*, *Poa platyantha* и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи (75%), среди них доминирует *Aulacomnium palustre* (40%), отмечены *Dicranum majus* var. *orthophyllum* (3%), *D. brevifolium* (5%), *Hylocomium splendens* (15%), *Polytrichum juniperinum* (5%), *Sphagnum capillifolium* и др. Общее покрытие лишайников 10%, из них наиболее обильны *Peltigera leucophlebia* (5%), *P. didactyla* (3%), *P. malacea* (2%).

Асс. *Salicetum reticulatae-chamissonis caricoso kamtschaticae-hypnosum* — гипново-осоково-ивковая. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 1200–1300 м над ур. моря. Приурочены к ровным участкам вулканических плато и слабопологим склонам, крутизна которых не превышает 2–3°. Местообитания характеризуются мелкобугорковатым микрорельефом, почвы слоисто-пепловые, торфянисто-глеевые, подстилаемые многолетней мерзлотой (глубина ее залегания 50 см). В летний период вследствие постепенного оттаивания мерзлоты характерно постоянное грунтовое слабопроточное увлажнение. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Salix reticulata* (20%) и *Carex kamtschatica* (20%), обильны *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* (3%), *Thalictrum alpinum* (3%), *Vaccinium vitis-idaea* (1%), *Hedysarum hedysaroides* (1%). Сообщества ассоциации характеризуются выраженной горизонтальной и вертикальной структурой. На бугорках и грядах отмечены карликовые ивы (*Salix reticulata*, *S. arctica*, *S. chamissonis*, *S. pulchra*), кустарнички (*Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*, *V. vitis-idaea*, *Cassiope lycopodioides*), осоки (*Carex kamtschatica*, *C. saxatilis*, *C. gynocrates*, *C. koraginensis*), виды тундрового разнотравья — *Thalictrum alpinum*, *Oxytropis ochotensis*, *Pedicularis lanata*. По краям и склонам бугорков и гряд встречены осоки, ивы, *Pedicularis sudetica*, *Erigeron thundbergii*, *Senecio tundricola*, *Valeriana capitata*, *Parnassia palustris*. В микропонижениях отмечены осоки, *Eriophorum polystachyon*, *Lagotis glauca*, *Bistorta vivipara*. В пределах травяно-кустарничкового яруса выражены 2 подъяруса. 1-й подъярус высотой 20–25 см образуют злаки (*Festuca altaica*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Poa malacantha*, *Hierochloë alpina*), осоковые (*Kobresia myosuroides*, *Carex koraginensis*, *C. kamtschatica*), мытники (*Pedicularis sudetica*, *P. lanata*), *Saussurea pseudo-tilesii*, *Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis ochotensis*, *Parnassia palustris*, *Valeriana capitata*. 2-й подъярус (7–8 см) образован карликовыми ивами, голубикой вулканической, василистником альпийским и остролодочником перевернутым (*Oxytropis revoluta*). В мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи (60%). Среди них обильны *Tomentypnum nitens*

(20%), *Dicranum acutifolium* (10%), *Aulacomnium palustre* (7%), *A. turgidum* (5%), *Hylocomium splendens* (5%), *Ptilidium ciliare* (5%), *Meesia uliginosa* (5%), *Ditrichum flexicaule* (3%), *Loeskyrnum badius* (3%), *Limprichtia revolvens* (3%), *Bryum pseudotriquetrum* (3%) и др. Лишайники отмечены единично (менее 1%). На пятнах обнаженного влажного грунта встречаются колонии водорослей (*Nostoc* sp.). В составе ассоциации выделено 2 субассоциации.

Субасс. **typicum** — типичная. Диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. **varioherbosum** — разнотравная. Сообщества субассоциации характеризуются отсутствием эрикоидных кустарничков и высоким обилием аркто-альпийского разнотравья. Кроме доминирующих простратных ив (*Salix reticulata*, *S. sphenophylla*, *S. chamissonis*) обильны *Carex kamtschatica* (10%), *C. koraginensis* (7%), *Equisetum arvense* (10%), *Polemonium boreale* (15%), *Sanguisorba officinalis* (5%), *Oxytropis ochotensis* (3%), *O. revoluta* (1%). Флористическое разнообразие высоко — до 40 видов сосудистых растений на пробной площади. В моховом ярусе (общее покрытие 40%) преобладают *Hylocomium splendens* (20%) и *Sanionia uncinata* (10%), отмечены *Aulacomnium palustre*, *Campylium stellatum*, *Tomentypnum nitens*, *Abietinella abietina*, *Climacium dendroides*, *Calliergonella lindbergii*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Ceratodon purpureus* и др. Сообщества субассоциации отмечены на высотах 1250–1300 м над ур. моря в неглубоких блюдцеобразных ложбинах, приурочены к дренированным нивальным местообитаниям.

Дриадовые тундры

Формация *Dryadeta punctatae* — дриадовая

Сообщества дриадовых тундр распространены в высокогорьях Восточной Камчатки, Центральной Камчатки и Срединного хребта. Они отмечены на высотах от 700 м над ур. моря (в приокеанических районах со сниженной высотной поясностью растительности) до 1700–1750 м над ур. моря — верхнего предела распространения растительности в Ключевской группе вулканов. Наиболее часто сообщества формации встречаются на высотах 1200–1300 м. Они приурочены к каменистым и щебнистым склонам, встречаются также на пологих и выпуклых формах мезорельефа, подверженных постоянному воздействию ветров и морозному выветриванию. Местообитания сухие крайне малоснежные или бесснежные каменистые со скелетными маломощными почвами. В вулканических районах сообщества формации обычно приурочены к участкам с выходами или близким подстиланием старых вулканических лав и лавовым останцам.

Для сообществ формации наиболее характерными и обильными видами являются дриада точечная (*Dryas punctata*) и диапенсия обратнойцевидная (*Diapensia obovata*). С высокой константностью встречаются *Bryanthus gmelinii*, *Cassiope lycopodioides*, *Hierochloë alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Tofieldia coccinea*, *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum*, *Oxytropis revoluta*, *O. pumilio* и др. Вертикальная

структура сообществ одноярусная. Основной фон создают низкорослые кустарнички, высота которых не превышает 3–5 см. Они прижаты к поверхности почвы и чередуются с дернинками мхов, синузиями лишайников, пятнами голого грунта, щебнем и выходами камней. Общее проективное покрытие растительности обычно не превышает 40–50%. Для сообществ формации характерно значительное участие эпигейных лишайников *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale* и др. Из мхов (общее покрытие 10–20%) встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata* и др. Микрорельеф выражен слабо, невысокие бугорки образованы преимущественно подушками диапенсии, выходами камней и вспученными пятнами голого грунта, имеющими криогенный характер.

Асс. *Dryadetum punctatae diapensioso-lichenosum* — лишайниково-диапенсиево-дриадовая. Сообщества ассоциации распространены на высотах 1250–1350 м, встречаются на ровных и слабонаклонных участках каменистых плато, вершинах и склонах старых лавовых потоков. Сообщества приурочены к хионофобным ветробойным местообитаниям. Выходы лавы составляют 40–50% площади. В сообществах доминируют диапенсия (20%) и дриада (10%). Менее обильны *Oxytropis pumilio*, *Loiseleuria procumbens*, *Salix sphenophylla*, *S. reticulata*, *S. tschuktschorum*. С высокой константностью отмечены *Cassiope lycopodioides*, *Lloydia serotina*, *Tofieldia coccinea*, *Bistorta vivipara*, *Oxygraphis glacialis*, *Poa malacantha* var. *vivipara*, *Hierochloë alpina*, *Oxytropis kamtschatica* и др. Покрытие лишайников достигает 40–60%, включая эпилитные виды. Из напочвенных лишайников наиболее обильны *Flavocetraria nivalis* (20%) и *Thamnolia vermicularis* (10%), константны *Flavocetraria cucullata*, *Bryoria nitida*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria laevigata*, *C. ericetorum*, *Alectoria nigricans*, *Ochrolechia frigida*, *O. androgyna*, *Sphaerophorus globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *S. vesuvianum*. Из эпилитных лишайников наиболее обычны виды родов *Umbilicaria*, *Parmelia*, *Xanthoparmelia*, *Rhizocarpon*. Отмечены также *Buellia ectolechioides*, *Cornicularia normoerica*, *Euopsis granatina*, *Pertusaria cribellata*, *Pleopsidium chlorophanum*, *Rhizocarpon rittokense* и др. Из мхов единично встречены *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Drepanocladus badius*, *Dicranum elongatum*, *Arctoa fulvella*, *Rhytidium rugosum* и др.

Асс. *Dryadetum punctatae diapensioso-hyposum* — мохово-дриадово-диапенсиевая. Сообщества ассоциации описаны на высотах 1300–1350 м, на крутых склонах вулканических конусов и старых кратеров. Микрорельеф мелкобугорковатый, отмечены солифлюкционные ступени. Крутизна склона 20–25°. Покрытие камней 10%. Сообщества ассоциации приурочены к хионофобным местообитаниям. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 50–55%) доминирует дриада (25%), обильны *Oxytropis pumilio* (10%), *Diapensia obovata* (5%), *Festuca rubra* (5%), *Kobresia myosuroides* (5%), *Salix sphenophylla* (3%). С высокой кон-

стантностью встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Cassiope lycopodioides*, *Rhododendron camtschaticum*, *Castilleja pallida*, *Artemisia furcata*. Единично отмечены *Hedysarum hedysaroides*, *Potentilla nivea*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Pedicularis verticillata*, *Agrostis kudoii*, *Saussurea nuda* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 35%) преобладают ксерофитные мхи (30%), наиболее обильны *Racomitrium lanuginosum* (20%), *Niphotrichum canescens* (10%), *Abietinella abietina* (5%). Отмечены также *Aulacomnium turgidum*, *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus*. Лишайниковый покров разрежен (покрытие 5%), образован *Thamnolia vermicularis* (2%), *Cladonia arbuscula* (1%), *Peltigera leucophlebia* (1%), *Cetraria aculiata* (1%). Единично отмечены также *Stereocaulon alpinum*, *S. saviczii*, *Cladonia pyxidata*, *C. corneola*, *C. uncialis*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Psoroma hypnorum*, *Ochrolechia androgyna*, *O. frigida*, *Asachinea chrysantha*, *Cetraria ericetorum*, *C. laevigata*, *Peltigera didactyla*, *P. malacea*, *P. lepidophora* и др.

Рододендроновые тундры

Формация *Rhododendreta aurei* — рододендрона золотистого

Сообщества формации флористически и экологически довольно близки к филлодоцевым тундрам, поскольку также приурочены к хионофильным местообитаниям. Они встречаются на высотах 1000–1300 м на пологих подветренных склонах, где скапливается снег, в присклоновых западинах, отмечены в долинах горных ручьев. В травяно-кустарничковом ярусе обилён вечнозеленый кустарник *Rhododendron aureum* (покрытие до 60%), здесь имеющий высоту не более 25 см и не образующий вертикально выраженного кустарничкового яруса. Из простратных кустарничков отмечены *Betula exilis*, *Salix arctica*, *S. chamissonis*, *S. reticulata*. Из кустарничков встречены *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, достигающие высоты 20 см. С высоким покрытием отмечены виды мезофильного разнотравья: *Hedysarum hedysaroides*, *Mertensia pubescens*, *Saussurea pseudo-tillesii*, *Valeriana capitata*, *Juncus beringensis*, *Poa malacantha* и др. Мохово-лишайниковый ярус разрежен (до 10%) и образован *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei*, *Polytrichum juniperinum*, *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides* и др. Лишайники встречаются единично.

Асс. *Rhododendretum aurei hylacomiosum* — зеленомошно-рододендроновая. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 1100–1200 м над ур. моря в хионофильных местообитаниях. Описаны в верховьях горных ручьев, близ тающих снежников. Почва торфянисто-грубогумусовая слоисто-пепловая супесчаная. Многолетняя мерзлота в конце лета (август) залегала на глубине 80 см. В сообществах ассоциации преобладает и аспектирует рододендрон золотистый (покрытие 25%), здесь достигающий высоты 15 см и входящий в состав травяно-кустарничкового яруса. Обильны и константны также *Phyllodoce caerulea* (15%), *Empetrum nigrum* (5%), *Vaccinium vitis-idaea* (5%), *Salix arctica* (5%), *Loiseleuria procumbens*

(3%), *Vaccinium uliginosum* (1%). Встречаются также *Festuca altaica*, *Artemisia arctica*, *Juncus beringensis*, *Carex koraginensis*, *Cassiope lycopodioides*. Характерно участие группы видов мезофильного разнотравья: *Saussurea pseudo-tilesii*, *Hedysarum hedysaroides*, *Mertensia pubescens*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Parnassia palustris*, *Veronica grandiflora*, *Pyrola incarnata* и др. Моховой ярус хорошо развит (общее покрытие 50%), образован *Dicranum majus* (15%), *D. bonjeanii* (15%), *Kiaeria glacialis* (15%), *Polytrichum juniperinum* (3%), *Pleurozium schreberi* (1%), *Sanionia uncinata* (1%). Встречаются также *Hylacomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Polytrichastrum alpinum*, *Timmia austriaca*, *Ptilidium ciliare*, *Pogonatum urnigerum*, *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*. Единично отмечены листоватые лишайники: *Peltigera leucophlebia*, *P. scabrosa*, *P. aphthosa*, *P. malacea*, *Lobaria linata* и *Cetraria islandica*.

Асс. ***Rhododendretum aurei varioherbosum*** — разнотравно-рододендроновая. Сообщества ассоциации встречаются на высотах 1000–1100 м на пологих склонах и в долинах горных ручьев, приурочены к хионофильным многоснежным местообитаниям. Описаны в верховьях ручья Широкий в поясе стлаников. Глубина залегания многолетней мерзлоты в конце лета (август) 95 см. Сообщества ассоциации характеризуются развитым кустарниково-травяно-кустарничковым ярусом с доминированием в 1-м подъярусе рододендрона золотистого (покрытие 60%). Высота рододендрона 25 см. Во 2-м подъярусе (высота 15–20 см) преобладают виды субальпийского мезофильного разнотравья (общее покрытие 20–25%): *Saussurea pseudo-tilesii* (10%), *Artemisia arctica* (7%), *Mertensia pubescens* (5%), *Hedysarum hedysaroides* (5%), *Carex koraginensis* (3%), *Festuca altaica* (3%), *Poa malacantha* (1%), отмечены *Aconogonon tripterocarpum*, *Juncus beringensis*, *Valeriana capitata*, *Bistorta vivipara*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Oxytropis ochotensis*, *Campanula lasiocarpa*, *Equisetum arvense*, *E. pratense*. Менее обильны кустарнички и простратные кустарники (общее покрытие 10%) *Empetrum nigrum* (5%), *Vaccinium uliginosum* (2%), *Betula exilis* (1%), *Salix arctica* (2%), *S. chamissonis* (1%), *S. reticulata*. Моховой ярус (10%) образован зелеными мхами-мезофитами: *Sciurohypnum reflexum* (7%), *S. starkei*, *Brachythecium salebrosum* (3%), *Climacium dendroides*, *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*. Лишайники отмечены единично.

Лишайниковые тундры

Лишайниковые тундры, как правило, встречаются на крутых обдуваемых склонах гор на высотах более 1400–1500 м над ур. моря. К ним относятся сообщества 2-х групп формаций: группы арктобореальных ягельных (кладониевых и цетрариевых) тундр и группы арктических и арктовысокогорных (алекториевых, стереокаулевых и флавоцетрариевых) лишайниковых тундр. Сообщества арктовысокогорных лишайниковых тундр занимают небольшие площади в горах Цент-

ральной Камчатки, встречаясь на верхнем пределе растительности. Они приурочены к бедным щебнистым и каменистым местообитаниям с малым количеством мелкозема, где часто выражены криогенные хрящевато-каменистые “медальоны” либо солифлюкционные “ступени”, лишённые растительности и занимающие до 75–80% площади. Многолетняя мерзлота в конце лета (август) залегает на глубине около 40–50 см.

Формация *Cladonieta arbusculae-rangiferinae* — ягельные кладониевые тундры

Асс. *Cladonietum vaccinosum uliginosi* — голубично-кладониевая. Сообщества ассоциации распространены на высотах 1000–1100 м над ур. моря, приурочены к плосковыпуклым участкам склонов водоразделов, верховьям горных ручьев. Встречаются в хионофобных местообитаниях. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 30%) преобладают *Vaccinium uliginosum* (10%), *Betula exilis* (5%), *Salix chamissonis* (5%), *S. sphenophylla* (5%), *Oxytropis kamtschatica* (3%). С заметным покрытием встречаются *Carex koraginensis* (2%), *Saussurea nuda* (2%), *Dryas punctata* (1%), *Arctous alpina* (1%), *Pedicularis verticillata* (1%). Единично отмечены *Hierochloë alpina*, *Hedysarum hedysaroides*, *Tofieldia coccinea*, *Castilleja pallida*, *Bistorta vivipara*, *Artemisia furcata*, *Loiseleuria procumbens*, *Pedicularis lanata*, *Lloydia serotina*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Empetrum nigrum*, *Bryanthus gmelinii*, *Cassiope lycopodioides*, *Diapensia obovata*, *Coeloglossum viride*. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 75%) преобладают кустистые лишайники (45%): *Cladonia arbuscula* (5%), *C. rangiferina* (5%), *Flavocetraria cucullata* (10%), *F. nivalis* (5%), *Cetraria islandica* (5%), *C. ericetorum* (1%), *Thamnolia vermicularis* (5%), *Stereocaulon alpinum* (5%). Единично отмечены *Peltigera scabrosa*, *P. leucophlebia*, *Dactylina arctica*. Из мхов преобладают *Rhytidium rugosum* (15%), *Racomitrium lanuginosum* (10%), *Aulacomnium turgidum* (3%), *A. palustre* (2%). Отмечены также *Polytrichum juniperinum*, *Sanionia uncinata*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum fuscescens*, *Pleurozium schreberi*.

Формация *Stereocauleta alpini* — стереокаулёна альпийского

Асс. *Stereocaulatum alpini loiseleuriosum procumbentis* — луазелеуриево-стереокаулевая. Сообщества ассоциации распространены на высотах 1300–1400 м над ур. моря на выровненных участках горных склонов и на заросших лавовых потоках. Микрорельеф неоднородный, сложение мозаичное. Выражены вытянутые солифлюкционные гряды и бугорки, занимающие до 75% площади, межгрядовые понижения (20%) и мерзлотные медальоны диаметром 0,5–1 м с пятнами обнаженного грунта (5%), нередко выходы камней и лавовых гребней. Почва сухоторфянистая слоисто-пепловая вулканическая. Многолетняя мерзлота в конце лета (август) залегает на глубине 80 см. Сообщества ассоциации характеризуются регулярно-мозаичной горизонтальной структурой. На вытянутых бугорках и грядах преобладают кустарнички, разнотравье, лишайники. В межгрядовых понижениях — простратные кустарнички *Salix reticulata*, *S. chamissonis*. По краям мерзлотных медальонов отмечены *Saxifraga nivalis*, *S. purpurea*, *Gentiana algida*,

Lagotis glauca, *Minuartia arctica*. На бугорках в травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 40%) преобладают *Loiseleuria procumbens* (20%) и *Vaccinium uliginosum* var. *vulcanorum* (15%), встречаются *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Casiope lycopodioides*, *Bistorta plumosa*, *B. vivipara*, *Pedicularis lanata*, *Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis revoluta*, *O. ochotensis*, *O. pumilio*, *Carex kamtschatica*, *Poa malacantha*, *Tofieldia coccinea* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (общее покрытие 50–60%), преобладают кустистые лишайники *Stereocaulon alpinum* (20%), *S. vesuvianum* (1%), *Flavocetraria cucullata* (7%), *F. nivalis* (1%), *Cetraria laevigata* (3%), *Cetrariella delisei* (3%), *Cladonia rangiferina* (2%), *Peltigera malacea*, *P. aphthosa*, *Dactylina arctica* и др. Мхи (покрытие 20%) представлены *Racomitrium lanuginosum* (10%), *Niphotrichum ericoides* (3%), *Aulacomnium turgidum* (5%), *Sanionia uncinata* (1%), *Ptilidium ciliare* (1%). Единично отмечены *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Calliergonella lindbergii*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Sphagnum capillifolium*. На пятнах обнаженного грунта преобладают *Pohlia nutans*, *P. filum*, *Conostomum tetragonum*, *Loeskyum badium*, *Ceratodon purpureus*.

Луговая растительность

Субальпийские мезофитные разнотравные луга

Формация *Saussurieto pseudo-tilesii–Geranieta erianthis* —
соссюреево-гераниевая

Асс. *Saussurieto–Geranietum varioherbosum* — разнотравно-соссюреево-гераниевая. Сообщества ассоциации характеризуются высоким флористическим разнообразием: на пробной площади насчитывается до 35 видов сосудистых растений. Проективное покрытие травяного яруса достигает 85–90%. Содоминируют *Geranium erianthum* и *Saussurea pseudo-tilesii*. Обильны *Thalictrum minus*, *Chamerion angustifolium*, *Carex koraginensis*, *Iris setosa*, *Galium boreale*, *Juncus beringensis*, *Mertensia pubescens*, *Equisetum arvense*, *Veratrum oxypetalum*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Sanguisorba officinalis*. Встречаются также *Trientalis europaea*, *Moehringia lateriflora*, *Hedysarum hedysaroides*, *Artemisia arctica*, *Pyrola incarnata*, *Aconogonon tripterocarpon*, *Bistorta vivipara*, *Poa platyantha*, *P. malacantha*, *Trisetum sibiricum*, *Luzula multiflora* и др. Единично отмечены низкорослые кустарники *Betula exilis*, *Salix chamissonis*. В напочвенном покрове отмечены разреженные дернинки мхов (покрытие до 15%) *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *R. squarrosus*, *Rhodobryum roseum* и др. Сообщества ассоциации приурочены к пологим склонам долин ручьев, плоским ложбинам, отмечены на высотах 930–1050 м над ур. моря. В пределах ассоциации мы выделяем 4 субассоциации.

Субасс. *typicum* — типичная — диагностические признаки субассоциации соответствуют признакам ассоциации.

Субасс. *rhododendrosom aurei* — рододендроновая. Сообщества субассоциации характеризуются значительным обилием *Rhododendron aureum* (7–10%), участием простратных ив (*Salix chamissonis*, *S. reticulata*, *S. arctica*), кустарничков (*Phyllodoce caerulea*) и значительным обилием гигромезофильных трав *Rhodiola rosea* (10%), *Juncus beringensis* (10%), *Viola epipsiloides* (15%). Сообщества субассоциации приурочены к хионофильным местообитаниям, к крутым склонам узких глубоко врезынных долин горных ручьев, где долго залеживается снег.

Субасс. *equisetosum pratense* — хвощовая. Сообщества субассоциации отличаются содоминированием *Equisetum pratense* (15–20%) и *E. arvense* (5–10%), участием кустарничков *Potentilla fruticosa* (3–5%), *Betula exilis*, *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*, *S. chamissonis*, *S. reticulata*, *Betula exilis*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует соссюрея *Saussurea pseudo-tilesii* (20%), обильны также *Hedysarum hedysaroides*, *Veratrum oxysepalum*, *Carex koraginensis*, *Festuca altaica*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*. Единично отмечены *Delphinium brachycentrum*, *Valeriana capitata*, *Parnassia palustris*, *Acetosa lapponica*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Polemonium campanulatum*, *Tilingia ajanensis*, *Lagotis glauca* и др. В разреженном моховом ярусе (30%) преобладает *Abietinella abietina*, отмечены *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*, *Pleurozium schreberi*, *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Rhytidium rugosum* и др. Сообщества субассоциации отмечены на пологих склонах и днищах воронкообразных депрессий, в которых накапливаются пепел и мелкозем и долго задерживается снег.

Субасс. *leymetosum interioris* — волоснецовая. Сообщества субассоциации характеризуются содоминированием волоснеца материкового *Leymus interior* (20%) и высоким обилием полыни арктической *Artemisia arctica* (10%) и простратных ив *Salix reticulata* и *S. chamissonis* (10%). Обильны также *Hedysarum hedysaroides*, *Juncus beringensis*, *Rhodiola rosea*, *Carex koraginensis*, *Bistorta vivipara*, *Poa malacantha*. Флористическое разнообразие составляет 30 видов сосудистых растений на пробную площадь. Большинство растений находится в угнетенном состоянии. Моховой ярус не выражен, единично отмечены *Sanionia uncinata*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*. Лишайники отсутствуют. Сообщество подвержено вулканогенным воздействиям: на почве отмечен свежий пепел вулкана Безымянный, образующий сплошную корку мощностью 2 см. Сообщества субассоциации отмечены на высотах 1300–1320 м над ур. моря на выпуклых склонах южных экспозиций и представляют собой вулканогенно-нарушенный вариант разнотравно-соссюреевых субальпийских лугов.

Субальпийские гигромезофитные луга

Формация *Junceta beringensis* — ситника берингийского

Асс. *Juncetum beringensis salicosum chamissonis* — ивово-ситниковая. Сообщества ассоциации отличаются высоким обилием ситника *Juncus beringensis* (15–20%), простратных ив *Salix chamissonis* (25–30%), *S. reticulata* (10%) и осок

Carex koraginensis, *C. kamtschatica* (10%). С высоким обилием встречаются виды гигромезофильного разнотравья: *Sanguisorba officinalis* (15%), *Mertensia pubescens*, *Veratrum oxysepalum*, *Viola epipsiloides*, *Rhodiola rosea*, *Polemonium boreale* (15%). Характерно участие аркто-высокогорных видов *Calamagrostis sesquiflora*, *Trisetum spicatum* ssp. *molle*, *Artemisia arctica*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Thalictrum alpinum*, *Tilingia ajanensis*, *Lloydia serotina*, *Bistorta vivipara*, *B. plumosa*, *Pedicularis lanata*, *P. oederi*, *Erigeron thunbergii* и др. Моховой ярус обычно разрежен (общее покрытие 3%), отмечены *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Sanionia uncinata*, Сообщества ассоциации отмечены во влажных полого-вогнутых ложбинах стока, встречаются в долинах горных ручьев на высотах 1270–1370 м над ур. моря. Приурочены к нивальным местообитаниям.

Кроме того, на плато Ушковский дол выражены небольшие плоские ложбины стока и неглубокие бессточные котловины, в которых встречаются пушицево-осоково гипновые болота. В моховом ярусе (75–100%) доминирует *Straminergon stramineum* (80%), обильна *Warnstorfia exannulata* (10%), отмечены *Pohlia wahlenbergii*, *Sphagnum* sp. В травяном ярусе преобладает пушица *Eriophorum vaginatum* (35%), отмечены *E. polystachyon*, *E. scheuchzeri*; обильны осоки *Carex appendiculata*, *C. kamtschatica*. Встречаются простратные ивы *Salix chamissonis*, *S. pulchra* ssp. *parallelinervis*. Единично отмечены *Equisetum scirpoides*, *Pedicularis lanata*, *Luzula multiflora*, *Juncus biglumis*, *J. beringensis*, *Bistorta vivipara* и др. Болота отмечены на высотах 1300–1350 м над ур. моря.

Кобрезиевники (криоксеромезофитные луга)

Сообщества кобрезиевников на Камчатке встречены нами в высокогорьях Ключевской группы вулканов, где расположены самые высокие на Дальнем Востоке горные вулканические массивы. Растительность плато Ушковский дол сформировалась в конце плейстоцена–начале голоцена и в течение всего голоценового времени не подвергалась значительным вулканогенным нарушениям, поскольку вулкан Ушковский последние 10 000 лет не извергался (Новейший и современный..., 2005). В связи с этим естественная растительность плато Ушковский дол, подчиненная зональным и высотно-поясным закономерностям, может рассматриваться как фоновая, незначительно вулканогенно-нарушенная. По сравнению с соседним Толбачинским долом, подверженным частым вулканогенным нарушениям, растительный покров Ушковского дола имеет значительное своеобразие. В частности, только в этом районе на высотах 1000–1400 м над ур. моря встречаются своеобразные кобрезиевые сообщества, образованные *Kobresia myosuroides* (*Cyperaceae*), которые на Толбачинском доле практически не отмечены.

Кобрезия мышехвостниковая — *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori Et Paol. (синонимы: *Carex myosuroides* Vill., *Elyna myosuroides* (Vill.) Fritsch, *Elyna bellardii* C. Koch., *Kobresia bellardii* (All.) Degl., *Cobresia bellardii* (All.) Degl.) — многолет-

нее травянистое растение семейства *Cyperaceae* высотой 10–30 см, имеет граминоидный облик, образует плотные дерновины. Обладая ксероморфной структурой (узкие и жесткие щетиновидные листья), *Kobresia myosuroides* по особенностям водного режима отличается от настоящих ксерофитов и относится к экологической группе криофитов и психрофитов — растений, развивающихся при низких температурах на сухих местообитаниях. Ареал *Kobresia myosuroides* — разорванный и фрагментарный, включает Шпицберген, Гренландию, Исландию, Фенноскандию, горы Средней Европы и Средиземноморья, Алтай, горы Прибайкалья и Забайкалья, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Кавказ, Аляску, арктическую Канаду, горы Монголии, Китая, Японии и Северной Америки.

Нами изучены сообщества кобрезиевников из *Kobresia myosuroides* на западном макросклоне вулкана Ушковский на высотном профиле шириной около 0,5 км, заложенном в междуречье рек Студёная и Сухая Козыревская на высотах 980–1300 м над ур. моря (от верхней границы леса до пояса ивковых тундр). Длина профиля составила около 5 км. На профиле были описаны все сообщества с доминированием кобрезии на пробных площадях размерами 10×10 м или в естественном контуре.

Формация *Kobresieta myosuroidis* — кобрезии мышехвостниковой

Формация впервые выделена Б.А. Быковым (1962) под названием *Cobresieta bellardii*. Он привел 8 известных на тот период ассоциаций, описанных на Кавказе (Колаковский, 1937, 1940), в Бурят-Монголии (Сергиевская, 1951) и на Тарбагатае (Степанова, 1962). К.В. Станюкович (1973) приводит краткое описание сообществ формации *Cobresieta bellardii*, встречающихся на Нарымском хребте (Алтай). К.А. Соболевская (1950) описывает субальпийские луга с *Kobresia myosuroides* в Майгун-Тангинском районе Тувы, встречающиеся в поясе кустарниковых степей (1700–2500 м над уровнем моря). В Тарбагатае, на высотах 2300–2400 м над ур. моря Станюкович (1973) выделяет эукриофитный пояс низкотравных лугов и лугостепей, в котором преобладают кобрезиевники с *Kobresia myosuroides*, *K. smirnovii* и *K. schoenoides*. На Тянь-Шане Станюкович (1973) выделяет пояс эукриофитных низкотравных лугов (на высотах от 2800 м и выше), образованный кобрезиевыми пустошами. Криоксерофитные сообщества с участием кобрезии мышехвостниковой описаны на северо-западе Чукотского п-ова (Козицкая, Разживин, 1979). Е.Ю. Слинченкова (1984) описывает в среднем течении р. Амгуэмы (Чукотский п-ов) кобрезиевые сообщества с доминированием *Kobresia myosuroides*, высоким обилием осоки *Carex rupestris*, овсяницы *Festuca auriculata*, *F. lenesis* и лишайников.

Камчатские кобрезиевники значительно отличаются по видовому составу и структуре от других сообществ с преобладанием *Kobresia myosuroides*, описанных в литературе. Флористически наиболее сходны с кобрезиевниками Центральной Камчатки чукотские сообщества, в составе которых имеются некоторые общие виды: *Kobresia myosuroides*, *Carex rupestris*, *Artemisia furcata*, *Agrostis kudoii*,

Hierochloë alpina, *Silene repens* и др. Для камчатских сообществ кобрезиевников характерны следующие особенности: фитоценозы занимают наиболее прогреваемые, хорошо дренируемые склоны крутизной 20–25°, как правило, южных экспозиций; почвы под кобрезиевыми сообществами вулканические слоисто-пепловые супесчаные, с залеганием вечной мерзлоты на глубине более 85 см. Кобрезиевники имеют своеобразный флористический состав и структуру: в их составе, кроме *Kobresia myosuroides* (покрытие 15–25%), образующей 1-й подъярус, участвуют также травянистые многолетники, образующие 2-й подъярус мелкого разнотравья. С высокой константностью в сообществах встречаются травы: *Agrostis kudoi*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Artemisia furcata*, *Bistorta vivipara*, *Carex rupestris*, *Erigeron thunbergii* и лишайники: *Cladonia arbuscula*, *C. mitis*, *C. uncialis*, *Thamnolia vermicularis*. Располагаясь на обдуваемых склонах, слабо укрытых снежным покровом, кобрезиевники являются излюбленными зимними пастбищами снежного барана. Кобрезиевники, встречающиеся на плато Ушковский дол, отнесены к двум ассоциациям, описанным нами ранее (Нешатаева и др., 2006б).

Асс. *Kobresietum myosuroidis saussureosum pseudo-tilesii* — кобрезиевник соснореевый (Приложение, табл. 18; цв. вкл., рис. 38). Сообщества ассоциации представляют собой разнотравно-кобрезиевые луговины, высота травостоя 20–25 см. Общее покрытие травяного яруса 40–50%. В 1-м подъярусе (25 см) доминирует *Kobresia myosuroides* (20%), создающая аспект. На фоне кобрезии выделяются пятна *Saussurea pseudo-tilesii* и злаков: *Festuca altaica*, *Agrostis kudoi*, *Bromopsis pumPELLIANA*, *Calamagrostis sesquiflora*. 2-й подъярус (15 см) образуют *Pulsatilla nuttalliana*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Oxytropis ochotensis*, *Carex rupestris*, *Geranium erianthum*, *Artemisia arctica*, *Hedysarum hedysaroides* и карликовые ивы: *Salix sphenophylla*, *S. pulchra*, изредка *S. chamissonis*. Отмечены также *Sanguisorba officinalis*, *Castilleja pallida*, *Artemisia furcata*, *Bistorta vivipara*, *B. plumosa*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Erigeron thunbergii*, *Allium strictum*, *Thalictrum alpinum* и др. Сообщества ассоциации отличаются высоким видовым богатством сосудистых растений, которое составляет около 40 видов на пробную площадь. Отмечены редкие и охраняемые виды, включенные в «Красную книгу Камчатки» (2007): эдельвейс камчатский (*Leontopodium kamschaticum*), ломатогониум каринтийский (*Lomatogonium carinthiacum*). Мохово-лишайниковый ярус (20–25%) характеризуется преобладанием мхов. Доминирует *Rhytidium rugosum* (до 20%), с высоким покрытием встречается *Abietinella abietina*. Местами обильны *Dicranum spadiceum* и *Sanionia uncinata*. Во всех сообществах ассоциации произрастает *Entodon concinnus* — вид, довольно редкий для Камчатки. Обычны *Dicranum elongatum*, *Syntrichia ruralis*, *Ceratodon purpureus*. В двух сообществах ассоциации зарегистрирован *Didymodon asperilifolius*, иногда достигающий покрытия до 1%. Общее покрытие лишайников, как правило, составляет 1–3%, лишь в единичных случаях достигая 10%. Преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*: *C. arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, константны *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria*

cucullata, *C. ericetorum*, *C. laevigata*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Peltigera rufescens*, *Cladonia gracilis*, *C. amaurocraea*, *C. macroceras*.

Сообщества ассоциации встречаются на склонах шлаковых конусов, эрозионных воронок и бортах долин горных ручьев на высотах 1000–1200 м над ур. моря. Они приурочены к склонам юго-западной, южной и юго-восточной экспозиции крутизной 15–25°. Почвы сухие грубогумусные вулканические слоисто-пепловые, супесчаные. Многолетняя мерзлота в конце лета (август) сохраняется на глубине 85–140 см. Микрорельеф ступенчатый. Отмечены солифлюкционные явления (сползание участков грунта под воздействием термокарста).

Асс. ***Kobresietum myosuroidis cladinosum*** — Кобрезиевник лишайниковый (Приложение, табл. 18). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 25–35%), доминирует *Kobresia myosuroides* (20–25%) с высокой константностью встречаются: *Carex rupestris*, *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica*, *Agrostis kudoii*, *Artemisia furcata*, *Erigeron thunbergii*. Отмечены также *Salix sphenophylla*, *Saussurea pseudotilesii*, *Oxytropis ochotensis*, *Carex koraginensis*, *Androsace capitata*, *Lloydia serotina*, *Castilleja pallida*, *Vaccinium uliginosum* и др. Характерно постоянное присутствие арктовысокогорных видов *Oxytropis pumilio*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*, которые не встречаются в сообществах разнотравных кобрезиевников. Характерной особенностью сообществ ассоциации является наличие развитого мохово-лишайникового яруса (общее покрытие 40–80%). Доминируют кустистые лишайники *Cladonia arbuscula* (включая *C. mitis*), *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Thamnia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Cladonia uncialis*. Проективное покрытие мхов довольно незначительно (1–4%). С высокой константностью встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum*, отмечены также *Ceratodon purpureus*, *Aulacomnium turgidum*, *Syntrichia ruralis*. Сообщества ассоциации встречаются на сухих щебнистых склонах лавовых останцов, на высотах 1200–1350 м над ур. моря. Приурочены к склонам южных экспозиций крутизной 20–25°. Почвы сухие грубогумусные вулканические слоисто-пепловые.

Мы рассматриваем сообщества с преобладанием *Kobresia myosuroides* в составе лугового типа растительности и относим их к особому подтипу растительности ***Kobresietum*** — травянистых многолетних арктовысокогорных криоксеромезофитов (криоксеромезофитные луга). Б.А. Юрцев (1976, 1981) указывал, что сообщества, относящиеся к этому подтипу растительности, вероятно, являются плейстоценовыми реликтами. Он отмечал, что в плейстоцене имели место криоксеротические климатические фазы, во время которых сообщества травянистых криоксеромезофитов и криомезоксерофитов усиливали свои позиции. В некоторых ландшафтах они могли входить в число господствующих типов растительности. В современном растительном покрове Северо-Восточной Азии сохранились реликты позднплейстоценовой ксерофитной растительности, которые встречаются в районах северо-восточной Якутии (Шелудякова, 1938, 1957), бассейнах Колымы, Анадыря, на востоке Чукотского полуострова и на о. Врангеля, относя-

щихся к азиатскому сектору Берингии (Юрцев, 1976). «Тундростепные» сообщества, распространенные на южных склонах в западных районах арктической и субарктической Аляски, также рассматриваются некоторыми авторами как плейстоценовые реликты, сохранившиеся со времени Берингийской суши (Murray et al., 1983; Walker et al., 1991). Кобрезиевники высокогорий Центральной Камчатки, по-видимому, также являются дериватами позднеплейстоценовой криомезоксерофильной растительности полуострова, сохранившимися фрагментарно, на ограниченной территории. Они нуждаются в особой охране.

Растительный покров в долине ледника Бильченок

Высокогорья Ключевской группы вулканов относятся к районам современного горно-долинного оледенения. Последний ледниковый максимум на Камчатке датируется верхним плейстоценом. Он аналогичен Сартанской стадии оледенения в Сибири и на северо-востоке европейской части России. В период голоценового климатического оптимума увеличение суммарного годового количества осадков составило около 100 мм, а средняя температура воздуха возросла на 1 °С. При этом граница питания ледников поднялась на 50–100 м по сравнению с современной границей. Современное оледенение Камчатки — это реликт верхнеплейстоценового оледенения, сохранившегося в высокогорьях и не прерывавшегося здесь даже в период климатического оптимума голоцена (Брайцева и др., 1968). На склонах вулкана Ушковский имеются ледники, наиболее крупным из них является Бильченок.

Ледник Бильченок (цв. вкл., рис. 39) вытекает из вершинной кальдеры Ушковского вулкана в северо-западном направлении и простирается в пределах высот 3900–750 м над ур. моря. Этот один из крупнейших ледников Камчатки относится к пульсирующему типу с периодом между подвижками около 23–25 лет. Недавние быстрые продвижения его языка наблюдались в 1959–1960 и 1982–1983 гг. (Виноградов, Муравьев, 1981; Виноградов и др., 1982; Муравьев и др., 1987). Бокковые морены имеют от 3 до 4 гряд, выраженных в различной степени сохранности на протяжении 5 км в долинной части ледника. Непосредственно к леднику прилегают молодые морены, появившиеся после подвижек 1959 и 1982 годов, далее к склонам долины — более древние морены. Ниже к подножию вулкана Ушковский до высот 240 м присутствуют также конечно-моренные образования голоценового возраста и последнего гляциала. Всего современный язык ледника обрамляют морены 6 генераций, возраст которых определен по наличию на них пеплов-маркеров в почвенно-пирокластическом чехле (ППЧ). Кроме двух молодых и одной плейстоценовой морены уверенно выделяются еще 3 голоценовые морены — следы наступания ледника около 1, 3 и 8 тыс. лет назад (Yamagata et al., 2002). Интересно, что отсутствует морена малого ледникового периода, она перекрыта мореной подвижки ледника Бильченок 1959–1960 гг.

Исследованный участок долины ледника Бильченок расположен на высоте 600–1000 м, т.е. в переходной зоне от верхней границы распространения каменноберезняков и сляников до горной тундры. Нами был заложен поперечный

профиль через долину ледника на высотах 925–975 м (Вяткина и др., 2007). Изученные поверхности дифференцированы на 4 зоны: 1) молодых морен, которые были сформированы в 1980-х гг. после отступления ледника; 2) морен 30–40-летнего возраста (подвижка ледника в 1959–1960 гг.); 3) древних морен; 4) коренных склонов долины ледника. Каждой из этих зон соответствуют определенные этапы формирования почв и развития растительных сообществ.

Растительный покров ледниковых морен различается в зависимости от их возраста и особенностей микрорельефа, что позволяет проследить за сукцессионными процессами в перигляциальной зоне высокогорий, начиная с самых ранних этапов заселения их растениями. В распределении растительности были выделены 4 возрастные стадии динамического ряда первичной сукцессии. Ход сингенетической сукцессии в перигляциальной зоне ледника Бильченок можно представить следующим образом.

1. Инициальная стадия. Морены, расположенные непосредственно у самого ледника, образовались в результате его подвижки в 1982–1983 гг. Первичный субстрат морен находится в процессе формирования, постоянно пополняется материалом с поверхности ледника. Инициальная стадия — период миграции зачатков видов растений на поверхность свежих осадочных отложений. В микроронжениях мезорельефа сложение пионерных группировок раздельное и раздельно-групповое. Общее проективное покрытие растений низкое (от 5 до 10%), флористический состав беден, отмечено до 8–12 видов сосудистых растений: *Astragalus alpinus*, *Artemisia arctica*, *Polemonium acutiflorum*, *Silene repens*, *Sagina saginoides*, *Poa malacantha*, *Dianthus repens*, *Oxytropis kamtschatica*, *Chamerion latifolium*, *C. angustifolium*, *Epilobium hornemannii* и др. Поверхности вогнутых участков морен, подпитываемые влагой, покрыты пионерными мхами: *Bryum* sp., *Pohlia* sp., *Leptobryum pyriforme*, *Ceratodon purpureus* и др. Встречаются небольшие латки лишайников рода *Stereocaulon*.

Гряды молодых морен лишены пепловых отложений и практически не затронуты процессами почвообразования. Для подобных поверхностей характерны признаки влияния нескольких процессов, замедляющих поселение растительности и формирование почвенных горизонтов: активное перемещение субстрата (водная и ветровая эрозия); быстрое пересыхание поверхностных слоев морены на возвышениях, высокая рыхлость отложений. Соседние участки имеют разный гранулометрический состав материала, слагающего их поверхность, происходят просадки грунта за счет таяния включений льда и др.

2. Стадия агрегаций и пионерных группировок. 2-я от ледника гряда морен образовалась в результате подвижки 1959–1960 гг. В отличие от морен 1-й группы поверхность морен 2-й гряды осела, стабилизировалась и выровнялась. Они также не имеют сформировавшегося гумусового горизонта и пепловых отложений на поверхности.

Успешно прижившиеся растения образуют групповые и диффузные агрегации. Число видов растений возрастает до 18–38, проективное покрытие уве-

личивается в 2–3 раза. К видам 1-й стадии добавляются: *Bromopsis pumpelliana*, *Mertensia pubescens*, *Artemisia furcata*, *A. glomerata*, *A. arctica*, *Tanacetum boreale*, *Castilleja pallida* и др. Возрастает обилие мхов с преобладанием видов рода *Racomitrium*, среди лишайников доминируют виды рода *Stereocaulon*. Появляется древесная растительность в виде единичных кустов ольхового стланика, подроста тополя душистого (*Populus suaveolens*), ивы удской (*Salix udensis*) и стелющихся кустарниковых ив (*Salix arctica*, *S. sphenophylla*, *S. reticulata*) и др. Возраст ольхового стланика от 7 до 25 лет.

На обширной территории моренных отложений подвижки ледника 1959–1960 гг. распределение растений, набор видов в группировках обуславливается в основном экологическими условиями местообитания и возможностью заноса зачатков растений. Агрегации растений представляют собой случайные группировки, ценотически не ассоциированные. На этом этапе сукцессионного развития преобладает экотопический отбор. В целом на моренах 30–40-летнего возраста наиболее часто и с высоким обилием встречаются 2 вида растений из семейства бобовых: остролодочник камчатский (*Oxytropis kamtschatica*) и астрагал альпийский (*Astragalus alpinus*). Они заселяют разные по увлажнению участки морен. На сухих увалах доминирует *Oxytropis kamtschatica*, а на влажных подсклоновых участках морен чаще всего встречается *Astragalus alpinus*.

На моренах видны следы эрозионных процессов — многочисленные мелкие русла временных водотоков с конусами выноса песчаного и супесчаного материала. Общий рельеф поверхности гряд остается достаточно волнистым, но за счет водной и ветровой эрозии возвышения имеют более сглаженную форму. Наиболее благоприятными местами для поселения растений и накопления гумуса оказываются замкнутые микропонижения, в которых создаются условия для накопления илстых частиц и задерживания влаги. Несмотря на наличие разреженного растительного покрова, признаков формирования почвенных горизонтов не отмечается, корни растений проникают в морену на глубину 10–30 см и не образуют дернины. Почвы находятся в начальной стадии формирования и относятся к примитивно-дерновым.

3. Стадия ольхового стланика. По нашим данным, эта стадия длительно существует на древних моренах возрастом от 300 лет и более и представлена растительностью, характерной для этого района. Гребни и склоны древних морен покрыты зарослями ольхового стланика, увеличивающего свою высоту и сомкнутость на склонах северной экспозиции.

В зависимости от разнообразия микро- и мезорельефа, обуславливающего разнообразие почвенного покрова, растительность рассматриваемой зоны представлена комплексом сложных сочетаний зарослей ольхового стланика и травяно-кустарничковых сообществ. В условиях пересеченного рельефа с узкими грядами морен и неглубокими ложбинами между ними образуются смешанные и переходные варианты кустарничковых и кустарничково-лишайниковых тундр, олуговелых тундр и нивальных луговин.

На пологих и выровненных участках моренных гряд наиболее часто встречаются сообщества травяно-кустарничковых тундр. Общее проективное покрытие растений 75%, число видов достигает 70 и более. В составе фитоценозов обычно преобладают *Vaccinium uliginosum*, *Salix arctica*, *S. chamissonis*, *Rhododendron aureum*, *Artemisia arctica*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Sanguisorba officinalis*, *Carex koraginensis*, *Thalictrum alpinum*, *Phyllodoce caerulea*, *Juncus beringensis*, *Aruncus dioicus*, *Veratrum oxypetalum*, *Equisetum arvense*, *Hedysarum hedysaroides*, *Chamerion angustifolium*. Постоянно присутствуют *Geranium erianthum*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis verticillata*, *Erigeron caespitans*, *Tanacetum boreale*, *Tilingia ajanensis*, *Rubus arcticus*, *Pyrola incarnata*, *Rhodiola integrifolia*, *Aster sibiricus*, *Poa malacantha*, *Bromopsis pumPELLiana*, *Calamagrostis purpurea*, *Festuca altaica*, *Salix reticulata* и др. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса варьирует от 5 до 60% в зависимости от типа местообитания.

Сообщества ольхового стланика представлены разнотравными и зеленомошными ассоциациями. В разнотравном ольховнике сомкнутость крон ольхового стланика 0,7. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса до 25%, число видов около 17. Под пологом ольховника обильны *Aruncus dioicus*, *Chamerion angustifolium*, *Rhodiola integrifolia*, *Rubus arcticus*, *Polemonium acutiflorum* и др. Участие мохообразных и лишайников незначительное, их покрытие до 1%.

В зеленомошном ольховнике сомкнутость крон ольхового стланика 0,6. Покрытие мхов возрастает до 60%, кустистых лишайников — до 10%. Число видов высших сосудистых растений 15–17. Основные доминанты травяно-кустарничкового яруса: *Empetrum nigrum*, *Artemisia arctica*, *Pyrola incarnata*. Возраст ольхового стланика около 50 лет.

На некоторых древних моренах встречаются низкорослые куртины кедрового стланика (высотой до 60 см), которые располагаются узкой полосой вдоль зарослей ольхового стланика по верхней части хребтов морен. Сомкнутость крон кедрового стланика 0,6. Под кронами преобладают *Linnaea borealis* — 5% и мхи — 15%; поверхность почвы покрыта опадом хвои (до 70%). Вдоль края куртин кедрового стланика отмечена полоса рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*). Возраст кедрового стланика около 50–60 лет.

Почвы древних морен хорошо сформированы, имеют четко выделяющийся горизонт гумусонакопления коричневого или серо-бурого цвета, плотную дернину, встречаются погребенные гумусовые горизонты. Проявляется дифференциация почв в зависимости от растительного покрова — под тундровой растительностью наиболее развит поверхностный задернованный горизонт, под ольхой гумусовая прокраска распространяется глубже. Почвы классифицированы как горно-тундровые слоисто-пелловые супесчано-песчаные на моренных отложениях, обедненные илистыми фракциями.

4. Фоновая растительность. Древний склон долины ледника на восточном берегу отделяется от моренных валов хорошо разработанной долиной пересыхающего ручья с днищем, покрытым валунно-песчаными аллювиальными отложе-

ниями. Эта поверхность, судя по пеплам-маркерам в ППЧ, освободилась от ледника более 3 000 лет назад. На высотах более 700 м над ур. моря преобладает горно-тундровая растительность. Здесь встречаются олуговелые тундры, кочкарные тундры, нивальные сообщества, сухие пятнистые тундры и др. Наибольшее распространение имеют кустарничковые тундры с доминантом *Vaccinium uliginosum* и содоминантами *Salix arctica* и *Empetrum nigrum*. Кроме них в составе травяно-кустарничковых сообществ отмечены также *Salix reticulata*, *Rhododendron camtschaticum*, *R. aureum*, *Equisetum arvense*, *Saussurea pseudo-tillesii*, *Carex koraiginensis*, *Artemisia arctica*, *Thalictrum alpinum*, *Phyllodoce caerulea*, *Juncus beringensis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Tilingia ajanensis*, *Aster sibiricus*, *Festuca altaica* и др. Проективное покрытие достигает 80–90%. Выявлено 65 видов сосудистых растений. Покрытие мхов составляет 15%, лишайников 5%. Под горно-тундровой растительностью развиты горно-тундровые слоисто-пепловые супесчаные почвы с хорошо гумусированным поверхностным горизонтом. Мощность ППЧ составляет около 50–60 см.

Субальпийские стланиковые сообщества произрастают здесь на верхнем пределе своего распространения. Заросли кедрового стланика приурочены к карнизам крутого склона левого борга долины ледника. В кедровостланиках низко-травно-зеленомошных сомнутость кедрового стланика 0,8; проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 10%; число видов 15. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: *Linnaea borealis*, *Salix tschuktschorum*, *Rhododendron camtschaticum*, *Festuca altaica*. Проективное покрытие мохообразных 30%, лишайники отмечены единично. Возраст кедрового стланика 70–80 лет.

Глава 5. Вулканогенная динамика растительности

А.П. Кораблёв, В.Ю. Нешатаева, Л.Б. Головнёва

На плато Толбачинский дол представлен большой ряд разновозрастных вулканических отложений от 35 до 8000 лет. В течение всего голоцена извержения с различными мощностью, составом продуктов и характером происходили в разных частях плато, что способствовало неравномерному, растянутому во времени поражению растительного покрова. Как следствие, в настоящий момент на плато представлены растительные сообщества и группировки, находящиеся на разных стадиях сукцессионной динамики — от пионерных стадий заселения ювенильных вулканических субстратов мохообразными и лишайниками до условно-климаксовых листовенничных и еловых сообществ на древних лавовых потоках, перекрытых мощным почвенно-пирокластическим чехлом. Плато Толбачинский дол было выбрано нами как наиболее подходящая модельная территория для изучения механизмов и закономерностей динамики растительного покрова на вулканогенных отложениях в Ключевской группе вулканов.

5.1. Отражение вулканогенной динамики растительного покрова на геоботанических картах

Важным инструментом изучения структуры и динамики растительного покрова являются геоботанические карты. Серия карт растительного покрова, составленных на одну и ту же территорию в разные годы, позволяет визуализировать пространственно-временную динамику растительности. Современные методы картографирования дают возможность быстро и с большой точностью проводить картометрический анализ и на его основе сравнивать разновременные карты растительности. Наиболее стремительные и масштабные изменения в растительном покрове происходят под воздействием крупных и гигантских вулканических извержений, в результате которых растительный покров уничтожается и значительно нарушается на территориях от сотен до тысяч квадратных километров (Гришин, 2003).

С целью анализа закономерностей вулканогенной динамики и трансформации растительного покрова нами была составлена серия разновременных геоботанических карт (Кораблёв, 2011; Нешатаева, Кораблёв, 2011), отражающих изменения в растительном покрове ключевого участка плато Толбачинский дол в результате Большого трещинного Толбачинского извержения (БТТИ), произошедшего в 1975–1976 г. Серия из трех крупномасштабных геоботанических карт (м. 1 : 50 000) демонстрирует структуру растительного покрова на ключевом участке в разные периоды: 1) карта растительности 1971 г. — до извержения; 2) карта растительности 1977 г. — после извержения; 3) карта растительности

2010 г. Карты были составлены на основе анализа материалов полевых исследований (206 геоботанических описаний) и дешифрирования дистанционных материалов разных лет (аэрофотоснимков и космических снимков). Размер ключевого участка ограничен территорией, охваченной аэрофотосъемкой 1971 и 1977 гг., и составляет 273,1 км². Ключевой участок ориентирован с юга на север и захватывает осевую часть Толбачинского дола и его юго-западный макросклон, включая оба эпицентра извержения БТТИ (см. раздел 1.2). Перепад высот в пределах ключевого участка — от 200 до 1600 м над ур. моря.

Прежде чем перейти к анализу карт, рассмотрим ближайшую историю вулканических извержений на плато, под действием которых сформировался современный облик растительного покрова.

По оценкам О.А. Брайцевой и др. (1984а), БТТИ 1975–1976 гг. было одним из самых мощных извержений Толбачинской региональной зоны шлаковых конусов. Извержение проходило в 2 этапа — Северный прорыв (СП) и Южный прорыв (ЮП). В ходе извержения Северного прорыва объем выброшенной тefры (не включая объем шлаковых конусов) составил 0,7 км³, лавы — 0,223 км³. Коэффициент эксплозивности¹ был равен 81%. В результате извержения Южного прорыва объем пирокластики составил 0,014 км³, лавы — 0,97 км³, коэффициент эксплозивности — 3%. В итоге после БТТИ рельеф и внешний облик разновозрастных лавовых потоков Толбачинского дола существенно изменился. Главным образом это произошло за счет мощного аэрального шлако-пеплопада во время извержения Северного прорыва, который толстым слоем тefры покрыл окружающие лавовые поля.

Как было отмечено выше (см. раздел 1.2), период голоценового вулканизма Толбачинского дола делится на 2 этапа: первый — период в основном эффузивного вулканизма (10000–2000 л.н.) и второй — период в основном эффузивно-эксплозивного вулканизма (начался 2000 л.н.) (Брайцева и др., 1984а). В конце первого периода, около двух тысяч лет назад, поверхность плато была покрыта лавовыми потоками извержений разных лет, слабо перекрытыми рыхлой пирокластикой и четко выраженными в рельефе. С наступлением второго этапа вулканизма коэффициент эксплозивности извержений значительно возрос. Ранее не засыпанные тefрой лавовые потоки стали постепенно скрываться под шлаково-пепловым чехлом последующих эффузивно-эксплозивных извержений в осевой части плато, рельефные очертания лавовых потоков нивелировались возникающей шлаковой равниной в центре Толбачинского дола. Извержения в этот этап происходили в разных частях осевой зоны.

Временной отрезок 1500–2000 лет назад характеризовался извержениями с большими объемами пирокластики и коэффициентами эксплозивности 72–78%. В этот период произошли эффузивно-эксплозивные извержения конусов Пра-Высокая и 1004 (цв. вкл., рис. 3), суммарный объем выброшенной ими тefры

¹ Коэффициент эксплозивности (объемный) (%) рассчитывается как доля объема рыхлых продуктов извержения (пирокластики) к общему объему всех продуктов извержения.

составил 0,65 км³, лавы — 0,26 км³, а также конуса Пельмень с объемом пироклаستيки 0,63 км³ и лавы — 0,36 км³. Эти извержения перекрыли мощным слоем тефры близлежащие лавовые потоки и положили начало формированию обширного шлакового поля, наблюдаемого в настоящий момент в центральной части плато.

Период 1000–1500 лет назад характеризовался крупными извержениями, как правило, с большой степенью эксплозивности, что приводило к повреждению растительности аэральными пеплопадами на большой территории. В короткий временной отрезок, от 1250 до 1100 лет назад, произошло сразу 3 крупных извержения. Это извержения конусов Алаид и Песчаные горки (цв. вкл., рис. 3) 1200–1250 лет назад. Объемы тефры составили соответственно 0,68 и 0,75 км³, лавы — 0,7 и 1,05 км³, коэффициент эксплозивности был равен 58% и 50%. А также мощное эксплозивно-эффузивное извержение системы лавово-шлаковых конусов Клешня (цв. вкл., рис. 3), произошедшее около 1100 лет назад. Объем пироклаستيки был равен 0,5 км³, лавы — 1,15 км³, коэффициент эксплозивности — 38%. Площадь лавового поля составила приблизительно 37 км² (Брайцева и др., 1984а). Эти 3 крупных извержения сильно изменили рельеф центральной части дола, перекрыв более старые лавовые потоки мощным шлаково-пепловым чехлом и засыпав окружающую территорию слоем пепла более 20 см на площади около 350 км². После извержения системы конусов Клешня и до 1975 г. на плато не случилось вулканических событий с большим выбросом пироклаستيки.

Примерно 900–1000 (950) лет назад на высоте 750 м над ур. моря произошло крупное извержение конуса Высокая (цв. вкл., рис. 3). Извержение носило эффузивный характер, объем тефры составил 0,03 км³, лавы — 1,9 км³, коэффициент эксплозивности — 2% (Брайцева и др., 1984а). Обширное лавовое поле спустилось на расстояние 18 км от эруптивного центра до высоты 50 м над ур. моря, его площадь составила около 75 км². В результате этого извержения от шлако-пеплопада пострадал растительный покров, лишь непосредственно примыкающий к центру извержения, остальная растительность была уничтожена лавовыми потоками.

Предпоследнее (перед БТТИ) извержение, серьезно затронувшее лесной пояс, произошло около 270 лет назад, из лавового конуса Звезда (цв. вкл., рис. 3) на высоте около 600 м над ур. моря. Извержение отличалось крайне эффузивным характером, на поверхность было выброшено всего 0,001 км³ тефры, в то же время объем лавы составил 0,23 км³ (Брайцева и др., 1984а), лавовые потоки излились на площадь около 30 км², коэффициент эксплозивности был равен 1%. Во время этого извержения растительный покров практически не пострадал от пеплопада, а был уничтожен лишь лавовыми потоками. Нельзя исключать и возможность локального возгорания растительности по фронту лавового потока. Однако имеющиеся у нас данные позволяют судить об отсутствии крупного лесного пожара в этот период.

В 1941 г. произошло извержение паразитного кратера 1941 г. на юго-западном склоне вулкана Плоский Толбачик на высоте около 2050 м над ур. моря (цв. вкл., рис. 3). Извержение было несильным, объем выброшенной тефры составил

0,05 км³, лавы — 0,03 км³ (Брайцева и др., 1984а). Во время извержения пострадала только прилегающая территория с горно-тундровой растительностью, растительный покров лесного пояса не был существенно нарушен.

Итак, до извержения 1975–1976 гг. на территории ключевого участка лавовые потоки прорыва 1941 г., конуса Звезда, конуса Высокая и в меньшей степени системы конусов Клешня практически не были затронуты шлако-пеплопадами. Растительный покров на них развивался без существенных вулканогенных нарушений и представлял собой разные стадии литосерии.

Ретроспективная карта растительности плато Толбачинский дол 1971 г. (см. вкладку) составлена нами по материалам дешифрирования аэрофотоснимков, сохранившихся в архиве Института вулканологии и сейсмологии ДВО РАН. Аэрофотосъемка местности в м. 1 : 35 000 была выполнена в летне-осенний период 1971 г. При составлении карты мы также использовали метод реконструкции растительности, существовавшей на плато до извержения. Реконструкция проводилась с учетом сохранившихся растительных остатков на поверхности и в толще тефры последнего извержения.

Карта растительности плато Толбачинский дол на 1971 г. позволяет оценить и проанализировать состояние растительного покрова и закономерности его географического распределения на изученной территории до последнего извержения. Кроме того, карта показывает, на каких сукцессионных стадиях находились растительные сообщества тех или иных лавовых потоков и шлаковых полей до БТТИ, что позволяет оценить скорости формирования растительности на датированных вулканических отложениях.

Ретроспективная карта растительности 1971 г. показывает, что до последнего извержения в лесном поясе Толбачинского дола на старых лавовых потоках (старше 1500–2000 лет) преобладали лиственничники (голубичные, кедровостланиковые, кустарниково-разнотравные) и лиственничные редколесья (кустарниково-разнотравные и кедровостланиковые). В северо-западной части плато, на юго-западном макросклоне вулкана Острый Толбачик, господствовали каменноберезовые леса и редколесья (ольховостланиковые и кустарниково-разнотравные). На молодых и средневозрастных лавовых потоках возраста менее 1500 лет (лавовые поля Звезды, Высокой, Каменистой) сформировался разреженный растительный покров из сочетаний в разных пропорциях **несомкнутых мохово-лишайниковых группировок** на лавах (*Racomitrium lanuginosum*, *Stereocaulon vesuvianum*, *Cladonia carneola*), **несомкнутых кустарниковых группировок** (*Spiraea beauverdiana*, *Juniperus sibirica*, *Rubus idaeus* ssp. *sachalinensis*, *Salix pulchra*, *S. bebbiana*, *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*) и кедровых стлаников кустарничковых. На этих потоках встречались редкие группы лиственниц, в верхней части поля Каменистой местами отмечены сообщества лиственничников кедровостланиковых. На верхней границе лесного пояса господствовали лиственничные редколесья с подлеском из кедрового стланика. Пояс стлаников был выражен фрагментарно: лишь в северо-западной (ольховые стланики) и в южной частях плато

(кедровостланиковые сообщества), в отдалении от эруптивных центров крупных извержений одно-двухтысячелетней давности. В тундровом поясе на ранне- и среднеголоценовых лавовых потоках сформировались кустарничковые тундры, на более молодых потоках — фрагменты горно-тундровых сообществ на лавах. Обширная центральная часть плато, представленная шлаково-пепловой равниной, была занята *несомкнутыми серийными травяными, кустарничковыми и стланиковыми группировками*. Крупные вулканические конусы недавних извержений были практически полностью лишены растительного покрова за счет постоянного смыва шлака.

Ретроспективная карта растительности плато Толбачинский дол 1977 г. (см. вкладку) составлена по материалам дешифрирования аэрофотоснимков местности (м. 1 : 35 000) в летне-осенний период 1977 г. и топографической карты (м. 1 : 25 000), составленной геодезической партией Института вулканологии ДВО РАН сразу после извержения 1975–1976 гг. Кроме того, при составлении карты нами были использованы данные наземных детально-маршрутных геоботанических исследований 2006–2010 гг., во время которых проводились раскопки сохранившихся растительных остатков и реконструкция истории фитоценозов, существовавших до извержения 1975–1976 гг.

Карта позволяет провести картографический и картометрический анализ изменений в структуре растительного покрова модельной территории, произошедших в результате БТТИ 1975–1976 гг., а также получить точную количественную оценку этих изменений.

Первая стадия извержения 1975–1976 гг. сопровождалась выбросом больших объемов тефры (пепел, шлак и другие пирокластические продукты). Картографический анализ показывает, что в радиусе 5–9 км от эпицентра извержения конуса СП растительный покров был полностью уничтожен пеплопадом, в результате чего образовалась обширная шлаково-пепловая равнина в осевой части плато. Во время извержения конуса ЮП растительность была уничтожена в основном лавовыми потоками, которые излились вниз по склону от конуса ЮП более чем на 8 км, их площадь в 5 раз превысила площадь лавового поля СП. При этом растительность была уничтожена пеплопадом в радиусе не более 2 км от конуса ЮП. Анализ степени поражения растительного покрова при извержении вулкана Плоский Толбачик 1976–1977 гг. показал, что в пределах модельной территории растительность была уничтожена лавовыми потоками на 8,5% площади и погребена тефрой на 49,5% площади. Остальная растительность на модельной территории была существенно нарушена аэральным шлако-пеплопадом.

На карте наблюдается концентрическая структура распределения растительного покрова относительно центров извержения. По степени его вулканогенной трансформации в пределах модельной территории можно выделить 3 зоны:

1-я зона. В радиусе 5–9 км от конусов СП и 2 км от ЮП выделяется зона полностью уничтоженной растительности, представляющая собой безжизненную шлаково-пепловую равнину.

2-я зона. Далее от центров извержения можно выделить фрагментарную зону сильно нарушенной растительности шириной от 0,5 до 2 км, в пределах которой подчиненные ярусы фитоценозов были полностью погребены мощными отложениями тефры. На этих участках растительные сообщества, распространенные до извержения, деградировали до стадии *несомкнутых древесно-кустарниковых группировок*, образованных единичными уцелевшими особями деревьев и кустарников, в первую очередь *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Alnus fruticosa*, *Lonicera caerulea*, *Rubus idaeus* ssp. *melanolasius* и др.

3-я зона. При удалении от центров извержения прослеживается зона умеренно нарушенной растительности, в пределах которой были затронуты пеплопадом отдельные компоненты фитоценозов. При этом большая часть каменноберезовых и лиственничных лесов трансформировалась в редколесья, значительно увеличилась доля редкотравных лиственничников и редкотравных каменноберезняков.

Карта растительности плато Толбачинский дол 2010 г. (см. вкладку) составлена на основании дешифрирования космического снимка со спутника Landsat 2006 г. и данных наземных геоботанических описаний. Для уточнения контуров использовали также материалы аэрофотосъемки района в летне-осенний период 1977 г. (после последнего извержения). Карта отражает значительное изменение состава, структуры и соотношения площадей растительного покрова плато через 35 лет после БТТИ.

В настоящее время на территории плато Толбачинский дол наблюдается активное расселение тополя душистого, ольхового и кедрового стлаников, сообщества которых формируются на участках, свободных от растительности, а также на молодых лавовых потоках, поверхность которых покрыта свежим шлаково-пепловым чехлом. На месте уничтоженных лиственничных редколесий голубичных и кедровостланиковых на верхней границе леса сформировались редкостойные крупнокустарниковые сообщества с участием *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*, *S. bebbiana*, *S. caprea*, *S. udensis*, *Alnus fruticosa*, *Sorbus sibirica*, *Spiraea beauverdi-ana* и *Rosa acicularis*. В лесном поясе на месте лиственничников голубичных с подлеском из кедрового стланика сформировались молодые тополевые редколесья из *Populus suaveolens* с подлеском из ольховника и кустарниковых ив и разреженным напочвенным покровом. В пределах стланикового пояса на месте погребенных сообществ кедрового стланика в настоящее время распространены пионерные группировки розеточных трав (*Ermania parryoides*, *Papaver microcarpum*, *Dianthus repens*, *Silene repens* и др.) и псаммофитнозлаковые сообщества с господством волоснеца (*Leymus interior*) и участием корневищных злаков (*Poa malacantha* ssp. *vivipara*, *Calamagrostis purpurea*). Уничтоженные в результате БТТИ горно-тундровые сообщества восстанавливаются крайне медленно, в настоящее время на высотах 1000–1200 м на месте горных тундр на тефре преобладают открытые группировки розеточных трав и корневищных злаков. На лавовых останцах местами сохранились небольшие фрагменты горных кустарничковых и дриадово-диапенсиевых тундр с участием *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, ар-

ктоальпийских видов мхов и лишайников. Лишь на участках, где в течение первых нескольких лет после извержения тефра БТТИ была переотложена ветром и водой, кустарничковые сообщества достаточно быстро восстановили свое покрытие. На современных лавовых потоках 1975–1976 гг. формируются сильно разреженные пионерные группировки эпилитных мохообразных и лишайников. Обширная шлаково-пепловая равнина в центральной части плато постепенно заселяется пионерными розеточными травами и длиннокорневищными псаммофильными злаками, которые образуют несомкнутый растительный покров со средним проективным покрытием не более 2–3%.

Нами разработана единая легенда к трем разновременным геоботаническим картам, включающая 56 номеров (см. вкладку). В основу легенды положена эколого-фитоценотическая классификация растительных сообществ плато Толбачинский дол (см. раздел 4.2). При построении высших единиц легенды учитывали типы растительности и преобладающие экобиоморфы. Подразделения легенды среднего ранга, как правило, соответствуют формациям (или группам формаций). Низшие картируемые единицы соответствуют группам ассоциаций (или ассоциациям). Подобное построение легенды, основанное на классификации растительности, удобно для проведения сравнительного картометрического анализа трансформации и динамики растительного покрова, поскольку имеется возможность прямого поконтурного анализа разновременных карт в одних и тех же точках. Это позволяет с высокой достоверностью выявлять смены различных растительных сообществ и группировок, произошедшие как сразу после извержения, так и в течение 35 лет после него.

Нами составлены таблица (табл. 8) и круговые диаграммы (цв. вкл., рис. 52) изменения соотношения площадей основных формаций и типов растительности по годам. Сравнительный анализ ретроспективных карт растительности 1971 и 1977 гг. показал значительное изменение соотношения площадей основных формаций и типов растительности под воздействием извержения. Так, например, произошло массовое усыхание лиственничных, каменноберезовых и кедровостланиковых сообществ как в верхней части лесного пояса, так и в поясе стлаников. Площадь лиственничных лесов и редколесий в пределах модельной территории сократилась более чем в 2 раза (с 32% в 1971 г. до 15% в 1977 г.). Площадь, занятая каменноберезняками и каменноберезовыми редколесьями, сократилась в 1,4 раза (с 10,5 до 7,5%). Площадь сообществ кедрового стланика сократилась в 5 раз (с 7,5 до 1,5%). Доля тополевых редколесий уменьшилась в 1,7 раза (с 0,5 до 0,3%). В то же время площадь, занятая сообществами ольхового стланика, увеличилась в 1,2 раза (с 1,7 до 2,1%), что связано с деградацией каменноберезняков с подлеском из ольхового стланика до ольховников редкотравных, явившейся результатом усыхания каменной березы после пеплопада. Верхняя граница леса сместилась вниз примерно на 200 м по высотному профилю. Горно-тундровые сообщества и их фрагменты на старых лавовых потоках были погребены более чем 10-сантиметровым слоем тефры, в результате чего большинство их погиб-

ло, а их площадь сократилась более чем в 3 раза (с 7 до 2%), уцелели лишь отдельные участки горных тундр на склонах, где выпавшая тефра быстро сносилась с поверхности почвы. Несомкнутый растительный покров оказался наименее устойчив к вулканогенным нарушениям: 25% его площади было уничтожено аэральным шлако-пеплопадом. Разреженный растительный покров был уничтожен в центральной части плато и на молодых и средневозрастных лавовых потоках в радиусе 5–9 км от эпицентра СП. В результате модельная территория оказалась полностью лишена растительного покрова на 55% ее площади.

Таблица 8

Изменение площадей основных формаций и типов растительности на ключевом участке вулканического плато Толбачинский дол

Формации и типы растительности	1971 г.		1977 г.		2010 г.	
	га	%	га	%	га	%
Еловые леса	2	0,01	2	0,01	2	0,01
Лиственничные леса	5393	19,75	2819	10,32	3052	11,17
Лиственничные редколесья	3321	12,16	1371	5,02	1423	5,21
Каменноберезовые леса	1312	4,80	902	3,30	958	3,51
Каменноберезовые редколесья	1551	5,68	1132	4,15	1612	5,90
Топольевые редколесья	143	0,53	74	0,27	1798	6,58
Кедровые стланики	2070	7,58	408	1,49	1070	3,92
Ольховые стланики	459	1,68	575	2,11	1017	3,72
Кустарниковые ивняки	94	0,34	97	0,36	139	0,51
Горные тундры	1144	4,19	0	0	673	2,46
Фрагменты горных тундр	727	2,66	548	2,01	172	0,63
Травяные сообщества	54	0,20	286	1,05	464	1,70
Моховые сообщества	0	0,00	0	0	169	0,62
Мохово-лишайниковые сообщества	105	0,39	103	0,38	369	1,35
Несомкнутый растительный покров	10623	38,90	3848	14,09	13620	49,87
Территории, лишённые растительности	309	1,13	15144	55,45	774	2,83
Всего	27310	100,00	27310	100,00	27310	100,00

Сравнительный картометрический анализ геоботанических карт модельной территории 1977 и 2010 гг. (табл. 8; цв. вкл., рис. 52) показал, что за 33 года площадь лиственничных сообществ существенно не увеличилась (с 15,3 до 16,4%), тогда как доля участия каменноберезовых лесов и редколесий почти восстановилась до состояния на 1971 г. (с 7,5 до 9,4%). Интересно отметить, что на месте полностью погибших сообществ *Betula ermanii*, как правило, формируются каменноберезовые молодняки, что, по-видимому, указывает на наличие банка жизнеспособных семян в захороненном органогенном горизонте и в тефре. Наиболее активно на свежем вулканическом субстрате развивается тополь: за 33 года доля его участия в растительном покрове увеличилась с 0,3 до 6,6% в основном за счет формирования больших площадей тополевых редколесий на молодых ла-

вовых потоках, перекрытых тефрой последнего извержения. На шлаковых полях наблюдается активное возобновление *Alnus fruticosa*: доля ее участия за период с 1977 по 2010 г. увеличилась почти в 2 раза (с 2,1 до 3,7%). На молодых лавовых потоках активно расселяется кедровый стланик, его покрытие увеличилось почти в 3 раза (с 1,5 до 4%). Горно-тундровые сообщества, которые были незначительно нарушены пеплопадом, почти восстановились до состояния на 1971 г.: с 0% в 1977 г. до 2,5% в 2010 г. Быстро увеличивается площадь, занятая несомкнутым растительным покровом. Так, доля несомкнутых растительных группировок за 33 года выросла более чем в 3 раза (с 14,1 до 49,9%).

Анализ карт 1977 и 2010 гг. также показывает: восстановление каменноберезовых сообществ на месте уничтоженных пеплопадом каменноберезняков; формирование больших площадей тополевых редин и редколесий на молодых лавовых потоках, перекрытых тефрой последнего извержения; возобновление ольхового стланика на шлаковых полях; активное поселение кедрового стланика на молодых лавовых потоках; и продвижение границы сомкнутой растительности от периферии к центру плато.

5.2. Оценка степени поражения растительного покрова вулканическими пеплопадами

Нарушения растительных сообществ при вулканических извержениях могут быть вызваны как прямым, так и косвенным их воздействием. Ю.И. Манько и А.Н. Сидельников (1989) разделяют вулканогенные явления, приводящие к нарушениям растительности, на 3 группы: 1) непосредственное влияние вулканических проявлений; 2) непосредственное влияние сопутствующих вулканизму явлений; 3) косвенное влияние вулканизма и сопутствующих явлений. Безусловно, наибольшее повреждение растительному покрову наносит непосредственное воздействие вулканических извержений: пирокластические потоки, излияния лавы, аэральные пеплопады.

Большое трещинное Толбачинское извержение (БТТИ) носило взрыво-эффузивный характер (Большое трещинное..., 1984) и состояло из двух этапов — извержений Северного и Южного прорывов. Начальные стадии этих извержений характеризовались выносом больших объемов вулканических бомб, шлака и пепла, покрывших окружающую территорию толстым слоем рыхлого пирокластического материала. Это вызвало гибель окружающей растительности на площади около 170 км². На заключительных стадиях извержений из обоих эруптивных центров изливались лавовые потоки. В результате извержения Южного прорыва образовалось наиболее обширное лавовое поле — 35,9 км². Влияние извержения Северного прорыва на растительный покров выражалось в основном в обширном шлако-пеплопаде, выпавшем на прилегающей территории, тогда как во время извержения конуса Южного прорыва уничтожение растительности происходило большей частью лавовым потоком.

Если при лавовых излияниях происходит полное уничтожение растительного покрова, погребенного лавой, то воздействие пеплопадов на растительность не столь однозначно. В больших объемах аэральные пеплопады приводят к существенным повреждениям растительности, а при значительной мощности слоя тефры наблюдается полное уничтожение растительного покрова. Нарушение растительности пеплопадами выражается не только в погребении ее шлаком и пеплом, но также в тепловом и химическом воздействии. Кроме того, перемещение частиц шлака ветром и водой приводит к вторичному погребению растительности. Тепловое воздействие наблюдалось непосредственно во время извержения лишь на небольшом расстоянии (в радиусе 3–4 км) от эруптивного центра, где мощность шлака составляла более 60–80 см (Быкасов, 1981). Как отмечает В.Е. Быкасов, поражение растительного покрова, особенно каменноберезняков и кедровостлаников, происходило за счет химического воздействия тефры и газов. Химическое воздействие наблюдалось как во время самого извержения, так и в течение двух лет после него. По данным А.М. Чиркова (1976), во время извержения осадки, проходящие через газово-эруптивное облако, были насыщены кислотами (рН 2–3) и солями (содержание фтора до 50 мг/л). Наиболее значительное химическое поражение растительности отмечалось в течение двух последующих вегетационных сезонов — 1976–1977 гг. (Быкасов, 1981).

В.Е. Быкасов охарактеризовал состояние растительности в 1976–1977 гг. сразу после извержения Северного прорыва. По его данным, уничтожение мохово-лишайниковой растительности без ее последующего восстановления наблюдалось при мощности шлака от 5–10 см и выше. Кустарнички — голубика и багульник — были уничтожены при мощности шлака более 15 см. Древовидные и кустарниковые ивы, шиповник и жимолость выдерживали погребение 20-сантиметровым слоем шлака. Уничтожение горно-тундровой растительности отмечалось при мощности пеплово-шлаковых отложений 25 см и более. Гибель березы каменной, тополя душистого и кедрового стланика наблюдалась при мощности шлака свыше 20–25 см. Наиболее устойчивыми оказались лиственница Каяндера и ольховый стланик, которые выживали при мощности шлака до 40 см. Граница полного уничтожения растительного покрова определяется мощностью рыхлых отложений от 40 см и более (Быкасов, 1981; Быкасов В., Быкасов А., 2009). Следует отметить, что наблюдения проводились автором на высоте 900 м над ур. моря, тогда как для многих лесных видов растений эта высота является пределом их вертикального распространения. В связи с этим в лесном поясе соответствующие данные для тех же видов растений могут существенно отличаться от приведенных выше.

Лесные сообщества характеризуются наличием, как минимум, трех ярусов растительности, что обеспечивает лучшую защищенность нижних ярусов, в отличие от «открытых» тундровых сообществ. Кроме того, как показали некоторые исследования (Макензи, 2010), за счет наличия в лесу «микрорефугиумов» в виде крупных древесных остатков (пни, валеж, сухостой), существует большая вероятность выживания отдельных особей растений, которые впоследствии могут рас-

селяться на ювенильные субстраты. В тундре такими «микрорефугиумами» могут являться крупные камни и лавовые останцы.

По наблюдениям А.Н. Сидельникова и В.А. Шафрановского (1981), в результате воздействия БТТИ горно-тундровые сообщества погибли при мощности пепла более 30 см. Усыхание большинства особей каменной березы произошло при мощности аэральных отложений более 20 см, лиственницы — свыше 50, тополя — свыше 80. Кедровый стланик погибал при мощности тефры более 30 см, ольховый стланик — свыше 40 см.

С.Ю. Гришин (2010) также приводит данные о зависимости гибели некоторых древесных растений от мощности тефры. По его наблюдениям, почти все особи березы каменной погибли при мощности отложений более 30 см. При этом следует отметить, что данный порог для *Betula ermanii* при пеплопадах разных извержений варьирует от 1 см на вулкане Ключевская сопка (Гришин, 2007) до 70 см на вулкане Ксудач (Гришин и др., 1997) и также зависит от природных факторов и особенностей извержений. Гибель 50% лиственничного древостоя в результате пеплопада БТТИ наблюдалась при мощности 40 см тефры, гибель почти всего древостоя — при 75 см. Им также установлено, что более устойчивы к пеплопаду крупномерные деревья с диаметром стволов на высоте груди более 40 см. Исключением является ель аянская, молодые деревья которой (диаметром до 10 см) выживали при мощности тефры до 40 см. В то же время, по нашим наблюдениям на плато Толбачинский дол, ель наименее устойчива к пеплопадам: она практически полностью выпала из состава елово-лиственничных древостоев.

Как видно из обзора, данные разных авторов о поражении тех или иных видов растений заметно различаются, что, по-видимому, связано с числом прямых наблюдений. Мы также поставили перед собой задачу уточнить значения мощности слоя тефры извержения 1975–1976 гг., при которых произошла гибель тех или иных видов деревьев в лесном поясе. С этой целью мы проанализировали данные, полученные при геоботанических описаниях пробных площадей, заложенных на плато Толбачинский дол на высотах от 50 до 900 м над ур. моря. При описании сообществ отмечали мощность слоя тефры последнего извержения и уточняли историю фитоценоза по наличию выживших компонентов прежних сообществ, сохранившихся видов-индикаторов прежних сообществ и присутствию остатков погибшей растительности на поверхности почвы и в почвенном разрезе. Некоторые исследователи отмечали значительные масштабы вторичного переотложения шлаково-пеплового материала в результате его переноса водой и ветром (Быкасов, 1981; Андреев и др., 2006; Быкасов В., Быкасов А., 2009), поэтому измеренная нами на пробных площадях современная мощность слоя тефры может несколько отличаться от начальной его мощности (как правило, в меньшую сторону).

Степень поражения растительного покрова в результате шлако-пеплопада БТТИ можно достоверно оценить лишь по тем видам, у которых был определен точный возраст и по которым у нас имеются достаточные количественные данные. При описании сообществ мы определяли возраст всех деревьев и стлаников.

Тем самым удалось выявить поколения, сформировавшиеся до извержения 1975–1976 гг. и после него. Наибольший массив количественных данных имеется по главным лесообразующим древесным породам Толбачинского дола (*Larix cajanderi*, *Betula ermanii*, *Populus suaveolens*, *Picea ajanensis*), а также по кедровому и ольховому стланику.

Для выявления зависимости степени поражения различных видов деревьев от мощности слоя тефры извержения 1975–76 гг. была составлена таблица, в которой приведены мощность тефры, доля погибших деревьев и категория поражения стлаников (Приложение, табл. 19). Степень поражения каждого вида определяли как процент сухих деревьев от общего числа деревьев возраста более 35 лет. Для яруса стлаников были выбраны только 2 категории поражения, поскольку через 35 лет после извержения мы не имели возможности определить по остаткам стлаников точное количество их стволиков и их проективное покрытие до извержения. Категории поражения: «1» — более или менее значительное повреждение стланикового яруса, категория «2» — полное уничтожение яруса.

Larix cajanderi — лиственница Каяндера

По табличным данным была составлена точечная диаграмма зависимости гибели древостоев лиственницы от мощности тефры извержения 1975–76 гг. (рис. 13). Поскольку диаграмма показала большой разброс значений, для удобства расчетов была составлена таблица средних показателей степени поражения древостоя лиственницы и мощности тефры, разбитой по 10-сантиметровым градациям (табл. 9). По этой таблице была построена точечная диаграмма (рис. 14).

Таблица 9

Средняя степень поражения древостоев *Larix cajanderi*
в зависимости от мощности тефры

Мощность тефры (см)	Группа мощности	Число наблюдений	Средняя доля погибших особей (%)	m	s	s^2
0	0	12	0,00	0	0	0
1–10	1	1	60,00			
11–20	2	9	59,26	15,848	47,545	2260,494
21–30	3	22	44,15	8,039	37,704	1421,596
31–40	4	15	44,46	7,63	29,55	873,194
41–50	5	11	79,28	3,133	10,39	107,942
51–60	6	12	90,60	4,566	15,816	250,138
61–70	7	6	88,89	7,027	17,213	296,296
71–80	8	2	100,00	0	0	0
81–90	9	2	100,00	0	0	0
91–100	10	3	100,00	0	0	0
101 и более	11	6	100,00	0	0	0

Примечание. m — стандартная ошибка среднего, s — стандартное отклонение, s^2 — дисперсия.

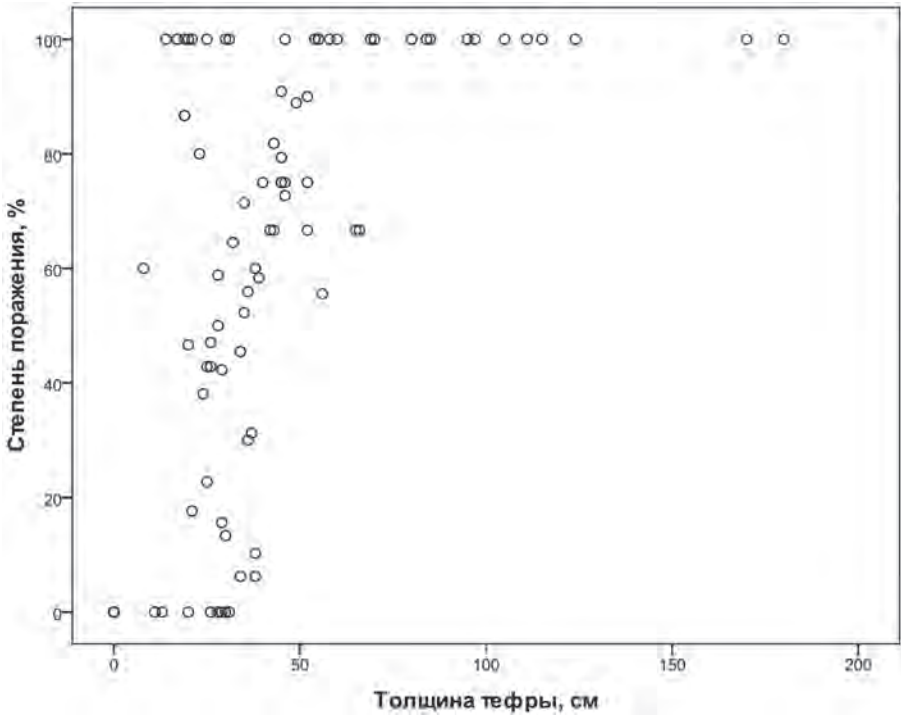


Рис. 13. Зависимость степени поражения древостоя лиственницы от мощности тефры извержения 1975–1976 гг.

Для описания зависимости степени поражения древостоя лиственницы от мощности выпавшей тефры использовали логистическое регрессионное уравнение:

$$y = y_{\max} / (1 + e^{p1 - p2 \cdot x}),$$

где y — степень поражения древостоя лиственницы, %; y_{\max} — величина, соответствующая ее максимальному значению, достигаемому на стадии стабилизации (в нашем случае эта величина соответствует 100%, т.е. полному уничтожению деревьев лиственницы); $p1$ и $p2$ — коэффициенты уравнения; x — толщина слоя тефры (см). Коэффициенты $p1$ и $p2$ были рассчитаны в программе SPSS Statistics 17.0, их значения приведены в табл. 10 и 11.

Таблица 10

Оценка параметров логистического уравнения

Параметр	Оценка	Стандартная ошибка	Уровень значимости	Доверительный интервал 95%	
				нижняя граница	верхняя граница
$p1$	4,299	0,184	0,043	3,937	4,660
$p2$	0,117	0,005	0,043	0,106	0,127

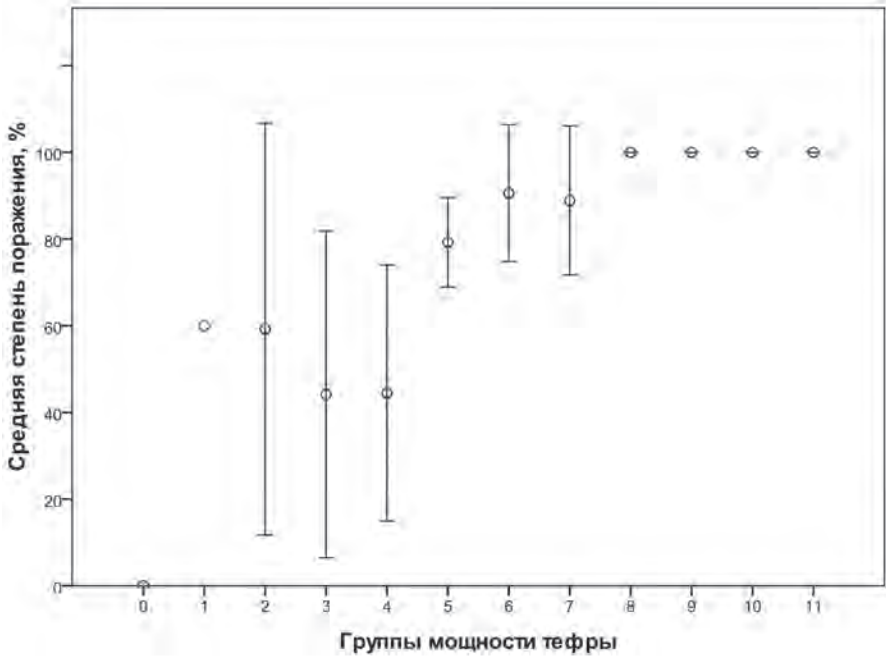


Рис. 14. Степень поражения древесностойков лиственницы по группам мощности тефры извержения 1975–1976 гг.

Вертикальными отрезками показаны величины стандартного отклонения ($\pm 1 s$).

Таблица 11

Дисперсионный анализ

Источник	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты
Регрессия	66777,786	2	33388,893
Остаток	3054,986	209	14,617
Нескорректированный итог	69832,772	211	
Скорректированный итог	66749,037	210	

Примечание. Зависимая переменная — средняя доля погибших особей. $R^2 = 0,954$.

Таким образом, логистическое уравнение для древесностойка лиственницы может быть представлено в следующем виде:

$$y = 100 / (1 + e^{4,299 - 0,117 * x}),$$

где y — степень поражения древесностойка лиственницы (%); x — мощность тефры (см). R^2 для уравнения — 0,954. График, построенный по уравнению, приведен на рис. 15.

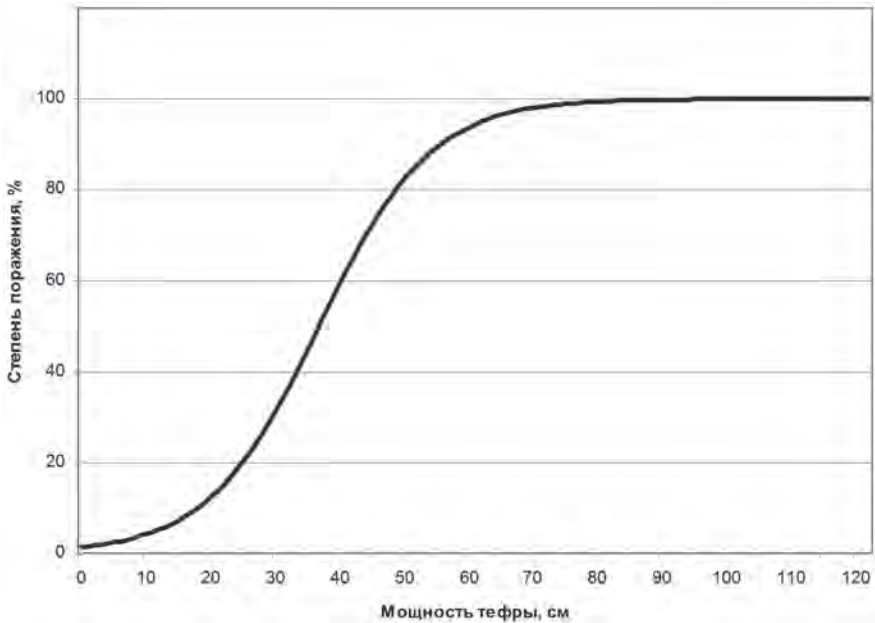


Рис. 15. Кривая уравнения логистической функции для древостоев лиственницы.

Исходя из представленной формулы, можно вычислить значения x , при которых величина показателя степени $|p1 - p2*x|$ составляет 0, 1, 2 и 3. Для нас важны значения x , при которых $p1 - p2*x = 0$, в этом случае значение $y = \frac{1}{2} y_{\max}$; и значения x , при которых степень $p1 - p2*x = -3$, а значение функции составит 95,6% от y_{\max} .

На основании приведенных формул получили следующие значения: 50% древостоя лиственницы погибает при выпадении слоя тефры мощностью 37 см, 95,6% — при мощности тефры 62 см, 99% — при погребении слоем тефры мощностью более 76 см.

Betula ermanii — береза каменная

Аналогичным образом была составлена точечная диаграмма зависимости гибели древостоя березы (*Betula ermanii*) от мощности тефры извержения 1975–76 гг. (рис. 16). Диаграмма показала большой разброс значений, после чего нами была составлена таблица средних показателей степени поражения древостоя березы каменной по 10-сантиметровым градациям мощности тефры (табл. 12) и построена точечная диаграмма (рис. 17).

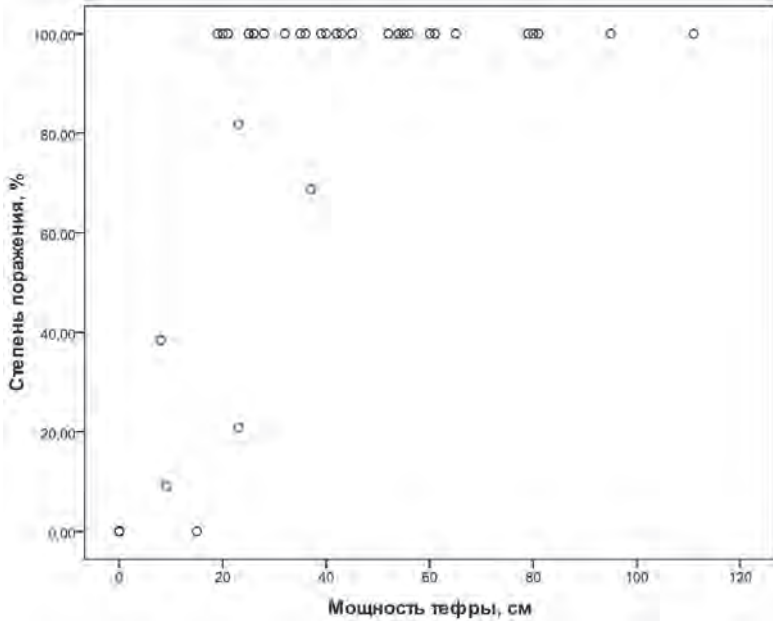


Рис. 16. Зависимость степени поражения древостоев березы каменной от мощности тфры извержения 1975–1976 гг.

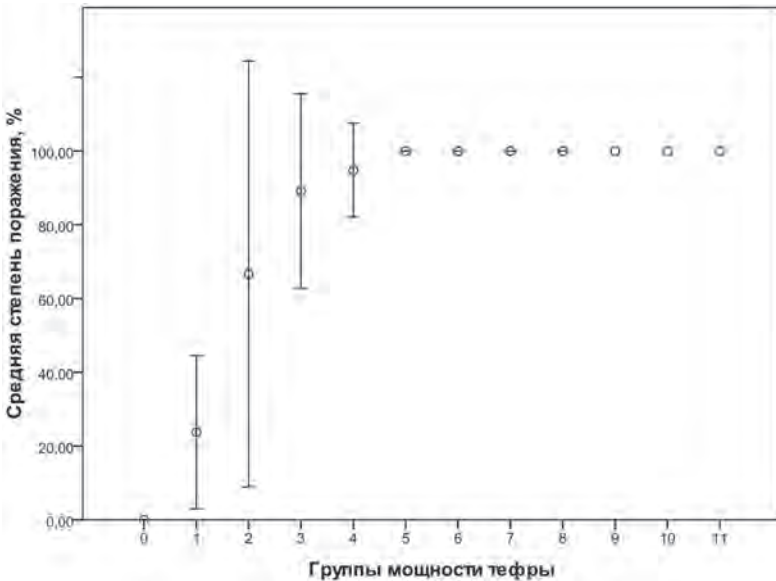


Рис. 17. Степень поражения древостоев березы каменной по градациям мощности тфры извержения 1975–1976 гг.

Вертикальными отрезками показаны величины стандартного отклонения ($\pm 1s$).

Таблица 12

Средняя степень поражения древостоев *Betula ermanii*
в зависимости от мощности тефры

Мощность тефры (см)	Группа мощности	Число наблюдений	Средняя доля погибших особей (%)	m	s	s^2
0	0	6	0,00	0	0	0
1–10	1	2	23,78	14,685	20,768	431,317
11–20	2	3	66,67	33,333	47,735	3333,333
21–30	3	9	89,18	8,776	26,327	693,121
31–40	4	6	94,79	5,208	12,758	162,76
41–50	5	4	100,00	0	0	0
51–60	6	7	100,00	0	0	0
61–70	7	2	100,00	0	0	0
71–80	8	2	100,00	0	0	0
81–90	9	1	100,00			
91–100	10	1	100,00			
101 и более	11	1	100,00			

Примечание: m — стандартная ошибка среднего, s — стандартное отклонение, s^2 — дисперсия.

Для описания зависимости степени поражения древостоя березы каменной от мощности выпавшей тефры использовали логистическое регрессионное уравнение:

$$y = y_{\max} / (1 + e^{p_1 - p_2 x}),$$

где y — степень поражения древостоя березы, %; y_{\max} — величина, соответствующая максимальному значению характеристики, достигаемому на стадии стабилизации (в нашем случае данная величина соответствует 100%, т.е. полному уничтожению деревьев березы); p_1 и p_2 — коэффициенты уравнения; x — мощность слоя тефры (см). Значения коэффициентов p_1 и p_2 приведены в табл. 13 и 14.

Таблица 13

Оценка параметров логистического уравнения

Параметр	Оценка	Стандартная ошибка	Уровень значимости	Доверительный интервал 95%	
				нижняя граница	верхняя граница
p_1	3,883	0,138	0,036	3,609	4,156
p_2	0,220	0,007	0,032	0,206	0,234

Таблица 14

Дисперсионный анализ

Источник	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средние квадраты
Регрессия	319208,793	2	159604,396
Остаток	745,367	98	7,606
Нескорректированный итог	319954,160	100	
Скорректированный итог	203063,336	99	

Примечание: зависимая переменная — средняя доля погибших особей. $R^2 = 0,996$.

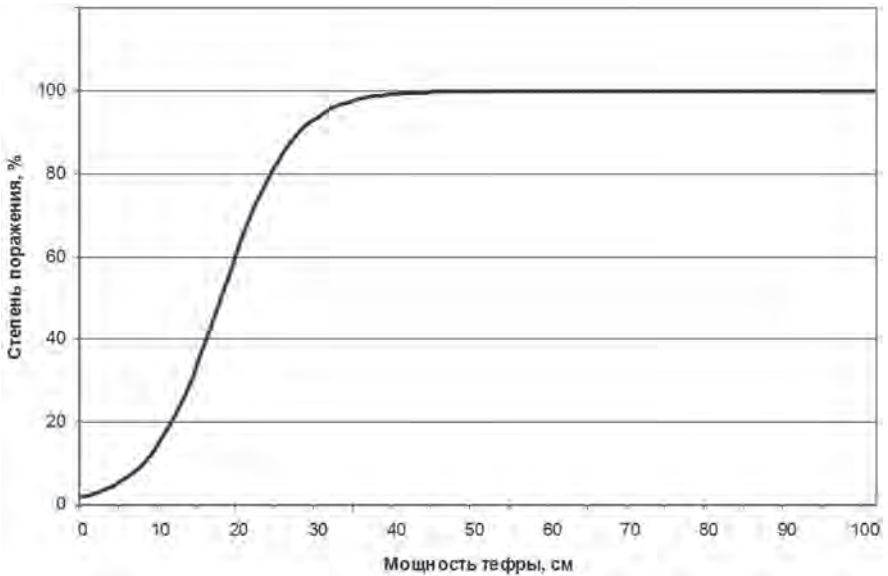


Рис. 18. Кривая уравнения логистической функции для древостоев березы каменной.

Таким образом, логистическое уравнение для древостоев березы каменной может быть представлено в следующем виде:

$$y = 100 / (1 + e^{3,883 - 0,220 * x}),$$

где y — степень поражения древостоя березы (%); x — мощность слоя тефры (см). R^2 для вычисленного уравнения равен 0,996. Построенный по уравнению график приведен на рис. 18.

На основании приведенного уравнения было рассчитано, что при выпадении слоя тефры мощностью 18 см погибает 50% особей березы каменной; при выпадении 31 см — 95,6%. Гибель 99% особей наблюдается при мощности тефры более 38 см.

Populus suaveolens — тополь душистый

Отсутствие необходимого количества данных по древостоям тополя душистого (*Populus suaveolens*) не позволило построить регрессионное уравнение. На рис. 19 приведена точечная диаграмма зависимости гибели древостоев тополя от мощности тефры извержения 1975–1976 гг. Следует отметить, что живой экземпляр *P. suaveolens* возраста 70 лет был обнаружен нами при наличии слоя тефры мощностью 85 см (описание № 1125, Приложение, табл. 3), в то же время в двух других случаях наблюдалась гибель тополя при значениях мощности тефры 30 и 60 см. Пробные площади с погибшими тополями находились в северо-западной части плато, где наблюдалась гибель растительности при относительно неболь-

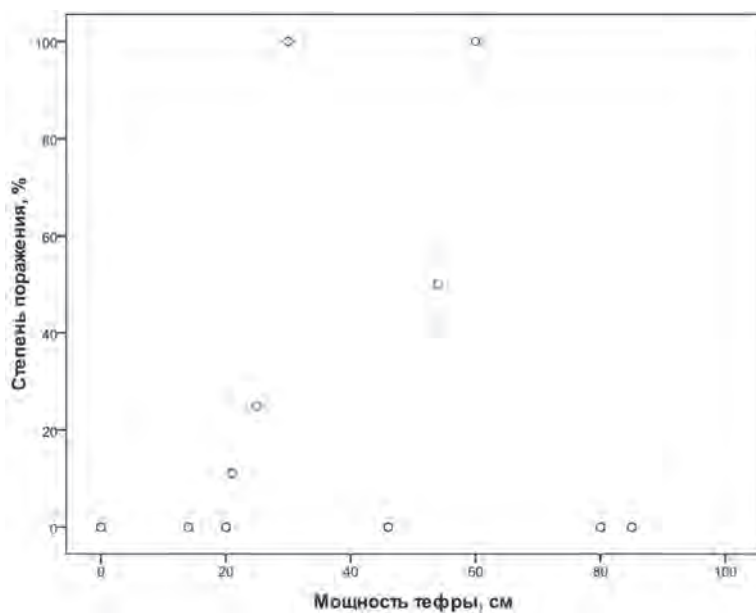


Рис. 19. Зависимость степени поражения древостоев тополя от мощности тefры извержения 1975–1976 гг.

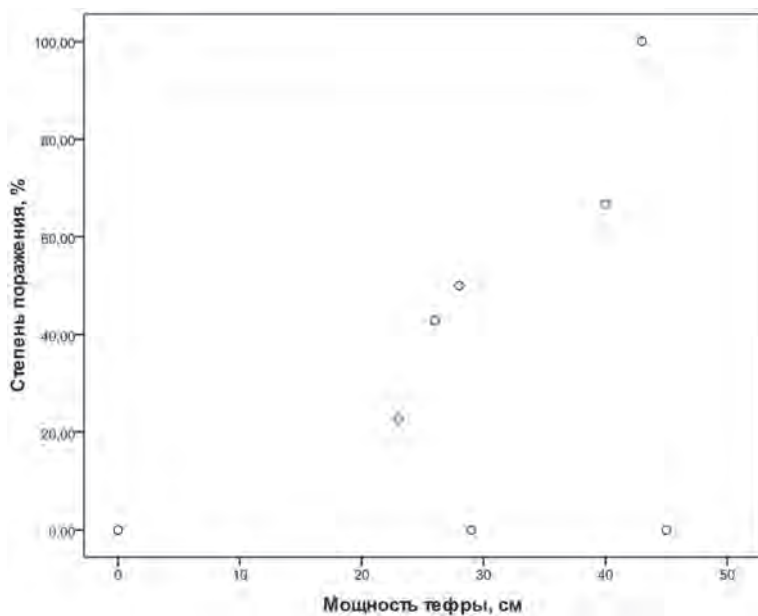


Рис. 20. Зависимость степени поражения древостоев ели от мощности тefры извержения 1975–1976 гг.

ших мощностях тефры. Имеющиеся данные не позволяют достоверно объяснить этот факт, можно лишь предположить, что растительность этой части плато была значительно повреждена во время извержения кислыми дождями, которые сносило ветром в северо-западном направлении.

Picea ajanensis — ель аянская

Для древостоев *Picea ajanensis* мы также не располагаем достаточным количеством наблюдений, что не позволяет нам использовать регрессионное уравнение. Диаграмма зависимости степени повреждения древостоев ели от количества выпавшей тефры приведена на рис. 20. Разброс значений здесь также большой, даже при 45 см тефры наблюдалось выживание отдельных деревьев. Полевые исследования показали, что в первую очередь погибли деревья первого полога, более защищенными оказались особи ели, растущие под прикрытием крон более высоких деревьев, на крутых склонах, где происходил быстрый снос пепла вниз по склону, а также ели, произрастающие в зоне ветровой тени вблизи холмов и увалов. Таким образом, в отдельных случаях ель аянская может выдерживать погребение тефрой мощностью до 45 см.

Pinus pumila — кедровый стланик

Для стланикового яруса мы не имеем возможности дать точную количественную оценку степени поражения. В этом случае нас интересуют величины мощности тефры, при которых наблюдалось выживание стлаников. Рассмотрим гистограмму распределения встречаемости случаев выживания кедрового стланика (категория поражения 1) при различной мощности тефры (рис. 21).

Как видно из гистограммы, наибольшая мощность тефры, при которой были отмечены живые экземпляры кедрового стланика, пережившие пеплопад, составляет 35 см, то есть при мощности отложений более 35 см происходит гибель 100% особей *Pinus pumila*.

Alnus fruticosa — ольховый стланик

Рассмотрим гистограмму распределения встречаемости случаев выживания ольхового стланика (категория поражения 1) в зависимости от мощности тефры (рис. 22).

Видно, что живые экземпляры ольхового стланика, пережившие пеплопад БТТИ, в единичном случае были отмечены при 60-сантиметровой мощности шлаково-пепловых отложений. В двух других случаях мощность тефры составила 54 см. Таким образом, ольховый стланик отличается значительно большей устойчивостью по сравнению с кедровым стлаником, он может выживать при мощности тефры до 60 см. При большей мощности пеплового чехла происходит гибель 100% особей *Alnus fruticosa*.

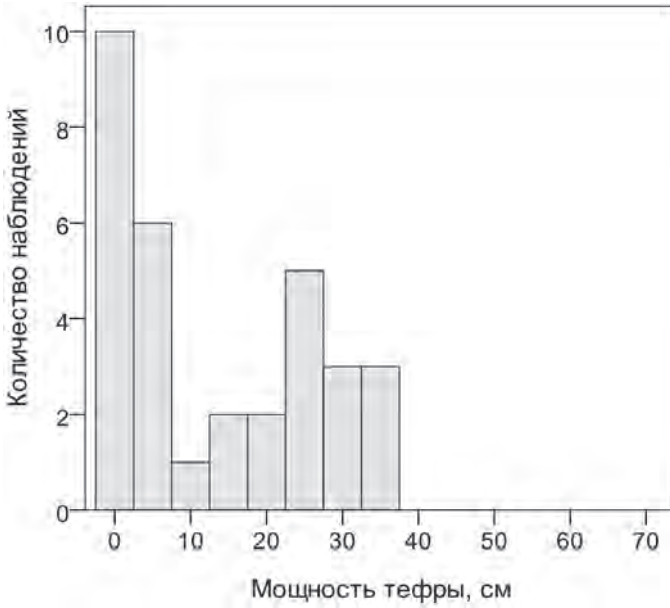


Рис. 21. Распределение относительных частот наблюдений для 1-й категории поражения кедрового стланика в зависимости от мощности тефры.

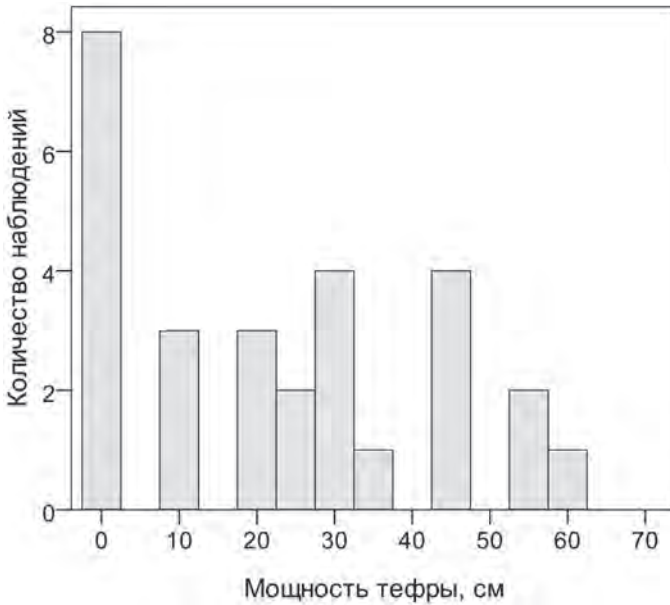


Рис. 22. Распределение относительных частот наблюдений для 1-й категории поражения ольхового стланика в зависимости от мощности тефры.

Таким образом, наиболее устойчивой к погребению тефрой древесной породой в условиях Толбачинского дола является тополь душистый, который выдерживает погребение 85-сантиметровым слоем тефры, что согласуется с данными А.Н. Сидельникова и В.А. Шафрановского (1981). Довольно устойчивы к пеплопадам лиственница Каяндера и ольховый стланник. Около 50% древостоев *Larix cajanderi* погибает при мощности тефры 37 см и более, 100% — при мощности более 76 см. Ольховник способен выживать при погребении тефрой мощностью до 60 см. Ель аянская неустойчива к пеплопадам, но в отдельных редких случаях может выживать при мощности тефры до 45 см. Наименее устойчивы к пеплопадам кедровый стланник и береза каменная, гибель которых происходит при мощности тефры 30–35 см. По-видимому, они также чувствительны к загрязнению ассимиляционного аппарата мелкими частицами пепла (Сидельников, Шафрановский, 1981). В целом наши данные подтверждают наблюдения С.Ю. Гришина (2010). Пороговые значения, отмеченные В.Е. Быкасовым (1981), отличаются от полученных нами данных в меньшую сторону, поскольку приводятся им для верхней границы леса.

Необходимо отметить, что полученные нами количественные данные являются усредненными для всей изученной территории. В каждом конкретном случае они могут несколько различаться. Этому способствует множество факторов: положение в рельефе, экспозиция и крутизна склона, гидрологический режим, кислотность осадков, выпавших во время извержения, фенологическое и санитарное состояние деревьев и кустарников во время пеплопада, структура фитоценозов и др.

5.3. Первичные сукцессии на лавовых потоках

В результате мощного аэрального шлако-пеплопада БТТИ не перекрытые ранее лавовые потоки предшествующих извержений были засыпаны мощным слоем тефры в радиусе 6–14 км от конуса Северного прорыва. Сформировавшийся на них к тому времени растительный покров был полностью уничтожен либо сильно нарушен. В настоящее время на месте погибшей растительности идут первичные сукцессии, а в местообитаниях с сильно нарушенным растительным покровом наблюдаются восстановительные смены.

Первичные сукцессии мы изучали на лавовых потоках современных извержений, находящихся в лесном поясе: VI возрастная группа — потоки Северного прорыва (1975 г.) и Южного прорыва (1976 г.), а также на лавовых потоках в юго-западной оконечности плато Толбачинский дол (долина р. Озерная), которые находятся вдалеке от центров извержений и никогда не подвергались существенному влиянию пеплопадов. Это молодые лавовые потоки V возрастной группы (возраст до 1000 лет): конусов Звезда (270 лет) и Высокая (около 950 лет); поток IV возрастной группы (1000–1500 лет) конуса Каменистая (около 1300 лет); лавовые потоки III возрастной группы (1500–2000 лет) конусов Недоступный (около

1500 лет) и Потерянный (около 1800 лет). Таким образом, нами проанализированы первичные сукцессии на 7 разновозрастных лавовых потоках от 35 до 1800 лет. Всего для целей данного исследования на лавовых потоках в лесном поясе плато нами была заложена 31 пробная площадь.

Для выявления закономерностей формирования растительности на лавах провели ординацию растительных сообществ по методу неметрического многомерного шкалирования — non-metric multidimensional scaling (NMDS) в программе **R** (Oksanen, 2013). Ординация выполнена в трех измерениях, при вычислении ординационных расстояний использован коэффициент сходства Брея-Кёртиса, величина стресса составила 0,12. В табл. 15 приведены коэффициенты детерминации различных факторов с ординацией сообществ. В качестве ведущих факторов мы рассматривали: высоту над уровнем моря, возраст лавового потока, мощность почвенно-пирокластического чехла (ППЧ) на поверхности лав, площадь рыхлого субстрата на поверхности лав, уклон поверхности, химический состав лав (магнезиальные или субщелочные базальты).

Состав и структура растительного покрова на лавовых потоках плато Толбачинский дол наиболее хорошо скоррелированы с возрастом лав ($R^2 = 0,74$) и высотой над уровнем моря ($R^2 = 0,71$). Однако высокую корреляцию последней мы также связываем с распределением лавовых полей разного возраста по градиенту высоты. Наиболее старые лавовые потоки, на которых мы анализировали литосерию, находятся на высоте около 80 м над ур. моря, тогда как современный лавовый поток Северного прорыва — на высоте 500–850 м над ур. моря. Относительно высокие коэффициенты детерминации получены также для мощности ППЧ ($R^2 = 0,59$) и площади рыхлого субстрата на поверхности лав ($R^2 = 0,59$).

Таблица 15

Корреляция характеристик местообитаний с распределением сообществ в ординационном пространстве NMDS

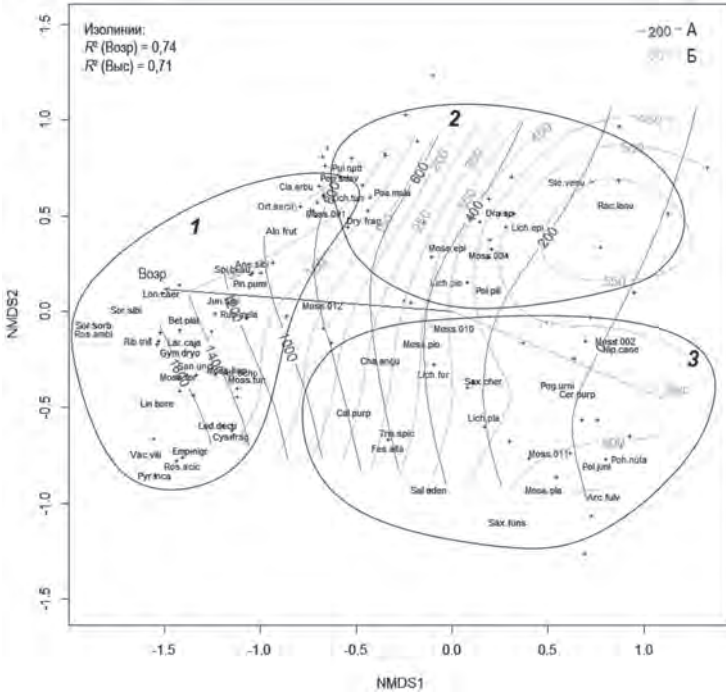
Характеристики местообитаний	R^2	α
Возраст лав	0,7369	0,000999 ***
Высота над уровнем моря	0,7092	0,000999 ***
Мощность почвенно-пирокластического чехла	0,5931	0,000999 ***
Площадь рыхлого субстрата на поверхности лав	0,5923	0,000999 ***
Химический состав лав	0,1869	0,147852
Уклон поверхности	0,1667	0,201798

Примечание: R^2 — коэффициент детерминации, рассчитываемый в **R** по формуле:

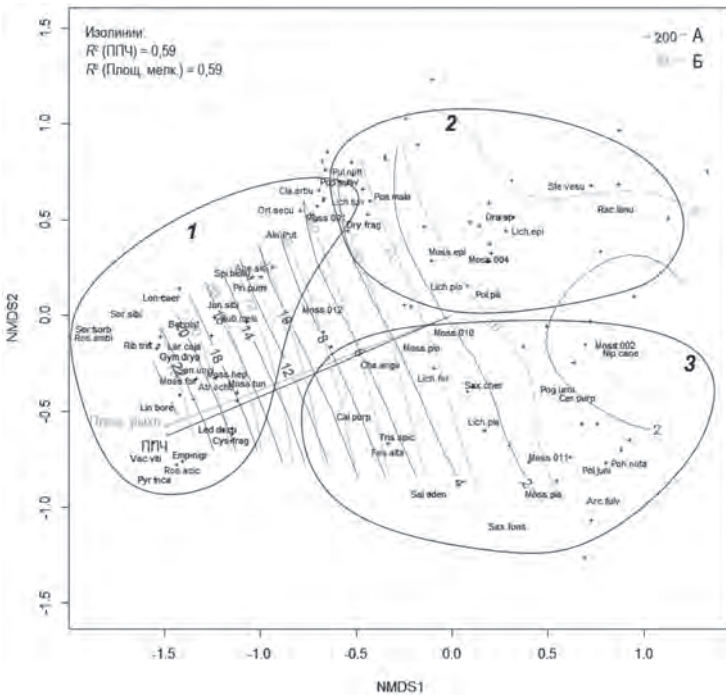
$R^2 = 1 - ss_w / ss_t$, где ss_w — сумма квадратов стандартных отклонений между группами, ss_t — общая сумма квадратов стандартных отклонений; α — уровень значимости, отмечены 0 — ***, 0,001 — **, 0,01 — *.

По результатам NMDS построены диаграммы по видам (рис. 23а, б) и по основным формациям и типам растительности Толбачинского дота (цв. вкл., рис. 5). На диаграммах (рис. 23а, б) можно выделить экологические группы видов, сгруп-

а



б



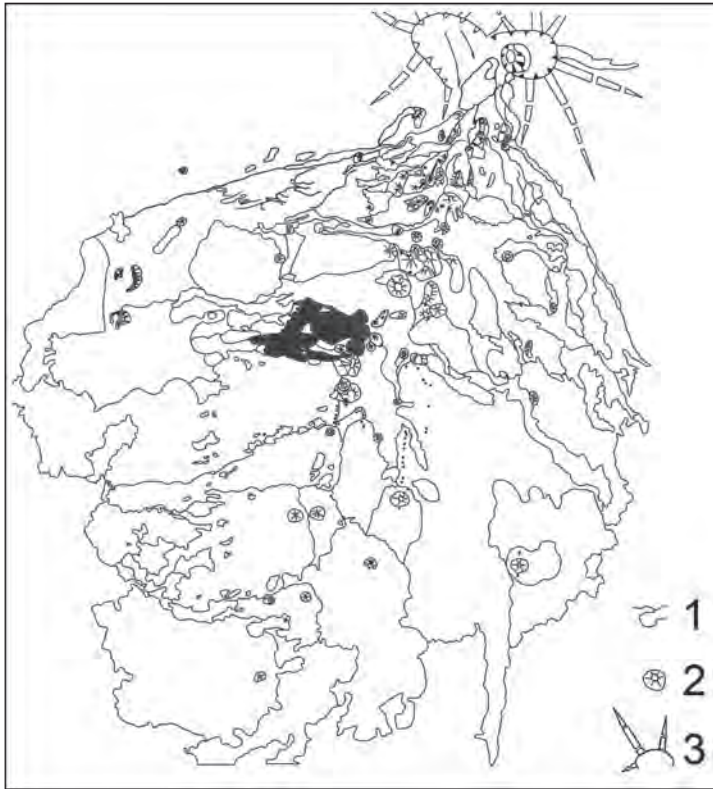


Рис. 24. Лавовый поток Северного прорыва на схеме лавовых потоков Толбачинского дола.

1 — границы лавовых потоков, 2 — шлаковые конусы, 3 — конусы стратовулканов Острого и Плоского Толбачиков

Рис. 23. Ординационная диаграмма NMDS по видам.

а — с изолиниями возраста лавовых потоков и высоты над уровнем моря, б — с изолиниями толщины ППЧ и площади рыхлого субстрата.

A — изохроны (изолинии возраста лавовых потоков), проведены через каждые 200 лет; *B* — изогипсы (изолинии высоты над уровнем моря), проведены через каждые 50 м; *B* — изолинии толщины ППЧ, проведены через каждые 2 см; *Г* — изолинии площади рыхлого субстрата на поверхности лав, проведены через каждые 10%. Стрелками показаны векторы экологических факторов: *Возр* — возраст лавовых потоков, лет; *Выс* — высота над уровнем моря, м; *ППЧ* — толщина почвенно-пирокластического чехла, см; *Площ рыхл* — площадь рыхлого субстрата на поверхности лав, %.

Эллипсами выделены экологические группы видов: 1 — лесных видов, 2 — петрофильных видов, 3 — пионерных видов рыхлых субстратов.

R^2 — коэффициент детерминации, вычисленный для изолиний выбранных экологических факторов.

пированных в ординационном пространстве относительно градиентов среды. Лесные виды (группа 1) приурочены главным образом к старым лавам, на поверхности которых накопилось значительное количество пепла и мелкозема и сформировался более или менее развитый почвенно-пирокластический чехол. К этой группе можно отнести все древесные виды, а также лесные виды, такие как *Linnaea borealis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Cystopteris fragilis*, *Pyrola minor* и лесные и тундровые мхи, в том числе *Sanionia uncinata*. В эту же группу попали печеночные мхи.

Петрофильные виды (группа 2) характерны для молодых лавовых потоков и участков, где еще не образовался ППЧ. К ним мы относим эпилитные и пионерные лишайники и мхи, в том числе *Stereocaulon vesuvianum* и *Racomitrium lanuginosum*, а также сосудистые *Pulsatilla nuttalliana* и *Dryopteris fragrans*. Пионерные виды рыхлых субстратов (группа 3) приурочены к скоплениям мелкозема и пепла на молодых лавовых потоках. Прежде всего это сосудистые *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea* и пионерные мхи *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*. В эту же группу попали и растения, больше характерные для каменистых субстратов: *Saxifraga funstonii*, *S. cherlerioides*, *Arctoa fulvella*.

Ординационная диаграмма, составленная для основных формаций и типов растительности на лавовых потоках плато Толбачинский дол (цв. вкл., рис. 53), отражает сукцессионный тренд в растительности на лавках. Несомкнутые мохово-лишайниковые и травяные группировки, лишайниковые и моховые сообщества на ординационной плоскости занимают правую половину диаграммы, где возраст лав невелик, тогда как листовенничные сообщества занимают крайнее левое положение, где возраст лав максимальный.

В результате Большого трещинного Толбачинского извержения 1975–1976 гг. образовалось 2 обширных лавовых поля, расположенных в 18 км друг от друга на разных высотах над уровнем моря и характеризующихся различной структурой и составом лав.

Лавовый поток Северного прорыва (СП) спускается по западному склону плато на 5 км, перепад высот с 880 до 500 м над ур. моря (рис. 24). Лавы «аа» типа (обломочные, вязкие), поверхность потока преимущественно шлаково-глыбовая (Федотов и др., 1991). По петрохимическому составу пород среди лав СП преобладают магнезиальные базальты умеренной щелочности, также представлены магнезиальные промежуточные базальты (Брайцева и др., 1984а).

Заращение потока СП через 10 лет после извержения изучено С.Ю. Гришиным (1992). По его данным, поселение растений на потоке было крайне незначительным. Он отметил лишь единичные 4-летние всходы тополя и отдельные экземпляры *Salix pulchra*, *Chamerion angustifolium*, *Papaver microcarpum* и *Poa* sp.

Через 35 лет после извержения на лавовом потоке СП сформировался разреженный растительный покров, образованный **несомкнутыми моховыми и лишайниково-моховыми** пионерными **группировками** (Приложение, табл. 15; цв. вкл., рис. 40) со средним проективным покрытием около 10%. Среди мхов пре-

обладает *Racomitrium lanuginosum*, который одним из первых поселяется на свежих лавовых субстратах. Его покрытие составляет 5–20%, в местах с мелкоземом обилён *Niphotrichum canescens*. Константны *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Pogonatum urnigerum*. На мелкоземе часто встречаются *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *Pogonatum urnigerum*, *Polia nutans*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum* sp., на лавовых глыбах — эпилиты *Arctoa fulvella* и *Andreaea rupestris*. В щелях и расселинах отмечены *Abietinella abietina* и *Sciuro-hypnum reflexum*. Эти виды мхов (кроме эпилитов) характерны для открытых субстратов и нарушенных местообитаний. Из лишайников единственным видом, достигающим значительного проективного покрытия (до 25%), является *Stereocaulon vesuvianum*, широко распространённый на лавовых субстратах в различных вулканических районах мира (Греция, Италия, Исландия, Япония, Камчатка, Новая Зеландия, Чили). На каменистых субстратах часто встречаются *Pseudophebe pubescens*, *Lecanora polytropa*, виды родов *Stereocaulon*, *Umbilicaria*, *Rhizocarpon*. На мелкоземе отмечены виды рода *Cladonia*, обычные для пионерных сообществ.

Поселяющиеся на лавах мхи и лишайники способствуют удержанию мелкозема и участвуют в формировании первичной почвы. Сосудистые растения встречаются редко. С уменьшением высоты над уровнем моря и с продвижением от центра потока к его периферии общее проективное покрытие и видовое разнообразие сосудистых растений увеличиваются. В верхней части лавового потока СП, расположенной в поясе стлаников, отмечены единичные особи *Ermania parryoides* и *Papaver microcarpum*, образующие подушковидные розетки, а также *Chamerion angustifolium* и *Poa malacantha*. Эти виды характерны для начальных стадий зарастания шлаковых полей. Из древесных пород отмечен подрост тополя душистого и березы каменной высотой до 20 см. В нижней части лавового потока СП, расположенной в лесном поясе, разнообразие сосудистых растений значительно выше. По периферии лавового потока часто встречаются всходы и подрост тополя, также характерны подрост древовидных ив (*Salix udensis*, *S. caprea*, *S. bebbiana*). Реже встречается подрост *Betula ermanii* и *Larix cajanderi*. Из кустарников отмечены *Spiraea beaeverdiana*, *Ribes triste*, *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus idaeus* ssp. *melanolasius*, *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*. Из трав характерны *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Poa malacantha*, *Chamerion angustifolium*, *Saxifraga cherlerioides* и др. На бортах западной оконечности лавового потока, спускающегося в лиственничный лес, отмечены многочисленный подрост *Larix cajanderi* (15–50 см высоты) и молодые особи *Pinus pumila* (высотой до 40 см), растущие группами на расстоянии 3–10 м друг от друга. На участках мелкоглыбистых лав (размер отдельностей 10–50 см) с колючей поверхностью, а также в провалах и микропонижениях лавового потока формируются сообщества асс. *Racomitriosum lanuginosii* — ракомитриума шерстистого и асс. *Stereocaulum vesuviani racomitriosum* — ракомитриево-стереокаулевой.

Обширное лавовое поле Южного прорыва (ЮП) расположено к юго-западу от шлакового конуса ЮП на высотах 150–385 м над ур. моря (рис. 25). По пе-

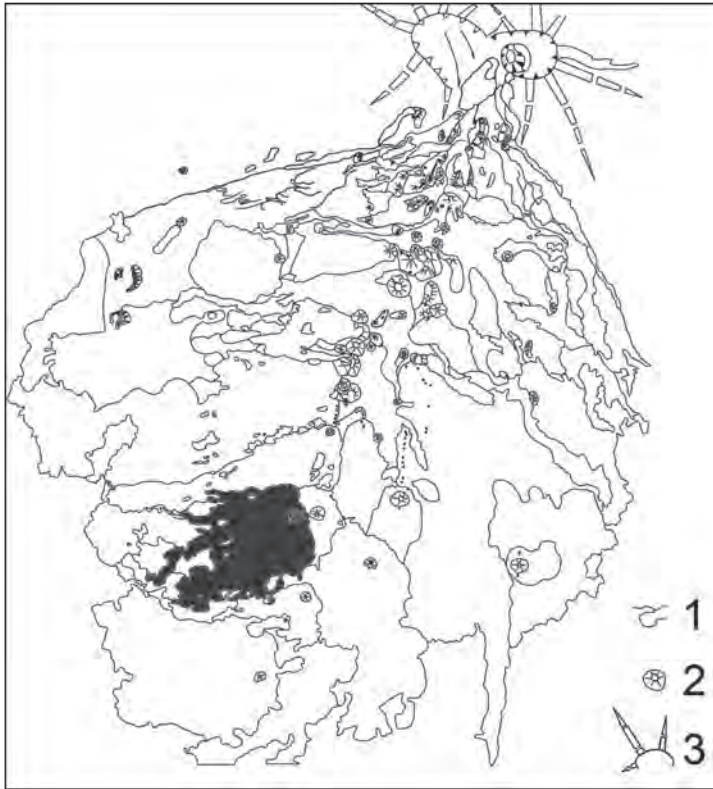


Рис. 25. Лавовый поток Южного прорыва на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 24.

трохимическому составу лавы ЮП относятся к субщелочным глиноземистым базальтам (Брайцева и др., 1984а). Поток образован лавами «аа» и «пахоэхое» (гладкие, менее вязкие лавы), типы поверхности лав — плоскоглыбовый или плитчатый, реже канатный или волнистый (Федотов и др., 1991). Лавовые глыбы и плиты имеют пористую, колючую и мелкобороздчатую поверхность, которая активно заселяется мхами и лишайниками. Поселяющиеся на лавах мхи и лишайники способствуют удержанию мелкозема и в процессе жизнедеятельности обогащают его органикой, участвуя в формировании первичной почвы. Кроме того, на лавовых плитах в процессе их остывания появляются трещины, в которых накапливаются мелкозем, пепел, шлак и приносимый ветром детрит. Здесь поселяются первые сосудистые растения.

Растительный покров на лавах ЮП более сомкнутый, чем на лавах СП. Через 35 лет после извержения здесь сформировались *несомкнутые моховые* и *лишайниково-моховые группировки* (цв. вкл., рис. 41) с общим проективным покрытием 15–30%, видовой состав мохообразных и лишайников сходен с та-

ковым на лавах СП. Сомкнутый покров мхи образуют на мелкобороздчатой поверхности волнистых и канатных лав «пахозное», а также в ложбинах глыбовых и плоскоглыбовых «аа» лав. В первом случае это связано с неподвижностью субстрата и отсутствием склонового перемещения обломочного материала, во втором — с защищенностью местообитания от ветровой эрозии и повышенной влажностью вследствие накопления и медленного таяния снега. Здесь растительность представлена моховыми сообществами ракомитриума шерстистого — асс. *Racomitriosum lanuginosii* со средним проективным покрытием 75%. Местами преобладает *Stereocaulon vesuvianum*, формирующий ракомитриево-стереокаулевые сообщества асс. *Stereocaulum vesuviani racomitriosum*. В трещинах лавовых плит, где накапливается мелкозем, формируются **несомкнутые травяные группировки** с участием злаков (*Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdoerffii*, *Festuca altaica*, *Poa malacantha*, *Trisetum spicatum*, *Leymus interior*, *Phragmites australis*), скальных видов (*Dryopteris fragrans*, *Saxifraga cherlerioides* и *S. funstonii*), а также *Chamerion angustifolium*, *Atragene ochotensis* и *Lagedium sibiricum*. К таким же местообитаниям приурочены редкие всходы и подрост древесных растений: отмечен подрост тополя, отдельные экземпляры которого достигают высоты 3 м, реже подрост берез (*Betula ermanii*, *B. platyphylla*), осины (*Populus tremula*) и лиственницы; его размеры не превышают 0,5 м. К трещинам приурочены всходы древесных ив (*Salix udensis*, *S. caprea*, *S. bebbiana*) и кустарников (*Spiraea beauverdi-ana*, *Ribes triste*, *Sorbaria sorbifolia*, *Pinus pumila*).

Всего на поверхности лавовых потоков СП и ЮП через 35 лет после извержения было отмечено 35 видов лишайников, 12 видов мохообразных, 2 вида папоротников, 2 вида голосеменных и 25 видов покрытосеменных, из которых 7 видов деревьев, 5 кустарников и 15 трав, в том числе 6 злаков. Наибольшее разнообразие характерно для краевых частей лавовых потоков, особенно для их бортов. По направлению от краев к центрам лавовых полей количество особей растений и их видовое разнообразие убывают. Сосудистые растения встречаются отдельными экземплярами, редко образуя несомкнутые группировки на склонах бортов лавовых потоков.

На различных высотах видовой состав отличается. Среди растений, поселившихся на лавовых потоках, значительную долю составляют древесные и кустарниковые жизненные формы, которые, однако, не играют существенной роли в формировании растительного покрова. Отмеченные виды травянистых растений являются характерными компонентами пионерных и серийных сообществ. В отличие от сосудистых растений мхи и лишайники на лавовых потоках СП и ЮП развиты значительно лучше. Мохообразные доминируют на их выровненных и пониженных участках, тогда как лишайники — на гребнях и возвышенностях. Из мхов основным доминантом на молодых лавовых потоках является *Racomitrium lanuginosum*, характерный для зарастающих лав многих вулканических областей Северного полушария (Tsuyuzaki, 1987; Vjarnason, 1991; Crews et al., 2001; del Moral, Ellis, 2004; Cutler, 2010; Макензи, 2010, и др.). Недавние исследования в

Исландии (Cutler et al., 2008) в сходных климатических условиях показали, что формирование сомкнутого покрова *Racomitrium lanuginosum* на лавах происходит в среднем за 20 лет. Из лишайников доминантом является *Stereocaulon vesuvianum*, также широко распространенный на лавовых потоках по всему миру. Интересно отметить, что *S. vesuvianum* активно участвует в химической эрозии базальтовых лав, создавая на их поверхности слой коллоидного геля (Jackson, 1969). Преобладание мохообразных в понижениях, а лишайников — на возвышенностях лавовых потоков отмечено и в других регионах планеты, в частности, в Италии (Poli Marchese, Grillo, 2000) и Исландии (Vjarnason, 1991). Для лишайников характерно низкое видовое разнообразие, низкое обилие и преобладание кустистых и листоватых форм над накипными. Доминирование макролишайников на лавовых потоках ЮП и СП — интересная особенность этих пионерных сукцессий, которая противоречит распространенному мнению о закономерном преобладании на первых стадиях заселения каменистых субстратов накипных лишайников.

Лавовый поток конуса Звезда (возраст 270 лет) спускается с плато на запад с 600 до 80 м над ур. моря (рис. 26). Преобладающий тип лав — «пахоехое», встречаются и лавы «аа» типа. Поверхность потока образована волнистыми и канатными лавами с мелкобороздчатой поверхностью, встречаются участки глыбовых и плитчатых лав с колючей и пористой поверхностью. По петрохимическому составу они относятся к субщелочным глиноземистым базальтам. В верхней части лавовый поток перекрыт чехлом шлаково-пепловых отложений СП мощностью 20–30 см, в результате чего практически весь растительный покров, сформировавшийся к тому времени, был уничтожен. На расстоянии 7–10 км от СП растительный покров не нарушен пеплопадами, толщина пеплового чехла на поверхности лав не более 3 см. Через 270 лет после извержения в нижней части потока Звезды, слабо затронутой пеплопадом 1975 г., на канатных и волнистых лавах преобладают **несомкнутые кедровостланиковые группировки** (Приложение 1, табл. 16) с единичными деревьями *Larix cajanderi*, *Betula plathyphylla*, *Sorbus sibirica*, *Populus suaveolens*, *Salix caprea*, *S. bebbiana*. Из кустарников наиболее часто встречаются *Juniperus sibirica* и *Spiraea beauverdiana*, из трав *Pulsatilla nuttalliana*, *Poa malacantha* и скальный папоротник *Dryopteris fragrans*. Общее проективное покрытие 20–30%. Наиболее сомкнут растительный покров в понижениях между грядами лавового потока (цв. вкл., рис. 42), здесь формируются сообщества асс. ***Pinetum pumilae juniperosum*** — кедровостланик можжевелевый с сомкнутостью стланикового яруса 0,6; на открытых участках кедровый стланик образует сообщества асс. ***Pinetum pumilae stereocauletosum*** — кедровостланик стереокаулёновый с сомкнутостью стланикового яруса 0,2–0,3. На выровненных плитах лавовых гряд, возвышающихся над общей поверхностью потока, формируются **несомкнутые мохово-лишайниковые группировки** с крупными пятнами *Racomitrium lanuginosum* и *Stereocaulon vesuvianum*, а также с участием других мохообразных и лишайников, характерных для лавовых субстратов. Здесь же встречаются отдельные экземпляры *Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana* и

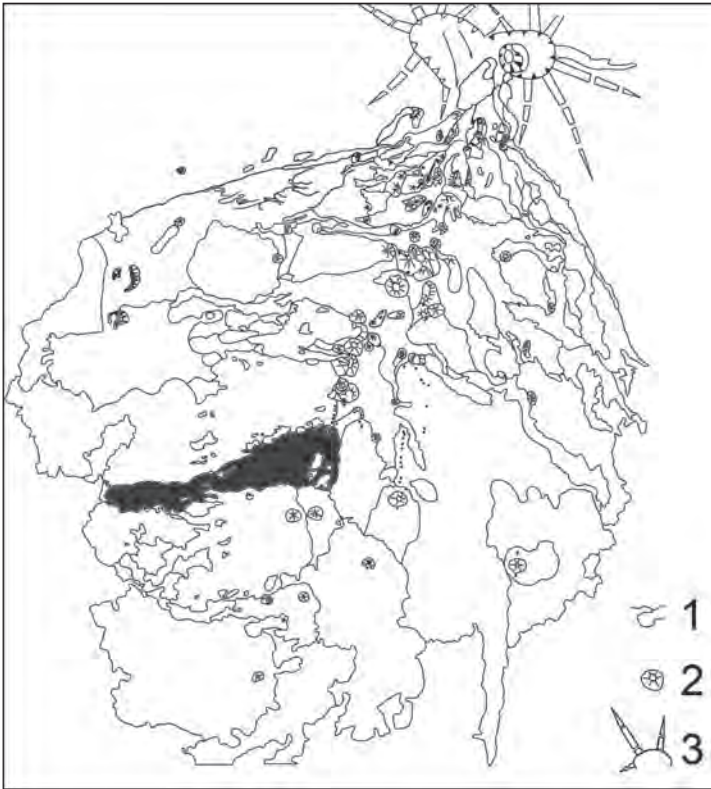


Рис. 26. Лавовый поток конуса Звезда на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 24.

Saxifraga cherlerioides. Сомкнутый мохово-лишайниковый покров формируется на глыбовых и плитчатых лавах потока Звезды и представлен сообществами асс. *Stereocaulium vesuvianii* — стереокаулена везувийского и асс. *Stereocaulium vesuvianii racomitriosum* — ракомитриево-стереокаулевая; покрытие мхов и лишайников до 90%.

По остаткам погибшей растительности, а также по аэрофотоснимкам, сделанным до 1975 г., установлено, что на потоке Звезды на верхней границе лесного пояса (500–600 м над ур. моря) растительный покров до извержения был представлен *несомкнутыми кедровостланиковыми группировками*, приуроченными к понижениям в лавовом потоке, а также *несомкнутыми мохово-лишайниковыми группировками* на лавовых грядках. Деревья практически отсутствовали. В результате извержения конуса Северного прорыва эта территория была перекрыта шлаково-пепловым чехлом мощностью до 30 см, что способствовало хорошей выживаемости всходов тополя, лиственницы, кедрового стланика, спиреи и др. В результате через 35 лет после извержения на потоке Звезды сформиро-

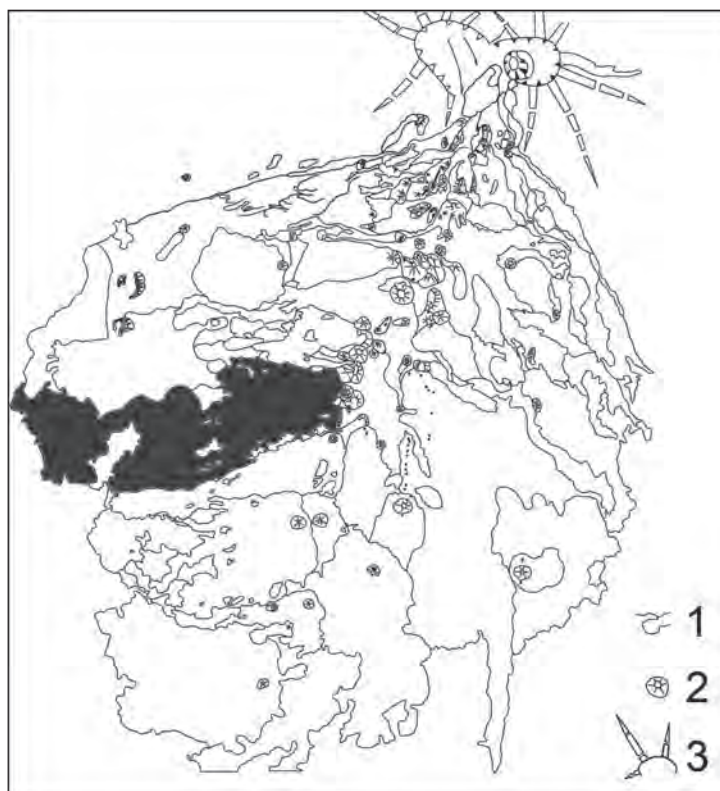


Рис. 27. Лавовый поток горы Высокая на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 24.

вались *несомкнутые тополевые* и *лиственничные группировки* (Приложение, табл. 17). Они постепенно смыкаются, образуя тополевые и лиственничные редколесья, что в дальнейшем приведет к формированию сомкнутой лесной растительности (Кораблёв, Нешатаева, 2009).

Лавовый поток конуса Высокая — обширное лавовое поле протяженностью 18 км, образовавшееся около 950 лет назад (рис. 27). Этот поток сложен субщелочными глиноземистыми базальтами, преимущественно глыбовыми и плоскоглыбовыми «аа» лавами с колючей поверхностью лавовых отдельных. Поток тянется в западном направлении, спускаясь в долину р. Озерная (перепад высот от 700 до 50 м над ур. моря); с юга он перекрыт потоком Звезды. На расстоянии 3–4 км от вершины потока преобладают волнистые, реже канатные лавы «пахозное» с мелкобороздчатой структурой поверхности. В верхней части поток перекрыт шлаково-пепловыми отложениями СП мощностью до 1 м и более, уничтожившими и сильно нарушившими растительный покров на расстоянии до 8 км от центра извержения. Судя по остаткам погибшей растительности и материалам

аэрофотосъемки, выполненной до извержения 1975–1976 гг., в верхней части потока (выше 500–550 м над ур. моря) на волнистых лавах ранее были распространены **несомкнутые кедровостланиковые группировки** с отдельными крупными куртинами *Pinus pumila* в мезопонижениях на волнистых лавах и в трещинах между плитами. Местами над кедровым стлаником возвышались отдельные лиственницы, образуя **несомкнутые кедровостланиково-лиственничные группировки** (Приложение, табл. 17). На глыбовых лавах были распространены лишайниковые сообщества асс. *Stereocauleta vesuvianii* — стереокаулена везувийского.

С высоты 500 м над ур. моря и ниже лавовый поток Высокой представлен глыбовыми и плоскоглыбовыми россыпями «аа» лав. По внешнему облику и характеру растительного покрова он резко контрастирует с более молодым лавовым потоком Звезды. Растительный покров здесь довольно однообразен, большая часть лавовых глыб и плит покрыта лишайниковыми и мохово-лишайниковыми «коврами» — сообществами асс. *Stereocaulium vesuvianii* и асс. *Stereocaulium vesuvianii racomitriosum* (цв. вкл., рис. 43); общее проективное покрытие мохообразных и лишайников 60–90%. На возвышенных грядах лавового потока проективное покрытие меньше, чем в понижениях, здесь формируются **несомкнутые мохово-лишайниковые группировки** с преобладанием *Racomitrium lanuginosum* и *Stereocaulon vesuvianum* и значительным участием накипных лишайников родов *Rhizocarpon* и *Lecanora*. Единично встречаются *Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana* и *Poa malacantha*. В небольших провалах и понижениях лавового потока, где накапливается пепел и мелкозем, формируются **несомкнутые кедровостланиковые группировки**. Кедровый стланик, поселяющийся на лавах, способствует формированию почвенного горизонта и поселению других видов растений. Часто в таких местообитаниях встречаются также можжевельник (*Juniperus sibirica*), спирея (*Spiraea beauverdiana*) и багульник (*Ledum palustre* ssp. *decumbens*).

Видовое разнообразие и доля участия сосудистых растений на лавовом потоке Высокой ниже, чем на более молодом потоке Звезды. Это объясняется однообразием экотопов и менее благоприятным для поселения сосудистых растений типом поверхности лав. Следует отметить, что пеплопад СП 1975 г. также отразился на ходе сукцессий на потоке Высокой в его верхней части. Территорию, где выпало более 10–15 см тефры, быстро заселили тополь и лиственница; в настоящее время здесь распространены **несомкнутые мохово-тополевые и кедровостланиково-тополевые группировки** (Приложение, табл. 17). В тех частях потока, где шлака выпало больше, к настоящему времени сформировались тополевые и лиственничные редколесья редкотравные и ольховниковые.

Извержение конуса Каменистая произошло около 1300 лет назад и явилось одним из крупнейших на плато Толбачинский дол. Лавовый поток Каменистой находится на юго-западе плато и спускается в долину р. Озерная с 400 до 70 м над ур. моря (рис. 28). Он представлен магнезиальными промежуточными базальтами преимущественно санторинского типа (крупноглыбовые лавы с разме-

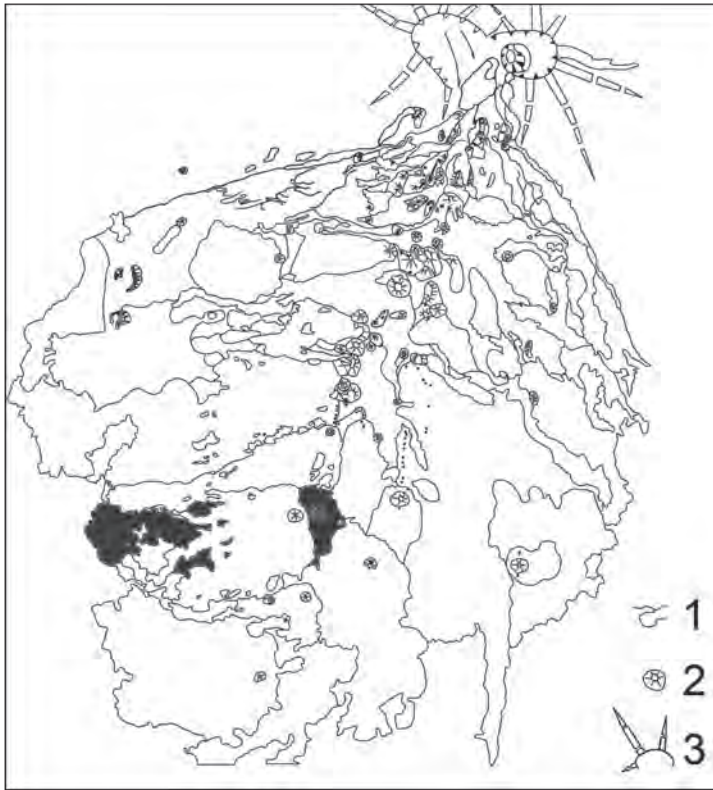


Рис. 28. Лавовый поток горы Каменистая на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 24.

ром отдельностей 2–6 м и гладкими поверхностями разлома). Верхняя часть лавового потока Каменистой неоднократно перекрывалась пеплопадами различных извержений, средняя мощность почвенно-пирокластического чехла (ППЧ) на поверхности лав составляет здесь около 30 см. В верхней части потока в результате извержения ЮП в 1976 г. растительный покров был значительно нарушен и частично уничтожен пеплопадами, большие площади были скрыты под лавовыми потоками ЮП. Нижняя часть потока была удалена от воздействия основных пеплопадов, средняя мощность ППЧ здесь составляет не более 5 см. Первичные сукцессии на лавах Каменистой прослеживаются в юго-западной оконечности потока, в долине р. Озерная, где они не были перекрыты отложениями тефры. Крупноглыбовые лавы с глубокими провалами и гладкой поверхностью, а также плоскоглыбовые россыпи не способствуют накоплению пепла, мелкозема и органики, что существенно затрудняет укоренение растений. За 1300 лет в мезопонижениях лавового потока (цв. вкл., рис. 44) сформировались сообщества асс. *Pinetum pumilae juniperosum* — кедровостланник можжевеловый, сомкнутость

стланикового яруса 0,15. На плоскоглыбовых лавах преобладают сообщества асс. *Stereocaulum vesuvianii*, проективное покрытие лишайников до 80%. Растительный покров крупноглыбовых лав с гладкой поверхностью разрежен (покрытие 15–30%) и представлен *несомкнутыми мохово-лишайниковыми группировками* с преобладанием *Stereocaulon vesuvianum*, *Racomitrium lanuginosum* и участием накипных лишайников родов *Rhizocarpon*, *Lecanora* и *Xanthoparmelia*.

В верхней части (на высотах 300–400 м над ур. моря) лавовый поток подвергался пеплопадам мощных извержений конусов Алаид и Песчаные горки (1200–1250 лет назад). О растительном покрове, существовавшем до извержения 1976 г., можно судить по аэрофотоснимкам 1971 г. и остаткам погибшей растительности. В верхней части потока растительный покров был более сомкнут, чем в нижней. В провалах и понижениях потока, а также на лавовых плитах, где накапливался мелкозем, были распространены кедровостланики можжевеловые (асс. *Pinetum pumilae juniperosum*) с отдельными лиственницами; местами встречались лиственничники кедровостланиковые (асс. *Laricetum cajanderi pumilae pinosum*) и багульниково-кедровостланиковые (асс. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum*). Однако на большей части потока, где не задерживался пепел, растительный покров соответствовал покрову в его нижней части.

Лавовый поток конуса Недоступный (возраст около 1500 лет) расположен в юго-западной части Толбачинского дола на высотах 70–280 м над ур. моря и граничит с потоком конуса Каменистая (рис. 29). Он сложен магнезиальными промежуточными базальтами. Преобладают волнистые лавы «пахозное» с мелкобороздчатой поверхностью, часто встречаются вертикально стоящие крупные плиты и глыбы, возвышающиеся над потоком, а также глубокие (до 4 м) провалы. Мощность ППЧ на поверхности лав около 20 см, в почвенном профиле обнаруживается присутствие мелкой тефры различных извержений конусов Толбачинского дола и прослойки пеплов вулкана Шивелуч.

Накопление на поверхности потока пепла и мелкозема способствовало более быстрому формированию лесных сообществ. Растительный покров потока Недоступного значительно отличается от покрова более молодых потоков, описанных выше.

Здесь преобладают сформировавшиеся лиственничные редколесья (асс. *Sublaricetum cajanderi pumilae-pinosum* — лиственничное редколесье кедровостланиковое и *Sublaricetum cajanderi ledosum* — лиственничное редколесье багульниковое) (цв. вкл., рис. 45), сомкнутость древесного яруса 0,2–0,3. На вертикальных лавовых плитах и глыбах, выпирающих на поверхность, преобладают синузии лишайников, характерных для каменистых субстратов: *Stereocaulon vesuvianum* и *S. symphycheilum*. Столь заметное отличие растительного покрова 1500-летнего потока конуса Недоступный от 1300-летнего потока конуса Каменистая объясняется различием типов поверхности лав. Волнистые лавы с бороздчатой поверхностью лучше задерживают мелкие частицы пепла, мелкозема и органики, чем крупноглыбовые и плитчатые. Это подтверждается наличием значительно более мощного почвенно-пирокластического чехла на потоке Недоступного.

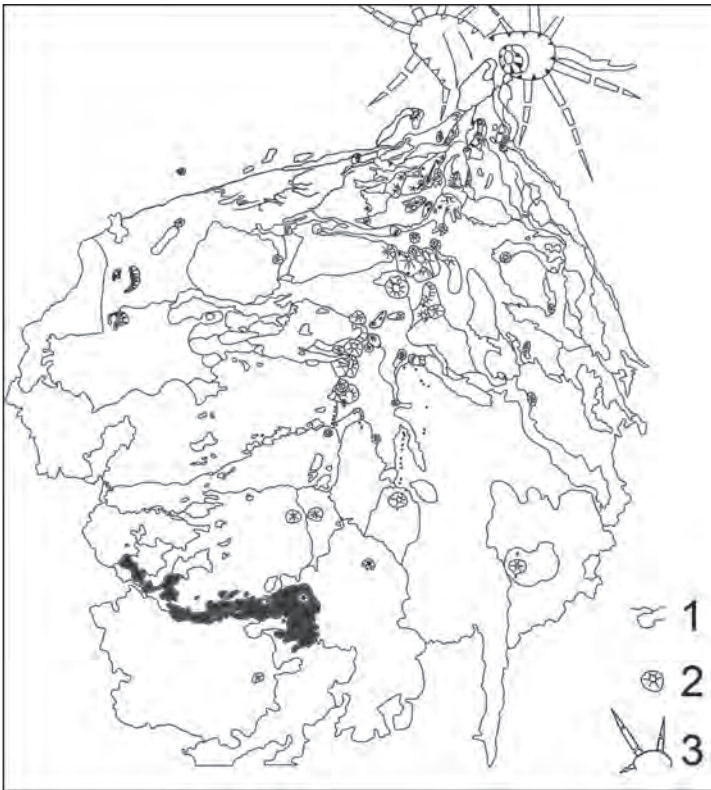


Рис. 29. Лавовый поток конуса Недоступный на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 24.

1800-летний лавовый поток конуса Потерянный расположен на высотах 70–250 м над ур. моря в юго-западной части Толбачинского дола (рис. 30). Он в значительной степени перекрыт лавами конуса Недоступный и лавами более поздних извержений. На дневную поверхность выходят небольшие по площади участки лав в нижней части потока, у истоков р. Озерная. Поток Потерянного сложен магнезиальными промежуточными базальтами, здесь преобладают волнистые лавы с отдельными крупными плитами и глубокими провалами, структура поверхности лав колючая и мелкобороздчатая. По внешнему облику он сходен с потоком Недоступного, но отличается более мощным почвенно-пирокластическим чехлом (25–30 см) и значительно более сомкнутым растительным покровом. Растительность потока представлена лиственничниками: асс. *Laricetum cajanderi ledosum* — лиственничник багульниковый, *Laricetum cajanderi ledosum* субасс. *vaccinietosum* — лиственничник багульниково-брусничный и асс. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum* — лиственничник багульниково-кедровостланиковый (цв. вкл., рис. 46). Сомкнутость древесного яруса 0,4–0,5. В составе

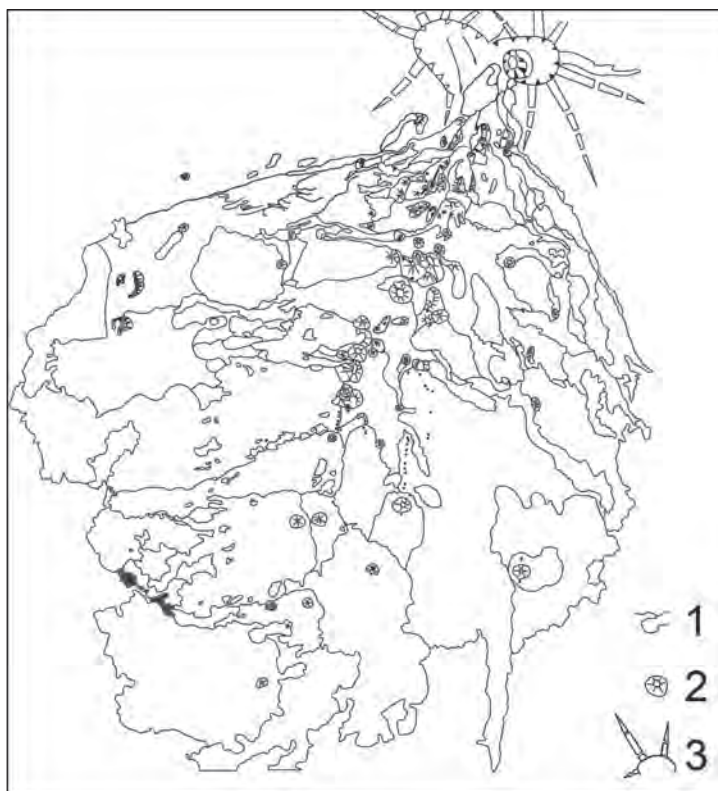


Рис. 30. Лавовый поток конуса Потерянный на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 24.

древесного яруса лиственничников отмечены единичные экземпляры ели (*Picea ajanensis*).

Таким образом, сингенетические сукцессии растительности на свежих лавовых субстратах начинаются через 3–6 лет после извержения (Сидельников, Шафрановский, 1981; Гришин, 1992; Cutler et al., 2008; Кораблёв, Нешатаева, 2011б) с поселения пионерных видов растений, способных произрастать при отсутствии почвенного покрова. Особенностью пионерных сукцессий на молодых лавовых потоках является одновременное поселение видов различных жизненных форм и видовых стратегий — от накипных лишайников до кустистых и листоватых лишайников и мхов, от пионерных видов розеточных трав до возобновления древесных и кустарниковых пород — потенциальных ценозообразователей.

На начальных стадиях пионерных сукцессий существенную роль в сложении растительного покрова играют лишайники и мохообразные, обилие которых, по мере развития сообществ, уменьшается, а видовое разнообразие и участие сосу-

дистых растений увеличивается. В настоящее время на молодых лавовых потоках (возраст до 1000 лет) в лесном поясе формируется разреженный растительный покров, образованный эпилитными мохово-лишайниковыми сообществами, реже кедровостланиковыми группировками с участием лиственницы, березы белой и рябины. При выпадении тефры, перекрывающей лавовый субстрат, идет активное возобновление тополя и лиственницы. На средневозрастных лавовых потоках (1000–1500 лет) в понижениях распространены кедровостланики можжевельниковые, а на плоскоглыбовых лавах преобладают сообщества стереокаулёна везувийского. В верхней части плато, на лавовых потоках, перекрытых шлаком и пеплом, сомкнутость растительного покрова выше, присутствуют отдельные участки сомкнутых лиственничников. На старых лавовых потоках (возраст 1500–2000 лет) распространены лиственничные редколесья кедровостланиковые и багульниковые, также встречаются лиственничники багульниково-брусничные и багульниково-кедровостланиковые.

Скорость и характер протекания первичных сукцессий на лавах прежде всего зависят от типа лавового потока и структуры поверхности лав. На это обратили внимание еще в начале и середине XX в. ботаники, изучавшие сукцессии на вулканах Гавайских островов (Forbes, 1912; MacCaughey, 1917; Skottsberg, 1941; Tagawa, 1964, и др.). Они установили значительно большую скорость формирования лесной растительности на лавах «пахозное» по сравнению с лавами «аа». Было также отмечено более раннее внедрение и преобладание криптогамных видов (в том числе папоротников) на «аа»-лавах, в то время как сосудистых — на «пахозное». Наименее благоприятными для поселения растений являются лавы санторинского типа (крупноглыбовые) и «пахозное» с гладкой структурой поверхности. В первом случае принесенный мелкозем проваливается в расщелины между глыбами, во втором уносится ветром. На крупноглыбовых лавах санторинского типа даже через 1500 лет после извержения не успевает сформироваться сомкнутый мохово-лишайниковый покров. Глыбовые и плоскоглыбовые «аа» лавы с пористой и колючей структурой поверхности зарастают преимущественно мхами и лишайниками и очень медленно заселяются сосудистыми растениями. Здесь быстро поселяются эпилитные мхи и лишайники, и уже через 30–50 лет после извержения могут образоваться сомкнутые мохово-лишайниковые сообщества, которые при отсутствии внешних воздействий (пеплопады, пожары и др.) неопределенно долгое время остаются неизменными. Формирование лесной растительности быстрее всего идет на широких плитах волнистых и канатных лав «пахозное» с шероховатой, бороздчатой и колючей структурой поверхности и трещинами, которые способствуют удержанию и накоплению мелкозема. Уже через 250–300 лет после извержения на таких лавах в лесном поясе образуются сообщества кедрового стланика с участием деревьев. В условиях частых умеренных пеплопадов в течение 1500–1800 лет здесь формируются сомкнутые лиственничные леса и редколесья, по флористическому составу и структуре близкие к лиственничникам фоновых местообитаний (в частности, плато Ушковский дол).

Другим существенным фактором, влияющим на скорость и характер протекания первичных сукцессий на лавах, является скорость накопления мелкозема, а также пепла и шлака. Образование на поверхности лавового потока локальных отложений пепла и шлака небольшой мощности (до 20 см) вызывает частичное повреждение растительного покрова, однако при этом улучшается возобновление древесных и кустарниковых видов, их опад формирует лесную подстилку, способствуя почвообразованию. В то же время мощные отложения тефры (свыше 50 см) уничтожают растительный покров и перекрывают лавовые потоки пирокластическим чехлом, иницируя первичные сукцессии на рыхлой тефре, рассмотренные ниже.

Положение местообитаний в ряду высотной поясности также влияет на процессы зарастания лавовых субстратов. При изучении зарастания лавовых потоков, не перекрытых пеплом последнего извержения (поток Звезды до 1975 г., потоки СП и ЮП), было отмечено замедление скорости сукцессий на больших высотах над уровнем моря, выражающееся в меньшей сомкнутости растительного покрова. Кроме того, высотное положение во многом определяет видовой состав формирующихся сообществ.

Возможность заноса зачатков растений и расстояние до «рефугиумов» сохранившейся растительности также сказываются на скорости формирования сообществ, что подтверждается и другими исследованиями (del Moral, Jones, 2002; Fuller, del Moral, 2003; del Moral et al., 2005). При наличии поблизости источников поступления семян (стены леса, «окон» в лавовом потоке с фрагментами сохранившихся сообществ, «рефугиумов» с выжившими отдельными растениями и др.) отмечается более богатый видовой состав и более высокое проективное покрытие видов. Однако, по мнению С.Ю. Гришина (устное сообщение), в масштабах обширных территорий лавовых полей и сверхдлительных сукцессий на лавах данный фактор не будет столь существенным. Наши исследования показали, что его влияние отчетливо прослеживается лишь в непосредственной близости от стены леса, на расстоянии 100–150 м.

На основании полученных данных построена таблица встречаемости растительных сообществ и группировок на лавовых потоках разного возраста (табл. 16) и составлена обобщенная схема первичных сукцессий на лавовых потоках (рис. 31). Из них следует, что на современных лавовых потоках представлены лишь несомкнутые пионерные группировки лишайников и мохообразных, реже мохово-лишайниковые сообщества. На молодых лавовых потоках разнообразие сообществ и группировок выше, наибольшие площади занимают **несомкнутые мохово-лишайниковые и травяные группировки**, а также мохово-лишайниковые сообщества; на некоторых лавовых потоках встречаются кедровостланиковые сообщества (например, на потоке Звезды). На средневозрастных лавах представлено довольно большое разнообразие растительных сообществ и группировок. Но поскольку в этой возрастной группе мы наблюдали всего один лавовый поток, на нем были представлены большей частью мохово-лишайниковые сообщества и **не-**

сомкнутые группировки кедрового стланика. На старых лавовых полях формируются лиственничные леса и редколесья, реже сообщества кедрового стланика.

Таблица 16

Растительный покров на разновозрастных лавовых потоках
плато Толбачинский дол

Сообщества и группировки	Лавовые потоки, возраст			
	современные (35–36 лет)	молодые (до 1000 лет)	средневозраст- ные (1000– 1500 лет)	старые (1500– 2000 лет)
Эпилитно-лишайниковые группировки	++	+	+	
Несомкнутые мохово-лишайниковые группировки	++	++	+	
Мохово-лишайниковые сообщества	+	++	++	
Несомкнутые травяные группировки		++	+	
Несомкнутые кустарниковые группировки		+	+	
Несомкнутые группировки кедрового стланика		+	++	
Сообщества кедрового стланика		++	+	+
Топольевые редколесья		+		
Лиственничные редколесья			+	++
Лиственничные леса				+

Примечание: + — встречается единично, ++ — участие значительно.

Последовательность и продолжительность сукцессионных стадий определяли на основании сравнительного анализа растительного покрова на современных потоках Северного и Южного прорывов и разновозрастных лавовых потоках, не подвергавшихся воздействию интенсивных пеплопадов. Кроме того, использовали ретроспективную карту растительности лесного пояса плато Толбачинский дол до извержения (по состоянию на 1971 г.), составленную по старым аэрофотоснимкам и данным полевых геоботанических исследований, а также по результатам раскопок растительных остатков, сохранившихся в почвенно-пирокластическом чехле.

Заключительной стадией сукцессионной динамики лесной растительности Центральной Камчатки на нормально дренированных местообитаниях являются ельники зеленомошные (Нешатаева и др., 2010). Однако формирование значительных площадей ельников на плато Толбачинский дол маловероятно, поскольку ель неустойчива к вулканогенным и пирогенным нарушениям. При наличии благоприятных для нее условий (в отсутствие пожаров и извержений) формирование еловых лесов на месте лиственничников возможно не ранее чем через 500–750 лет. Учитывая, что вулканические извержения на плато Толбачинский дол повторяются каждые 400 лет (Большое трещинное..., 1984) и чаще, а также тот факт, что в вулканических районах часто происходят лесные пожары, мы полага-

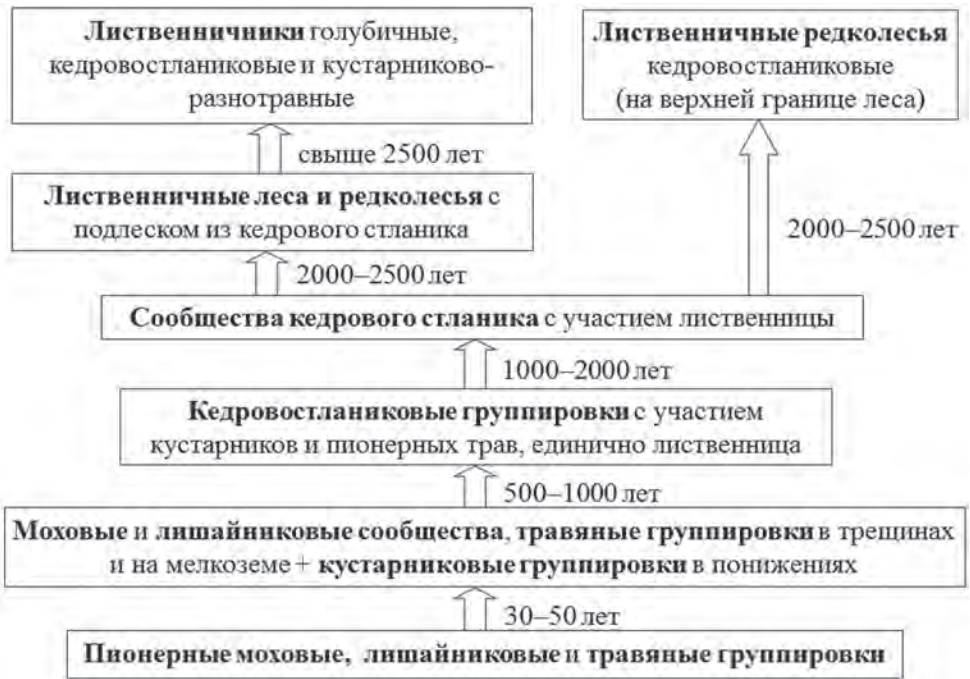


Рис. 31. Схема первичных сукцессий на лавовых потоках лесного пояса плато Толбачинский дол.

Стрелками показаны направления сукцессий.

ем, что формирование ельников здесь маловероятно. На плато нами был встречен лишь один небольшой (площадь 1,7 га) участок ельника низкотравно-зеленомошного (асс. *Piceetum hylocomiosum* субасс. *nanoherbosum*) на склоне конуса Бурая (описание № 10-43, Приложение, табл. 3), который образовался около 2600 лет назад и не подвергался значительным вулканогенным нарушениям как минимум 1200 лет. Поэтому заключительной стадией сукцессий в лесном поясе плато Толбачинский дол являются длительнопроизводные лиственничные леса, которые мы рассматриваем как диаспорический субклимакс, а на верхней границе леса — лиственничные редколесья.

В приведенной схеме первичных сукцессий (рис. 31) указана примерная продолжительность сукцессионных стадий для усредненного типа лав, наиболее близкого к плитчатым лавам «пахозное». Подобное обобщение допустимо, так как на лавовом поле одного и того же извержения нередко бывает представлено значительное разнообразие типов поверхностей лав, которые зарастают разными темпами, обуславливая пространственную неоднородность растительного покрова. На волнистых лавах «пахозное» сукцессии будут идти быстрее, на глыбовых и санторинских лавах — медленнее, чем представлено на схеме. Следует отметить,

что лавы «пахозное» могут иметь совершенно гладкую поверхность плит, препятствующую накоплению мелкозема, и в этом случае сукцессии будут идти крайне медленно. Соответственно, скорость формирования растительности на лавовом потоке будет определяться преобладающим типом поверхности.

На схеме (рис. 31) показана наиболее вероятная последовательность стадий формирования лесной растительности на лавовых потоках плато Толбачинский дол. Указанная продолжительность различных стадий сукцессий справедлива для районов Центральной Камчатки при незначительных пеплопадах. В осевой части Толбачинского дола возрастает вероятность частых шлако-пеплопадов, которые будут ускорять ход сукцессий и незначительно изменять набор стадий. Так, при увеличении мощности слоя тефры на лавах будет увеличиваться и доля участия ольхового стланика, что отмечалось также С.Ю. Гришиным (1992) для стланикового пояса Толбачинского дола. По нашим данным, в этом случае субклимаксовые сообщества формируются в течение 1500–2000 лет, что подтверждается также в работе С.Ю. Гришина (1992).

Таким образом, через 3–5 лет после образования ювенильного лавового потока начинается поселение первых растений. В этот период сомкнутость растительного покрова крайне мала, представлены отдельные агрегации и синузии мхов (*Andreaea rupestris*, *Arctoa fulvella*, *Grimmia longirostris*, *Hymenoloma crispula*, *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens*) и лишайников (*Stereocaulon vesuvianum*, *S. symphychellum*, *Acarospora* spp., *Lecanora* spp.), а также единичные экземпляры злаков и трав (*Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Poa malacantha*, *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris fragrans*, *Saxifraga funstonii*, *S. cherlerioides*). В продолжение 30–50 лет происходит разрастание и смыкание синузий мхов и лишайников, на камнях формируются сомкнутые мохово-лишайниковые сообщества асс. *Racomitrietum lanuginosi*, *Stereocaulum vesuvianum*, *Stereocaulum vesuvianum racomitriosum*, в трещинах лав и на мелкоземе формируются разреженные группировки петрофитов (*Dryopteris fragrans*, *Pulsatilla nuttalliana*, *Cystopteris fragilis*, *Saxifraga funstonii*, *S. cherlerioides*), в понижениях лавового потока поселяются кустарники (*Juniperus sibirica*, *Pinus pumila*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*). Через 500–1000 лет после образования лавового потока на нем будут преобладать разреженные куртины *Pinus pumila* с участием кустарников (*Juniperus sibirica*, *Spiraea beauverdiana*) и петрофильных трав. Через 1000–2000 лет на лавовом потоке сформируются сомкнутые кедровостланиковые сообщества с участием деревьев *Larix cajanderi*, *Sorbus sibirica*, реже *Betula plathyphylla*, *B. ermanii*, *Populus suaveolens*. Через 2000–2500 лет на лавовых потоках будут преобладать лиственничные леса с подлеском из кедрового стланика, а на верхней границе леса — лиственничные редколесья в сочетании с зарослями кедрового стланика. Время, необходимое для формирования лиственничных лесов, близких по составу и структуре к лесам окружающих фоновых территорий, для южного и западного макросклонов Ключевской группы вулканов оценивается в 2000–2500 лет и более.

5.4. Первичные сукцессии на шлаково-пепловых полях

Извержение Северного прорыва 1975 г. характеризовалось высоким коэффициентом эксплозивности (81%), выражавшемся в выбросе колоссальных объемов ($0,7 \text{ км}^3$) рыхлого пирокластического материала (пепел, шлак, лапилли), распространившегося на расстояние свыше 1000 км (Федотов и др., 1984). В результате погребения и повреждения шлаком растительный покров был уничтожен в пределах 5–10 км от эпицентра извержения на площади около 170 км^2 . Извержение Южного прорыва носило более эффузивный характер, растительный покров был уничтожен шлаком на расстоянии 1,5–3 км от эпицентра на площади $4,1 \text{ км}^2$.

Через 3–5 лет после извержения на рыхлом ювенильном субстрате начали селяться отдельные растения; в настоящее время здесь можно наблюдать различные стадии первичных сукцессий. Их темпы, характер и направление отличаются в разных высотных поясах. Мы проанализировали первичные сукцессии на тефре в лесном поясе, на высотах до 800–950 м над ур. моря. Использованы данные геоботанических описаний 74 пробных площадей, заложенных по градиентам высоты над уровнем моря и мощности тефры БТТИ на территории с полностью уничтоженным во время извержения растительным покровом.

Для выявления закономерностей формирования растительности на рыхлых пирокластических отложениях провели ординацию растительных сообществ по методу неметрического многомерного шкалирования (NMDS) в программе **R** (Oksanen, 2013). Ординация выполнена в четырех измерениях, при вычислении ординационных расстояний использован коэффициент сходства Брея-Кёртиса, величина стресса составила 0,14. В табл. 17 приведены коэффициенты детерминации различных факторов с ординацией сообществ. В качестве ведущих факторов мы рассматривали: высоту над уровнем моря, мощность слоя тефры извержения 1975–1976 гг., общую мощность почвенно-пирокластического чехла на поверхности лав, возраст подстилающих лавовых потоков, расстояние до границы уцелевшей растительности.

Состав и структура растительного покрова на пробных площадях, заложенных на шлаково-пепловых отложениях БТТИ, наиболее хорошо коррелируют ($R^2 = 0,68$) с расстоянием до участков растительности, уцелевшей во время извержения 1975–1976 гг. Столь же высокая корреляция наблюдается с толщиной слоя тефры БТТИ ($R^2 = 0,68$). Очевидно, оба этих показателя связаны друг с другом, поскольку, чем меньше толщина шлаково-пеплового чехла, тем вероятнее наличие поблизости источников семян. Кроме того, от мощности слоя тефры зависит и величина неблагоприятного воздействия окружающей среды: чем больше толщина тефры, тем активнее идут процессы водной ветровой эрозии и переотложение рыхлой пирокластики, которое затрудняет укоренение и развитие растений. Относительно высокий коэффициент детерминации показывает фактор высоты над уровнем моря ($R^2 = 0,55$), однако он также связан с расстоянием до центра извержения Северного прорыва, который находится на высоте 900 м над ур. моря.

Таблица 17

Корреляция характеристик местообитаний с распределением сообществ в ординационном пространстве NMDS

Характеристики местообитаний	R^2	α
Расстояние до уцелевшей растительности	0,6829	0,000999 ***
Мощность слоя тефры БТТИ	0,6794	0,000999 ***
Высота над уровнем моря	0,5485	0,000999 ***
Мощность ППЧ	0,2789	0,000999 ***
Уклон поверхности	0,1995	0,002997 **
Возраст лав	0,0869	0,142857

Примечание: R^2 — коэффициент детерминации, рассчитываемый в **R** 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; α — уровень значимости, отмечены 0 — ***; 0,001 — **; 0,01 — *.

По результатам неметрического многомерного шкалирования (NMDS) построены диаграммы по видам (рис. 32) и по основным формациям и типам растительности Толбачинского дола (цв. вкл., рис. 54). Здесь и далее диаграммы приводим только по измерениям 1 и 3, так как они обладают наибольшей информативностью. На диаграммах, приведенных ниже, коэффициент детерминации с составом и структурой сообществ для изолиний факторов среды составил: 0,72 — для расстояния от пробной площади до уцелевшей растительности и 0,69 — для мощности тефры БТТИ.

На диаграмме (рис. 32) выделяются экологические группы видов, обособленные в ординационном пространстве. Группа лесных и луговых видов (группа 1) тяготеет к местообитаниям, расположенным по периферии площади, пораженной при извержении 1975–1976 гг. Это можно объяснить низкой способностью семян этих видов к переносу ветром, а также к особенностям экологии многих лесных видов, для развития которых требуются сформированные лесные фитоценозы. Мощность тефры здесь невелика, а возможные источники семян (уцелевшие растения) находятся на расстоянии до 1,5–2 км.

Группа кустарников, встречающихся на шлаковых полях (группа 2), занимает переходное положение между лесными и луговыми видами и пионерными видами шлаковых полей. Это виды кустарников (*Ribes triste*, *Spiraea media*, *S. beauverdiana*, *Rosa amblyotis*, *Potentilla fruticosa*, *Lonicera caerulea*, *L. chamissoi*), способные легко поселяться на мощных отложениях шлака, их семена распространяются птицами или ветром.

Группа пионерных (раннесукцессионных) видов шлаковых полей (группа 3) на диаграмме занимает крайнее правое положение, где значения расстояния до уцелевшей растительности и мощности слоя тефры достигают максимума. Это виды-анемохоры, характерные для разреженных группировок шлаковых полей. Они имеют разветвленную корневую систему, образуют шпалеры и розетки, спо-

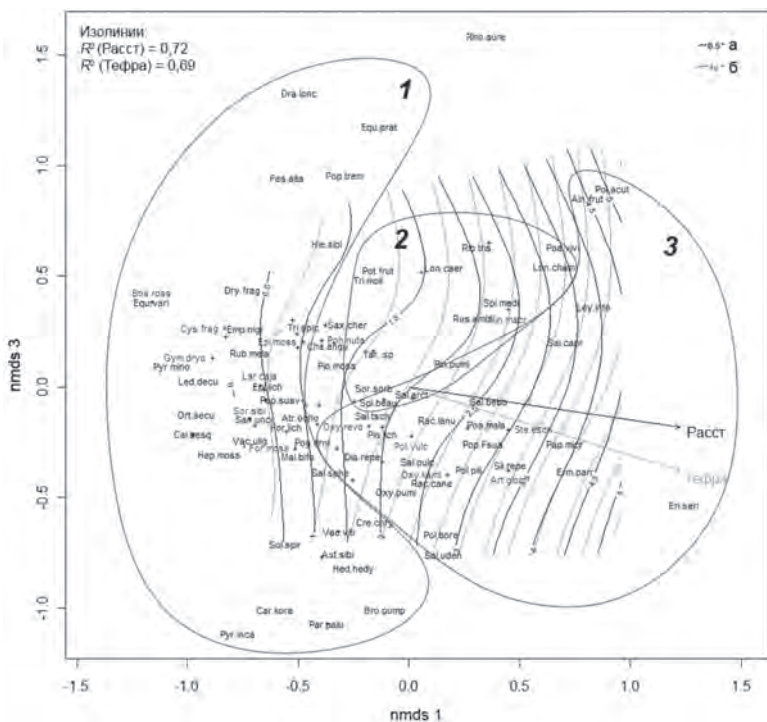


Рис. 32. Ординационная диаграмма NMDS по видам.

a — изолинии расстояния до уцелевшей растительности, проведены через каждые 0,5 км; *б* — изопакиты (изолинии мощности тефры БТТИ), проведены через каждые 20 см. Стрелками показаны векторы экологических факторов: *Расст* — расстояние от пробной площадки до растительности, уцелевшей при БТТИ, км; *Тефра* — толщина слоя тефры БТТИ, см.

Эллипсами выделены группы видов: 1 — лесные и луговые, 2 — кустарники шлаковых полей, 3 — раннесукцессионные виды шлаковых полей.

R^2 — коэффициент детерминации, вычисленный для изолиний выбранных экологических факторов.

способны расти на мощных отложениях рыхлого незакрепленного шлака, их семена переносятся на большие расстояния ветром. Как показали геоботанические исследования на рыхлых пирокластических отложениях вулкана Сент Хеленс в США (del Moral, Jones, 2002; Fuller, del Moral, 2003), при удалении от «рефугиумов» увеличивается доля раннесукцессионных видов с легкими семенами, переносимыми ветром. В нашем случае наблюдается сходная картина: виды с наиболее легкими семенами, наиболее устойчивые к нарушениям, связанным с переотложением тефры, находятся в правой части диаграммы. Это *Eritrichium sericeum*, *Polemonium acutifolium*, *Ermanium parryoides*, *Leymus interior*, *Papaver microcarpum* и др. В этой группе находятся также виды семейства *Fabaceae* — *Oxytropis pumilio*, *O. revoluta*, *O. kamtschatica*, для которых характерно наличие

клубеньковых бактерий на корнях. Виды бобовых широко распространены на бедных азотом вулканических отложениях (Huebert et al., 1999; del Moral, Rozzell, 2005; Titus, 2009). На диаграмме они расположены в средней части, что объясняется наличием более тяжелых семян, распространяемых животными. Кроме трав в эту группу входят также древовидные ивы *Salix caprea*, *S. bebbiana* и *S. udensis* с легкими семенами и способностью заселять рыхлые субстраты. К этой же группе можно отнести кедровый стланик, который встречается на шлаковых полях вдали от источников обсеменения, однако доля его участия в растительном покрове увеличивается с приближением к «рефугиумам», это объясняет его центральное положение на диаграмме.

Ординационная диаграмма, составленная для основных формаций и типов растительности на шлаково-пепловых отложениях БТТИ (цв. вкл., рис. 54), показывает приуроченность лиственничников, каменноберезняков и сообществ ольхового стланика к местообитаниям, расположенным вблизи источников семян (неподалеку от границы с уцелевшей растительностью), со сравнительно небольшой мощностью пирокластических отложений. Сообщества и серийные группировки тополя разбросаны в ординационном пространстве диаграммы, так как тополь может селиться как вблизи стены леса, так и на открытых шлаковых полях с большой мощностью шлаково-пеплового чехла. Благодаря своим биологическим и экологическим особенностям он быстро занимает свободные экотопы даже вдали от источников обсеменения и является наиболее успешной пионерной древесной породой на рыхлых пирокластических отложениях. Осина мало распространена на плато Толбачинский дол и крайне редко образует сомкнутые сообщества. Кедровый стланик в настоящее время необилен на шлаковых полях и редко формирует сомкнутые фитоценозы, он чаще встречается в подлеске лиственничников и как примесь в кустарниковых сообществах. Возможно, со временем он займет доминирующее положение в этих фитоценозах.

Кустарниковые и лишайниковые сообщества и группировки занимают промежуточное положение между лесами и пионерными группировками шлаковых полей. Такое положение кустарниковой растительности объясняется постепенным продвижением кустарников из сомкнутых лесных сообществ на шлаковые поля. Образуемый ими покров способствует закреплению рыхлого субстрата и последующему внедрению лесных видов. Лишайниковые сообщества и группировки формируются лишь на открытом неподвижном субстрате, который встречается по периферии шлаковых полей, близ сомкнутых древесных и кустарниковых сообществ. Пионерные моховые и травяные сообщества и группировки сосредоточены в правой части ординационной диаграммы, где значения факторов расстояния и мощности отложений тефры стремятся к максимуму. Они способны формироваться на подвижном субстрате вдали от источников семян. В целом ординационная диаграмма отображает обобщенный сукцессионный тренд растительного покрова на шлаково-пепловых полях: от пионерных моховых и травяных группировок до сомкнутых лиственничников, каменноберезняков и ольховников.

На основании неметрического многомерного шкалирования мы выделили основные экологические факторы, определяющие скорость и характер протекания первичных сукцессий на рыхлых пирокластических отложениях. Это расстояние до «рефугиумов» (участков растительности, уцелевшей при извержении 1975–1976 гг.) и мощность слоя тефры БТТИ. Чем ближе к «рефугиумам» расположено местообитание и чем меньше слой свежей тефры, тем быстрее формируется сомкнутая растительность.

На карте актуальной растительности плато Толбачинский дол по состоянию на 2010 г. (см. вкладку) видна концентрическая структура растительного покрова, показывающая расселение растений главным образом с периферии уцелевших участков растительности к внутренним областям шлаково-пепловых полей, что позволяет применить пространственно-временной подход к изучению закономерностей сукцессий. Ниже приведены описания отдельных стадий формирования растительного покрова при перемещении от центра извержения к его периферии, к частям плато с сохранившимся растительным покровом.

Наибольшие площади на высотах от 600–750 м над ур. моря, в осевой части плато Толбачинский дол, на расстоянии 3–7 км от Северного прорыва заняты крайне разреженным растительным покровом с преобладанием пионерных мхов и лишайников и единичными особями пионерных видов сосудистых. На открытых участках с постоянно переносимой по поверхности тефрой формируются **несомкнутые моховые группировки** (Приложение, табл. 15). Общее проективное покрытие их не более 12%. Здесь могут существовать лишь виды, приспособленные к постоянно перемещающемуся субстрату. Из сосудистых единично встречаются пионерные травы *Poa malacantha* и *Ermania parryoides* (ОПП менее 1%). Всходы древесных растений встречаются очень редко. Нами были отмечены единичные угнетенные экземпляры кедрового стланика, ивы Бебба и тополя в возрасте не более 10 лет. Проективное покрытие мхов в среднем 1%, постоянно присутствуют *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*, которые прикрепляются ризоидами к частицам шлака и переносятся вместе с ними. В таких местообитаниях лишайники встречаются редко. На участках с менее подвижным субстратом покрытие трав увеличивается (до 2–3%), сомкнутый растительный покров здесь представлен **несомкнутыми травяными группировками** (Приложение, табл. 16), образованными отдельными особями и синузиями *Leymus interior*, *Ermania parryoides*, *Papaver microcarpum*, *Poa malacantha*, *Eritrichium sericeum* и др. На пробной площади встречается от 1 до 8 видов, в среднем 5. Состав мхов остается прежним, лишайники практически отсутствуют. На наиболее пологих участках шлаковых полей обилен волоснец, формируются сообщества асс. ***Leymetum interioris*** с проективным покрытием до 10%. На пологих участках, где произошло закрепление шлака, могут формироваться сомкнутые (ОПП 60–70%) моховые сообщества с преобладанием *Niphotrichum canescens*. Доля участия лишайников в растительном покрове увеличивается на участках, где имеется неподвижный, доступный для заселения субстрат:

древесная кора, ветки, древесина. Это, как правило, местообитания на месте засыпанных пеплом лесных сообществ и зарослей стлаников, сухие стволы и ветви которых выходят на поверхность. Здесь формируются **несомкнутые мохово-лишайниковые группировки** (Приложение, табл. 15). Среднее проективное покрытие лишайников 7%, мхов 4%. Среди лишайников константны *Trapeliopsis granulosa*, *Stereocaulon glareosum* и бокальчатые лишайники рода *Cladonia*. Среди мхов — *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*. Сосудистые растения встречаются редко, единично отмечены *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Poa malacantha* и *Ermania parryoides*. Изредка встречается возобновление кустарников *Salix pulchra*, *Spiraea beauverdiana*, *Pinus pumila* и тополя, поселившихся здесь не более 5 лет назад.

На расстоянии 5–8 км от конуса СП, на засыпанных пеплопадами лавовых потоках, где мощность тефры меньше и на поверхности имеются выходы лавы, субстрат менее подвижен. Здесь формируется более сомкнутый растительный покров с большим видовым разнообразием. Он представлен **несомкнутыми травяными группировками** с общим проективным покрытием 5–10%. На пробной площади в среднем насчитывается 13 видов сосудистых растений, наиболее константны *Ermania parryoides*, *Papaver microcarpum*, *Stellaria eschscholtziana*, обильны *Chamerion angustifolium* и *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*. На выходах лавы часто встречаются *Saxifraga cherlerioides* и *S. funstonii*. Покрытие мхов и лишайников около 2%, среди мхов, кроме характерных видов шлаковых полей, константны также *Ceratodon purpureus* и *Bryum argenteum*. Среди лишайников — виды бокальчатых кладоний, *Stereocaulon condensatum* и *S. vesuvianum*. Местами встречаются всходы древесных растений, наиболее часто — ивы Бебба и тополя. Ближе к границе уцелевшей растительности увеличивается количество всходов кустарников и деревьев, здесь распространены **несомкнутые травяно-кустарниковые группировки** (Приложение, табл. 16) с покрытием кустарников до 10%. Возраст кустарников 3–10 лет, наиболее обильна *Salix bebbiana*, часто встречаются *S. idensis*, *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*. Нередко присутствуют всходы и подрост *Populus suaveolens* возраста до 5 лет. Среднее покрытие трав 10%, наиболее обильны *Chamerion angustifolium* и *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*.

Эти участки плато находятся на расстоянии 5–8 км от конусов СП и в 2 км от конуса ЮП, где выпало большое количество шлака (мощностью более 60–70 см), они удалены от участков уцелевшей растительности и менее доступны для заноса семян, поэтому начали заселяться деревьями и кустарниками лишь 5–10 лет назад. При приближении к участкам с сохранившимися источниками семян сомкнутость растительного покрова, видовое разнообразие и возраст деревьев и кустарников увеличиваются.

После завершения процессов переотложения пепла и шлака субстрат уплотняется либо закрепляется лишайниково-моховым покровом и корнями трав. При наличии поблизости источников семян наряду с травянистыми растениями начинают поселяться деревья и кустарники. Формируются **несомкнутые кустар-**

никовые группировки, которые в зависимости от состава могут быть отнесены к **несомкнутым лишайниково-кустарниковым, мохово-кустарниковым** либо **травяно-кустарниковым группировкам** (Приложение, табл. 16). Проективное покрытие кустарников на таких участках в среднем 3%, состав группировок разный, наиболее часто встречается *Salix bebbiana*, менее постоянны стланики — *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*. Встречается и кустарниковая форма тополя, характерная для незакрепленных субстратов с постоянным переносом шлака. Часто присутствуют подрост тополя в возрасте до 10 лет и всходы кедрового стланика. В наиболее защищенных от ветровой и водной эрозии условиях покрытие кустарников достигает 10%, а трав — 15%, видовое богатство сосудистых — 22 вида на пробную площадь. Из трав константны *Chamerion angustifolium*, *Papaver microcarpum*, *Saxifraga cherlerioides* и *Ermania parryoides*. Среди мхов и лишайников преобладают пионерные виды, характерные для шлаковых полей.

На высотах более 650 м над ур. моря, где возобновление деревьев затруднено, через 25 лет после поселения стлаников формируются **несомкнутые травяно-кедровостланиковые** и **травяно-ольховниковые группировки** с единичным участием *Populus suaveolens* и *Sorbus sibirica* (Приложение, табл. 16). В понижениях и на пологих участках, где перемещение субстрата прекратилось вскоре после извержения, за 30 лет сформировались сомкнутые сообщества ольхового стланика с участием тополя, березы каменной и древовидных ив (асс. *Alnetum kamtschaticae oligoherbosum* — ольховник редкотравный, варианты var. *betuletosum ermanii*, var. *populetosum suaveolentis*, var. *salicetosum udensis*).

На высотах до 500 м над ур. моря деревья начинают преобладать в растительном покрове через 10–15 (20) лет после появления первых всходов (при достаточном заносе семян). Формируются **несомкнутые древесные группировки**. Наиболее активно, по сравнению с другими древесными породами, рыхлые пирокластические отложения заселяет тополь душистый. Легкие семена тополя способны переноситься на далекие расстояния, а холодостойкость, быстрый рост и чрезвычайно протяженная поверхностная корневая система позволяют ему легко осваивать обширные территории на рыхлых вулканических отложениях. Всходы тополя способны закрепляться на подвижном субстрате, они довольно устойчивы к повреждениям, наносимым перемещающимися частицами шлака и пепла. В местообитаниях с подвижным субстратом, где произошло поселение тополя, уже через 10 лет формируются **несомкнутые мохово-тополевые** и **травяно-тополевые группировки** с сомкнутостью крон до 0,1 и крайне разреженным и бедным покровом трав, мхов и лишайников (общее покрытие 5–10%) (Приложение, табл. 17). Из травянистых растений с высоким постоянством встречается иванчай, а мохообразные и лишайники представлены комплексом пионерных видов шлаковых полей. На участках со слабоподвижной тефрой через 10–15 лет после поселения тополя и кустарников формируются **несомкнутые кустарниково-тополевые группировки** (Приложение, табл. 17). Сомкнутость древостоя здесь менее 0,1. Кроме тополя в незначительном количестве иногда присутствуют ли-

ственница и другие породы. Подрост тополя обильный (в среднем 700 экз./га), часто встречается также подрост кедрового и ольхового стлаников и лиственницы. Кустарниковый ярус не сформирован (сомкнутость менее 0,1), его видовой состав непостоянен. Наиболее часто встречается *Pinus pumila*, реже *Alnus fruticosa*, *Salix bebbiana*, *Spiraea beauverdiana*. Видовой состав сосудистых в подобных местообитаниях довольно богатый — до 24 видов на пробную площадь (в среднем 15). При значительном участии стлаников в растительном покрове формируются **несомкнутые ольховниково-тополевые и кедровостланиково-тополевые группировки** (Приложение, табл. 17).

На расстоянии не более 1,5 км от границы уцелевшей растительности за 30–35 лет образуются тополевые редколесья (сомкнутость древостоя 0,1–0,2): асс. *Subpopuletum suaveolentis oligoherbosum* — тополевое редколесье редкотравное (вар. *leymosum interiori*, *fruticosum*, *variobryosum* и *lichenosum*). При наличии поблизости уцелевших лиственничных древостоев за 15–20 лет формируются **несомкнутые древесные группировки** с участием лиственницы (Приложение, табл. 17), которые уже через 15 лет после извержения были представлены лиственничными редколесьями редкотравными и ольховниковыми: асс. *Sublaricetum oligoherbosum* и асс. *Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae*. При наличии заноса семян березы каменной за 30–35 лет на пирокластических отложениях образуются каменноберезовые редколесья ольховниковые: асс. *Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae*, вар. *oligoherbosum* — редкотравный.

Наиболее важными факторами, регулирующими процессы первичных сукцессий на рыхлых пирокластических отложениях, являются степень подвижности субстрата (связанная с мощностью слоя свежей тефры) и расстояние до ближайших источников семян. В местообитаниях, где продолжают процессы переноса и переотложения тефры, растительный покров чрезвычайно разрежен, а видовой состав сильно обеднен. Здесь способны произрастать лишь виды, приспособленные к произрастанию на подвижном субстрате: розеточные травы (*Ermania parryoides*, *Papaver microcarpum*, *Eritrichium sericeum*, *Stellaria eschscholtziana* и др.), длиннокорневищные злаки (*Leymus interior*, *Poa malacantha*) и пионерные виды мхов (*Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*). Несомкнутые моховые и травяные группировки в таких местообитаниях могут сохраняться на протяжении столетий. В местообитаниях с закрепленным субстратом, где имеется возможность для укоренения растений, темп и характер сукцессий будет определяться скоростью поступления семян и локальными микроклиматическими условиями (высота над уровнем моря, положение в рельефе, ветровой и снеговой режим и т.п.). При наличии поблизости источников семян (в пределах 1,5 км) относительно сомкнутые тополевые (реже лиственничные или каменноберезовые) сообщества способны сформироваться за 30–35 лет. Однако с повышением высоты над уровнем моря и при удалении от границ сохранившейся растительности скорость сукцессий значительно замедляется.

На основе выявленных закономерностей построена схема первичных сукцессий на рыхлых вулканогенных отложениях (рис. 33). Схема отражает наиболее вероятную последовательность стадий развития растительного покрова на шлаково-пепловых отложениях в условиях лесного пояса плато Толбачинский дол. Последовательность и продолжительность каждой стадии оценивали экспертно, с использованием геоботанических описаний, выполненных в пространственных рядах на территориях с полностью уничтоженным растительным покровом, а также на основании анализа возрастной структуры древостоев. Кроме того, учитывали имеющиеся данные об особенностях биологии и экологии видов, а также динамический статус ценозообразователей. Для оценки длительности сукцессий была также использована ретроспективная карта растительности ключевого участка плато Толбачинский дол до извержения (по состоянию на 1971 г.) (см. вкладку).

На схеме указана примерная продолжительность стадий сукцессии для местообитаний с благоприятными условиями для развития растений (пологий ре-



Рис. 33. Схема первичных сукцессий в лесном поясе на рыхлых пирокластических отложениях.

льеф, закрепленный субстрат, близость источников семян). Так, при благоприятных условиях в течение первых нескольких лет после извержения происходит закрепление рыхлого субстрата и формирование разреженных группировок мхов (*Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*) и травянистых растений (*Leymus interior*, *Ermania parryoides*, *Papaver microcarpum*, *Poa malacantha*, *Eritrichium sericeum*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*). В зависимости от особенностей микрорельефа через 5–10 лет после извержения на тефре формируются сообщества асс. *Leymetum interioris* либо асс. *Racomitriosum canescens*, а также **несомкнутые мохово-лишайниковые группировки** (*Trapeliopsis granulosa*, *Stereocaulon glareosum*, *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*), которые вскоре сменяются несомкнутыми кустарниковыми (*Salix bebbiana*, *Salix pulchra*, *Salix udensis*, *Spiraea beauverdiana*) и стланиковыми (*Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*) группировками. При дальнейшем развитии стланиковых группировок в течение 30–50 лет после закрепления рыхлого субстрата образуются сомкнутые сообщества *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*, которые длительное время будут ингибировать развитие лесной растительности.

При наличии источников семян **несомкнутые кустарниковые группировки** в течение 5–10 лет сменяются древесными группировками (*Populus suaveolens*, реже *Larix cajanderi* и *Betula ermanii*), и уже через 30–50 лет после извержения на ювенильном субстрате могут сформироваться тополевые, лиственничные и каменноберезовые редколесья (редкомоховые, редкотравные и ольховниковые). Лиственничные леса, сходные по составу и структуре с лесами Ушковского дола, сформируются не ранее чем через 300–500 лет после извержения, а каменноберезовые леса и лиственничные редколесья — не ранее, чем через 150–200 лет.

Наша оценка длительности сукцессий в целом согласуется с данными С.Ю. Гришина и Р. дель-Морала (Grishin, del Moral, 1996), которые оценивают время формирования климаксовой лесной растительности на тефре БТТИ в 500 лет. В то же время длительность сукцессий на обширных шлаковых полях вулкана Ксудач (Южная Камчатка) оценивается этими авторами в 2000 лет. Несомненно, большое значение для формирования растительного покрова имеет мощность отложений и размеры покрытой ими территории. Наши исследования (Кораблёв, 2011) показали, что до БТТИ значительная часть территории плато Толбачинский дол (свыше 100 км²) была занята несомкнутым растительным покровом, который образовался на шлаково-пепловых отложениях возраста 1100–1200 лет. Учитывая, что большая часть территории плато, перекрытой шлаково-пепловым чехлом, находится на высотах более 600 м над ур. моря, а эрозионные процессы на рыхлых субстратах прекратятся еще не скоро, можно полагать, что значительные площади шлаково-пепловых полей Толбачинского дола еще, как минимум, несколько столетий будут заняты несомкнутыми растительными группировками, волоснецовыми и мохово-лишайниковыми сообществами. При новых извержениях ход сукцессий будет прерываться, и они будут «отодвигаться» на более ранние стадии.

5.5. Восстановительные сукцессии на разновозрастных вулканогенных субстратах

С целью исследования восстановительных сукцессий на плато Толбачинский дол нами был изучен растительный покров на лавовых потоках разного возраста на высотах от 450 до 900 м над ур. моря. На основании данных 101 описания пробных площадей, а также карты растительности плато 1971 г. (см. вкладку), составленной на основании дешифрирования материалов аэрофотосъемки до извержения, нами были установлены исходные сообщества, нарушенные во время Большого трещинного Толбачинского извержения (БТТИ), и прослежены темпы и направления восстановительной динамики лесной растительности. Был обследован растительный покров 5 возрастных групп и 15 лавовых потоков: **I группа** — 7500–10000 лет (лавовые поля конусов Бубочка (Владимира), Лесная), **II группа** — 2000–7500 лет (лавовые поля конусов Бурая, Сосед, Цепочка), **III группа** — 1500–2000 лет (поле Магуськина, поле Веснушки, лавы конусов Пра-Высокая, Лагерный, Засыпанные), **IV группа** — 1000–1500 лет (лавовые потоки конусов Клешня, Каменистая, Алайд), **V группа** — менее 1000 лет (лавы конусов Высокая и Звезда). Лавовые потоки разного возраста различаются по составу и набору динамических стадий растительных сообществ и группировок, сформировавшихся на них до извержения 1975–1976 гг. После извержения в результате аэрального шлако-пеплопада территория оказалась в разной степени засыпана тефрой. Изопахиты (изолинии мощности тефры) Северного прорыва (СП) представляют собой овал, вытянутый с северо-запада на юго-восток (Большое трещинное..., 1984). Слой тефры мощностью более 50 см выпал на расстоянии 4–4,5 км от СП в направлении юго-запад–северо-восток и на расстоянии 5–7,5 км в направлении северо-запад–юго-восток. Изопахита 20 см проходит соответственно на расстоянии 6–7 и 11–12 км. Растительность лавовых потоков, рассредоточенных по всему Толбачинскому долу, периодически подвергается различной степени нарушениям от происходящих на плато извержений. Вследствие этого в разных частях дола на сходных по возрасту потоках сформировался несколько различный растительный покров, который неодинаково был нарушен во время последнего извержения 1975–1976 гг. Это существенно усложнило горизонтальную структуру растительного покрова, распределение растительности по поверхности плато и общую картину восстановительных сукцессий.

Для определения степени и направления воздействия факторов окружающей среды на состав и структуру растительных сообществ, восстанавливающихся после вулканогенного нарушения 1975–1976 гг., мы выполнили ординацию описаний по методу NMDS в программе **R** (Oksanen, 2013). NMDS выполнено в четырех измерениях. При вычислении ординационных расстояний был использован коэффициент сходства Брея-Кёртиса. Коэффициенты детерминации различных факторов с ординацией сообществ приведены в табл. 18.

Таблица 18

Корреляция характеристик местообитаний с распределением сообществ в ординационном пространстве NMDS

Характеристики местообитаний	R^2	α
Мощность слоя тефры БТТИ	0,5167	0,000999 ***
Высота над уровнем моря	0,5047	0,000999 ***
Возраст лав	0,4638	0,000999 ***
Мощность ППЧ	0,2374	0,000999 ***
Уклон поверхности	0,1248	0,010989 *

Примечание: R^2 — коэффициент детерминации, рассчитываемый в **R** 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; α — уровень значимости, отмечены 0 — ***; 0,001 — **; 0,01 — *.

Состав и структура растительного покрова на разновозрастных лавовых потоках Толбачинского дола более всего скоррелированы с мощностью слоя тефры БТТИ ($R^2 = 0,52$), которая в некоторой степени отражает степень нарушенности растительных сообществ во время извержения 1975–1976 гг. По нашему мнению, большое значение при восстановлении сообществ имеет степень их нарушенности последним извержением, но мы не имеем возможности измерить этот фактор напрямую. Косвенным выражением нарушенности является толщина слоя свежей тефры, под которой была погребена растительность после извержения. Однако состояние фитоценозов после извержения определялось не только мощностью шлаково-пепловых отложений, но и другими факторами: наличием осадков во время основного пеплопада (атмосферные осадки способствуют цементированию пеплов, которые, оседая на листья деревьев, вызывали преждевременное опадение листьев и облом ветвей) (Манько, Сидельников, 1989); вторичными эоловыми процессами переноса пирокластики; условиями миграции химических элементов и соединений, которые зависят от рельефа подстилающей породы и локальных гидрологических условий экотопа (Быкасов, 1981) и др. От мощности отложений тефры также зависит способность растений нижних ярусов растительности к вегетативному возобновлению от погребенных органов (del Moral, Clampitt, 1985) и доступность погребенной почвы для корней. Определенная корреляция состава и структуры сообществ наблюдается с их положением относительно высоты над уровнем моря ($R^2 = 0,50$) и в меньшей степени с возрастом подстилающих лавовых потоков ($R^2=0,46$). В целом ординация восстанавливающихся после БТТИ сообществ показывает низкие коэффициенты детерминации с рассматриваемыми факторами. Во многом это связано со сложным характером процессов восстановления растительности на Толбачинском доле. Они определяются целым комплексом различных факторов, некоторые из них не были учтены нами, как, например, характер окружающей растительности, наличие источников обсеменения, микрорефугиумов и др.

По результатам NMDS в программе **R** были построены ординационные диаграммы по видам (рис. 34а, б) и по сообществам (цв. вкл., рис. 55а, б). На диаграммах коэффициент детерминации с составом и структурой сообществ для изолиний высоты над уровнем моря составил 0,43, для возраста подстилающих лавовых потоков — 0,40, для толщины слоя тефры БТТИ — 0,30.

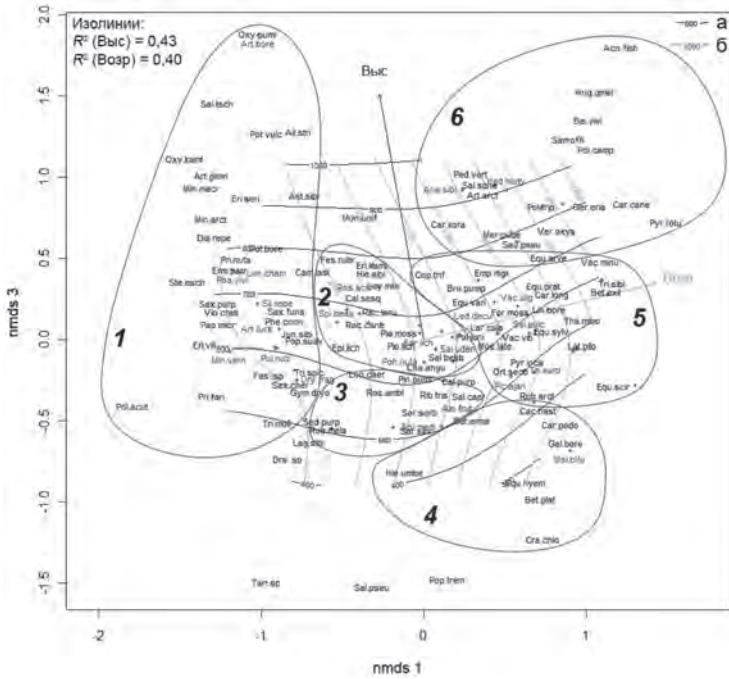
На диаграммах (рис. 34а, б) выделяются некоторые экологические группы видов, обособленные в ординационном пространстве. Комплекс раннесукцессионных видов, распространенных на шлаковых полях (группа 1), приурочен к экотопам с малым возрастом подстилающих лав. В верхней части группы размещаются тундровые пионерные виды — *Oxytropis pumilio*, *O. kamtschatica*, *Artemisia borealis*, *A. glomerata*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *Eritrichium sericeum*, *Dianthus repens* и др. В нижней части — виды, обычные для экотопов с большой мощностью шлаково-пеплового чехла, такие как *Eritrichium villosum*, *Minuartia verna*, *Papaver microcarpum*, *Artemisia furcata*, *Silene repens* и *Populus suaveolens*.

В центральной части диаграммы расположен комплекс пионерных видов (группа 2), обычных для вулканогенных местообитаний. Они характеризуются высокой константностью и присутствуют как в сильно нарушенных экотопах, так и в слабо нарушенных фитоценозах (по локальным нарушениям). Из них наиболее характерны *Salix bebbiana*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea*, *Leymus interior*, *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum* и др. Виды деревьев и кустарников шлаковых полей (группа 3) достаточно плотно сгруппированы в центре диаграммы, что можно объяснить их частой встречаемостью, а также тем, что они могут быть менее избирательны к экотопам, чем другие виды.

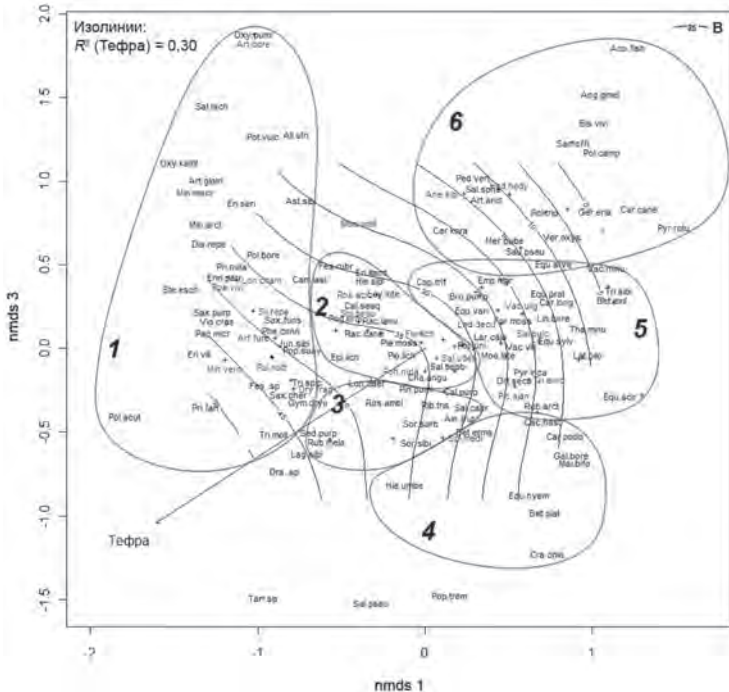
Интересно, что при ординации на диаграмме наблюдается разделение мезофитных видов лиственных и хвойных лесов. Виды березовых лесов (группа 4) распространены на достаточно старых лавовых потоках и вне голоценовых потоков в нижней части лесного пояса в местообитаниях, относительно слабо нарушенных последним извержением, при небольшой мощности отложений свежей тефры. Виды лиственных лесов (группа 5) также приурочены к слабонарушенным местообитаниям на старых лавовых потоках, но обильны в пределах всего лесного пояса, чем объясняется их центральное положение в высотном градиенте. Комплекс видов мезофильного разнотравья (группа 6) занимает обособленное положение на ординационном пространстве диаграммы и характерен для более зрелых в сукцессионном отношении сообществ, произрастающих в местообитаниях на более старых лавовых потоках и вне их. Вероятно, эти виды наименее устойчивы к вулканогенным нарушениям и встречаются в местообитаниях с минимальным слоем свежего шлака.

Ординационные диаграммы, построенные по основным формациям и типам растительности Толбачинского дола, приведены на цв. вкл., рис. 55а и 55б. Лиственные леса и редколесья являются наиболее распространенными формациями в лесном поясе плато Толбачинский дол (см. вкладку). В координатной плоскости диаграмм они сильно разбросаны, однако обращает на себя внимание

а



б



то, что по сравнению с тополевыми редколесьями лиственничные сообщества тяготеют к местообитаниям с бóльшим возрастом подстилающих пород и меньшей мощностью отложений свежей тефры. Топелевые редколесья, напротив, характерны для экотопов с меньшим возрастом лавовых потоков и большей мощностью слоя тефры БТТИ. Ельник на Толбачинском долу нами был описан единично, и, как показывают диаграммы, он сформировался на старом лавовом потоке в местообитании, слабо нарушенном последним извержением. Каменноберезовые сообщества встречаются и в сильно нарушенных местообитаниях на молодых лавовых потоках, однако бóльшая их доля смещена к правой части диаграмм, что показывает их приуроченность к более старым лавовым потокам, не столь нарушенным последним извержением. Белоберезняки распространены в нижней части лесного пояса и были описаны нами лишь рядом с лавовыми потоками Толбачинского дола в нижней его части. Осина слабо представлена на лавовых потоках Толбачинского дола, встречается единично, лишь изредка образуя сомкнутые сообщества в нарушенных местообитаниях на молодых и средневозрастных лавовых потоках в нижней части лесного пояса. Сообщества и серийные группировки кустарников, кедрового и ольхового стлаников занимают промежуточное положение на ординационных диаграммах между сильно и слабо нарушенными экотопами.

Исходя из приведенного NMDS-анализа, можно заключить, что основными факторами, определяющими состав и структуру растительного покрова, восстанавливающегося после БТТИ, являются мощность слоя тефры последнего извержения, высота над уровнем моря, а также возраст подстилающих лавовых потоков. Однако, в отличие от рассмотренных выше первичных сукцессий, механизм вторичных сукцессий намного сложнее, поскольку, кроме прямых экологических факторов окружающей среды, большую роль в них играют также ценотические отношения между видами, устойчивость отдельных видов и фитоценозов к вулканогенным нарушениям, наличие доступных банков семян в почве и т.п.

Рис. 34. Ординационная диаграмма NMDS по видам.

а — с изолиниями высоты над уровнем моря и возраста лавовых потоков, *б* — с изолиниями толщины слоя тефры БТТИ.

а — изогипсы (изолинии высоты над уровнем моря), проведены через каждые 100 м; *б* — изохроны (изолинии возраста лавовых потоков), проведены через каждые 1000 лет; *в* — изопохиты (изолинии мощности слоя тефры БТТИ), проведены через каждые 5 см. *Стрелками* показаны векторы экологических факторов: *Выс* — высота над уровнем моря, м; *Возр* — возраст лавовых потоков, лет; *Тэфра* — толщина слоя тефры БТТИ, см.

Эллипсами выделены экологические группы видов: *1* — раннесукцессионные виды шлаковых полей, *2* — пионерные виды, *3* — деревья и кустарники шлаковых полей, *4* — мезофильные виды лиственных лесов, *5* — мезофильные виды хвойных лесов, *6* — виды мезофильного разнотравья.

R^2 — коэффициент детерминации, вычисленный для изолиний выбранных экологических факторов.

Для лучшего понимания механизма восстановительных смен в растительном покрове Толбачинского дола мы подробно остановимся на отдельных растительных сообществах в пределах каждого изученного лавового потока и рассмотрим их реакцию на вулканогенные нарушения, темпы их восстановления и направленные сукцессий.

Молодые лавовые потоки V группы — менее 1000 лет

Растительный покров на лавовых потоках конусов Звезда (рис. 26) и Высокая (рис. 27) до извержения представлял собой сочетания *несомкнутых мохово-лишайниковых группировок* (Приложение, табл. 15) с незначительным участием трав на лавовых грядках и каменных россыпях и *несомкнутых кедровостланниковых группировок* (Приложение, табл. 16) в понижениях потоков с единичными деревьями лиственницы и реже березы каменной на лавах Высокой. В результате пеплопада 1975 г. в радиусе 8 км на рассматриваемых лавовых потоках погиб весь кедровый стланик и была уничтожена большая часть кустарников, трав, мохообразных и лишайников. Уцелели лишь растения, произраставшие под защитой лавовых останцов (в своеобразных рефугиумах). После БТТИ лавовые потоки с единично выжившими растениями выглядели безжизненными. Однако вскоре ювенильный субстрат стали заселять растения. Почти сразу после отложения тефры лавовые потоки начали осваивать виды древесных растений, семена которых легко переносятся ветром — тополь, ивы, ольховый стланик. Семена лиственницы разносились из уцелевших лиственничных сообществ, прилегающих к потокам (в «окнах» между лавовыми потоками нередко встречаются группы живых лиственниц).

В течение 30–35 лет на большей части лавового потока Звезды, где во время БТТИ выпало примерно от 15 до 40 см тефры, сформировались *несомкнутые кустарниково-тополевые группировки* (цв. вкл., рис. 47), на более нарушенных участках — *несомкнутые мохово-тополевые группировки* (Приложение, табл. 17). Возраст деревьев здесь 20–25 лет, сомкнутость полога до 0,1, средняя плотность деревьев 150 экз./га, но может достигать 250 экз./га. Также могут присутствовать деревья лиственницы, осины, ив козьей и Бебба, берез каменной и белой. Ближе к стенам лиственничного леса доля участия лиственницы закономерно увеличивается и формируются *несомкнутые кустарниково-лиственничные группировки* (Приложение, табл. 17). Среднее количество подроста и возобновления 250 экз./га, наиболее обилён подрост тополя и кедрового стланика (возраст 15–16 лет), также часто встречаются всходы ив и лиственницы. Из кустарников отмечены *Spiraea beauverdiana*, *Ribes triste*, *Salix pulchra*. Общее покрытие трав не превышает 1%, на пробной площади в среднем встречаются 7–8 видов сосудистых, из них константны *Chamerion angustifolium*, *Poa malacantha*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, часто встречается *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, переживший пеплопад. На лавовых останцах константны *Saxifraga cherlerioides*, *Dryopteris fragrans*. Мохово-лишайниковый ярус разрежен (покры-

тие не более 5–10%), обильны пионерные мхи *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Pogonatum urnigerum*. Для выходов лав характерны эпилиты: *Arctoa fulvella*, *Andraea rupestris*, *Grimmia longirostris*.

На лавовом потоке Высокой, на высотах 450–600 м над ур. моря, на месте погибших группировок кедрового стланика, где частично сохранился лишь кустарничковый ярус, формируются **несомкнутые травяно-тополевые группировки** (Приложение, табл. 17) сомкнутостью 0,1 с возрастом тополя до 20–25 лет и всходами стлаников и различных кустарников: *Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*, *S. udensis*, *Spiraea beauverdiana*, *Ribes triste*, *Juniperus sibirica* и др. Из видов старых сообществ местами сохранились лесные кустарнички: *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, реже *Vaccinium vitis-idaea*. На территориях с мощностью тефры 20–40 см при наличии отдельных выживших деревьев лиственницы и участка ольхового стланика формируются **несомкнутые ольховниково-лиственничные группировки** (Приложение, табл. 17) с тополем, реже рябиной и березой каменной в возрасте до 30 лет и сомкнутостью древесного полога не более 0,1. При дальнейшем развитии они образуют асс. ***Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae*** — лиственничные редколесья ольховниковые, которые мы рассматриваем как специфические вулканогенные сообщества. На высотах 400–500 м в ложбинах между лавовыми потоками отмечены молодые каменноберезовые редколесья (сомкнутость 0,1) с подлеском из ольхового стланика (*Alnus fruticosa*) и разреженным травяным покровом из *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Poa malacantha*, *Sedum purpureum*, *Cardaminopsis lyrata* и др. Уничтоженные каменноберезовые сообщества способны быстро восстанавливаться либо порослевым способом, либо за счет имеющегося банка семян в погребенном почвенном горизонте или в толще тефры. Так, в местообитании с 50-сантиметровым слоем тефры нами было описано 30-летнее сообщество асс. ***Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae*** — каменноберезовое редколесье ольховниковое (вар. *oligoherbosum* — редкотравный), восстановившееся на месте сходного по составу, но более старого сообщества. В таких молодняках имеется обильный подрост ольхового стланика и березы (около 1000 экз./га).

Растительный покров молодых лавовых потоков до 1975 г. в основном был представлен сильно **несомкнутыми кедровостланиковыми и мохово-лишайниковыми группировками** на лавах, деревья на потоках встречались редко. В настоящее время, через 35 лет после извержения, основную долю участия в растительном покрове лавовых потоков V возрастной группы составляют молодые **несомкнутые тополевые группировки** и тополевые, реже лиственничные редколесья. 950-летний лавовый поток конуса Высокая отличается от 270-летнего потока Звезды более сомкнутым растительным покровом при той же мощности пирокластических отложений БТТИ. Это объясняется тем, что на поле Высокой присутствовали отдельные фрагменты лиственничных сообществ, которые пережили пеплопад и явились источниками семян для освободившихся площадей лавовых потоков.

Средневозрастные лавовые потоки IV группы (1000–1500 лет)

Самый молодой лавовый поток этой возрастной группы — поток конуса Клешня, образовавшийся около 1100 лет назад (рис. 35). Конус Клешня излил наиболее протяженные лавовые потоки, спускающиеся с высоты 1500 м над ур. моря в лесной пояс как в западном, так и в восточном направлениях. До БТТИ 1975–1976 гг. растительность лавовых потоков в лесном поясе была представлена в основном *несомкнутыми кедровостланиковыми группировками*, образующими в депрессиях лавового потока сомкнутые сообщества кедрового стланика. На западном потоке Клешни встречались отдельные лиственницы, по краям лавового потока и в наиболее узких его участках формировались кедровостланиковые сообщества, а также лиственничные редколесья кедровостланиковые с участием березы каменной и реже тополя. На восточном потоке Клешни деревьев было меньше, их количество увеличивалось по мере приближения к стене леса.

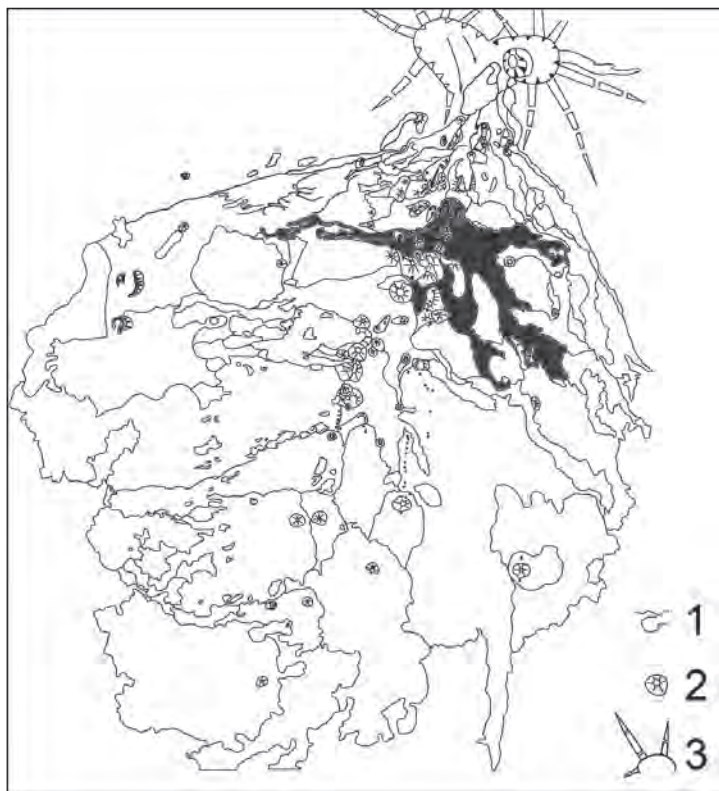


Рис. 35. Лавовый поток конуса Клешня на схеме лавовых потоков Толбачинского дола.

1 — границы лавовых потоков, 2 —шлаковые конусы, 3 — конусы стратовулканов Острога и Плоского Толбачиков.

В результате извержения СП шлаком были уничтожены береза и почти весь кедровый стланик, местами погибла лиственница, кустарниковый и травяно-кустарничковый покров частично сохранились на лавовых останцах и под защитой лавовых плит. В настоящее время в нижней части западного лавового потока Клешни на месте *несомкнутых кедровостланиковых группировок* формируются *несомкнутые травяно-кедровостланиковые* (Приложение, табл. 16), *травяно-тополевые* и *кустарниково-тополевые группировки* (Приложение, табл. 17) с единичными молодыми лиственницами (цв. вкл., рис. 48). Возраст деревьев не превышает 25–35 лет. Обычны всходы кедрового стланика, местами обилен подрост тополя. Из кустарников константен *Pinus pumila*, часто встречаются *Alnus fruticosa*, *Juniperus sibirica*, *Ribes triste*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*. Для травяно-кустарничкового яруса характерны *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris fragrans* и злаки — *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Leymus interior*, *Poa malacantha* и *Trisetum spicatum*. Местами сохранились кустарнички *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, которые выделяются сомкнутыми пятнами отдельных синузий среди пионерной растительности.

Ближе к краям потока, на участках с уцелевшим кедровым стлаником и единичными живыми лиственницами восстанавливаются сообщества асс. *Pinetum pumilae racomitriosum* — кедровостланик пионерномоховой (вар. *laricetosum cajanderi* — лиственничный). Возраст живого кедрового стланика составляет до 160 лет и более, лиственницы — до 200 лет. В таких сообществах обилен также ольховый стланик, который местами доминирует и образует сообщества асс. *Alnetum kamtschaticae oligoherbosum* — ольховник редкотравный (вар. *laricetosum cajanderi* — лиственничный). Количество и видовой состав всходов и подроста здесь богаче: часто присутствуют *Betula ermanii*, *Larix cajanderi*, *Sorbus sibirica*, *Populus suaveolens*, *Lonicera caerulea*, *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*. Количество подроста деревьев в среднем составляет 500 экз./га. Из кустарников обычны *Lonicera caerulea* и *Ribes triste*. Из видов, оставшихся от предыдущих сообществ, кроме кустарничков, отмеченных выше, встречается *Linnaea borealis*.

На языках лавового потока, спускающихся в лес (до 400 м над ур. моря), были описаны сообщества асс. *Laricetum oligoherbosum* — лиственничник редкотравный (вар. *lichenosum* — лишайниковый). Они сформировались на месте лиственничников голубичных с уцелевшим древостоем лиственницы со средним возрастом старшего поколения 50 лет. После извержения на свободном субстрате началось активное возобновление лиственницы и сформировался 2-й подъярус древесного яруса со средним возрастом деревьев 25 лет.

Каменноберезовые редколесья ольховниковые с полностью погибшим древостоем березы быстро восстанавливаются, и через 30 лет на их месте формируются каменноберезовые молодняки — аналоги прежних сообществ, но с обедненным видовым составом. В моховом ярусе обследованных сообществ практически нет видов лесных зеленых мхов, что объясняется их гибелью под воздействием пеплопадов.

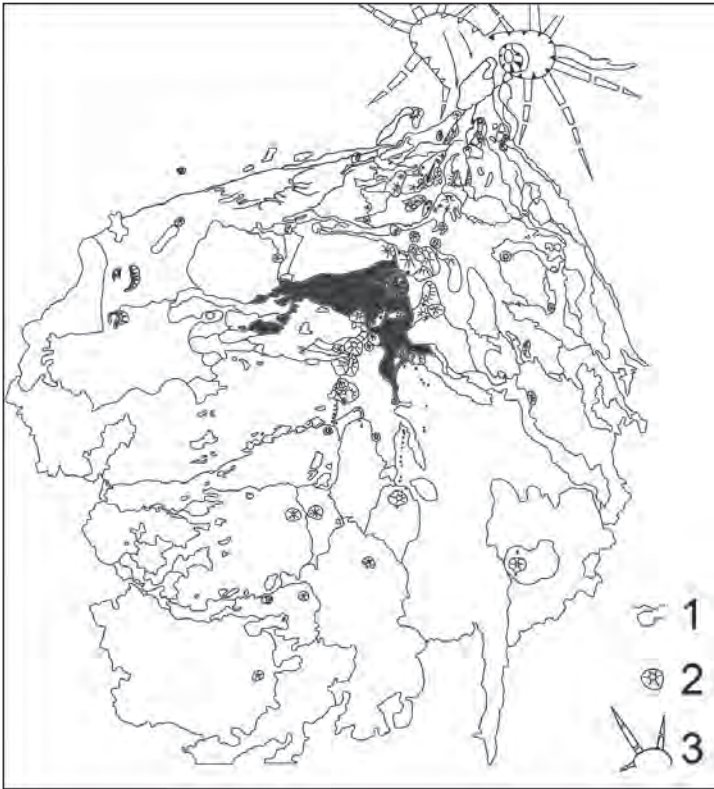


Рис. 36. Лавовый поток горы Алаид на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

Восточный лавовый поток Клеши (рис. 35) — более обширный по площади, нами он был обследован в верхней и средней его частях. На обследованных участках до извержения он был в меньшей степени покрыт растительностью, чем западный поток. После извержения на расстоянии до 8 км от конуса СП уцелели редкие кусты ольхового сланика и отдельные кустарнички. В настоящее время здесь формируются *несомкнутые травяно-кустарниковые, травяно-ольховниковые* и *кустарниково-лиственничные группировки* (Приложение, табл. 16, 17), реже сообщества ольховников редкотравных — асс. *Alnetum kamtschaticae oligo-herbosum*.

Большая часть поверхности лавового потока конуса Алаид (возраст около 1200 лет) (рис. 36) до извержения была покрыта *несомкнутыми кедровостланиковыми группировками* с единичными деревьями лиственницы, реже тополя и березы каменной. В ложбинах потока встречались кедровостланиковые сообщества, реже лиственничные редколесья кедровостланиковые. В нижних частях лавовых потоков количество деревьев увеличивалось, здесь произрастали *несомкнутые*

лиственничные и тополевые группировки. По краям лавовых потоков встречались лиственничные редколесья кедровостланиковые и каменноберезняки ольховниковые. В результате БТТИ поверхность потока оказалась перекрыта мощным слоем шлака толщиной более 50–60 см. В основном весь растительный покров потока был уничтожен, лишь кое-где в нижних частях потока уцелели единичные деревья тополя и отдельные кусты ольхового стланика. В настоящее время здесь распространены **несомкнутые ольховниково-тополевые группировки** (Приложение, табл. 17), а ближе к стене леса сформировались тополевые редколесья ольховниковые — асс. *Subpopuletum suaveolentis alnosum kamschaticaе*. Возраст выживших деревьев тополя до 50–70 лет, по количеству преобладает посткатастрофическое поколение деревьев 20–30-летнего возраста, поселившихся уже после извержения. В таких местообитаниях часто присутствует подрост тополя, ивы Бебба, березы каменной, обильны всходы ольхового стланика. Количество древесного подроста 100–500 экз./га. Местами встречаются выжившие кусты жимолости сизой и спиреи Бовера. Подчиненные ярусы сильно разрежены, ОПП не более 15%. Травяной ярус (до 5%) образован злаками (преобладают *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Poa malacantha*, участвуют *Trisetum spicatum*, *Festuca brevissima*) и *Chamerion angustifolium*; на тефре обильна *Saxifraga funstonii*. Моховой покров составляет до 10%, преобладают *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *Pogonatum urnigerum*. Мхи занимают открытые ровные участки, склоны и днища ложбин.

В депрессиях рельефа на краевых частях потока встречаются молодые каменноберезняки и каменноберезовые редколесья ольховниковые, относящиеся к редкотравному варианту, восстановившиеся на месте каменноберезовых редколесий ольховниковых с лиственницей и кедровым стлаником. Сомкнутость древесного полога до 0,6, сомкнутость стланика до 0,2. В сообществах обильны подрост и всходы березы, тополя и ивы удской (до 3 тыс. экз./га). Ольховый стланик в большинстве случаев пережил пеплопад. В подлеске часто встречаются молодые кусты *Salix pulchra*, *S. bebbiana*, *S. udensis*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*. На тефре развит моховой покров сомкнутостью до 50% с абсолютным доминированием *Niphotrichum canescens*.

На лавовом поле конуса Каменистая (возраст около 1300 лет) (рис. 28) на высотах 350–400 м над ур. моря идут восстановительные сукцессии растительности, нарушенной пеплопадом ЮП в 1976 г. До извержения в провалах и понижениях потока, а также на отдельных лавовых плитах произрастали сообщества асс. *Pinetum pumilae juniperosum* с единичным участием лиственницы и березы белой. Местами встречались сомкнутые лиственничники кедровостланиковые и багульниково-кедровостланиковые. На рассматриваемых участках мощность тефры БТТИ составляет от 20 до 40 см. В результате пеплопада погибла береза белая и большая часть кедрового стланика, были уничтожены либо сильно нарушены травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы, древесной лиственницы существенно не пострадал. В настоящее время наблюдается восстановление

нарушенных сообществ кедрового стланика, который разрастается от уцелевших куртин. Здесь формируются сообщества кедровостлаников пионерномоховых — асс. *Pinetum pumilae racomitriosum* (вар. *typicum* и *laricetosum cajanderi*). Отмечены единичные живые лиственницы возраста 170–180 лет. Часто встречаются кустарники *Juniperus sibirica*, *Spiraea beauverdiana* и *Alnus fruticosa* и подрост лиственницы и тополя. В травяно-кустарничковом ярусе сохранились *Dryopteris fragrans*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*. Мохообразные и лишайники выжили в защищенных участках на лавовых глыбах.

Лиственничные сообщества при мощности тефры до 30 см не подвергались сильному нарушению. В провалах потока нами встречены небольшие участки асс. *Laricetum cajanderi pumilae pinosum* и асс. *Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum*. От исходных сообществ они отличаются лишь меньшим проективным покрытием кедрового стланика, лесных кустарничков и мхов и участием в наземных ярусах растительности пионерных видов трав, мохообразных и лишайников.

На поле Каменистой описан также осинник ольховниковый — асс. *Popule-tum tremulae alnosum kamtschaticae* с участием лиственницы и с подлеском из ольховника и кедрового стланика сомкнутостью 0,3. До извержения на его месте был лиственничник с незначительным участием осины и подлеском из стлаников. Максимальный возраст осины составляет 60 лет, лиственницы 110 лет.

На рассмотренных лавовых потоках до БТТИ преобладали **несомкнутые кедровостланиковые группировки** с редкими деревьями лиственницы, и только на конечных языках лавовых потоков сомкнутость растительного покрова была более значительной. В настоящий момент, через 35 лет после извержения, в лесном поясе преобладают **несомкнутые древесные и стланиковые группировки**. На территориях с уничтоженным древесным ярусом часто встречается тополь, для участков с уцелевшими деревьями лиственницы характерны **несомкнутые лиственничные группировки**. Из стлаников наиболее распространена *Alnus fruticosa*. На месте каменноберезняков восстанавливаются молодые каменноберезовые леса и каменноберезовые редколесья ольховниковые. Ближе к краевым частям потоков сомкнутость растительного покрова увеличивается, формируются тополевые и лиственничные редколесья, встречаются сомкнутые лиственничники.

Старые лавовые потоки III группы (возраст 1500–2000 лет)

Лавовые потоки этой и старших возрастных групп в осевой части Толбачинского дола характеризуются наличием на их поверхности почвенно-пирокластического чехла (ППЧ) мощностью более 40 см, закономерно увеличивающегося с увеличением возраста потоков. Накопление ППЧ происходило в основном за счет мощных пачек тефры, выброшенных при наиболее крупных эксплозивных извержениях на Толбачинском доле: извержений конусов Пра-Высокая (примерно 1800 лет назад), Пельмень (1550 л.н.), Песчаные горки (1250 л.н.), Алайд (1200 л.н.), Клешня (1100 л.н.) и недавнего извержения Северного прорыва (35 л.н.) (Братце-

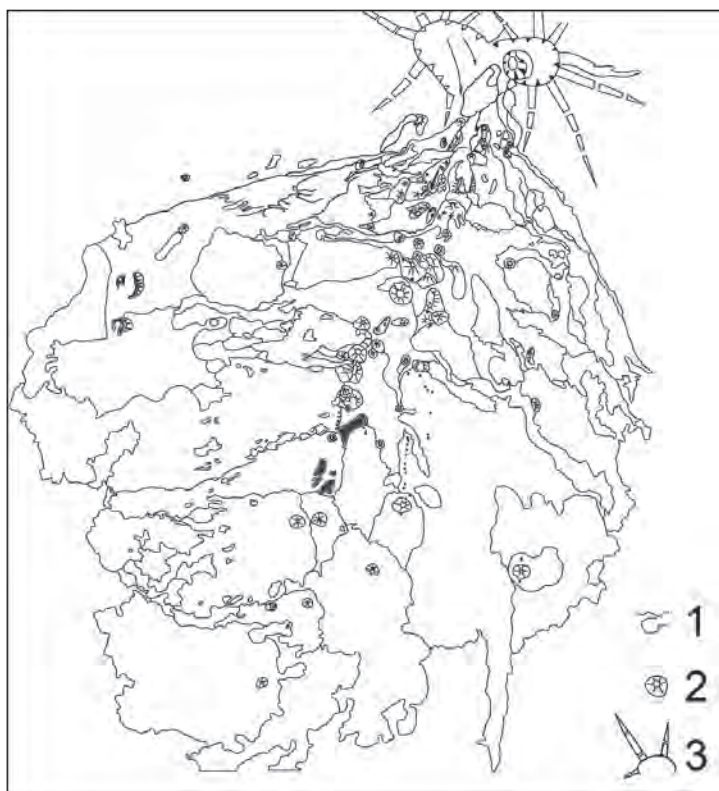


Рис. 37. Лавовый поток горы Лагерная на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

ва и др., 1984а). Почвенно-грунтовые условия на лавовых потоках с хорошо сформированным ППЧ не накладывают таких жестких ограничений на формирование растительного покрова, как на лавовых потоках с малым количеством пепла на их поверхности. В связи с этим представленная на них растительность в большей степени приближена к фоновой.

Наиболее молодой лавовый поток этой возрастной группы — поток горы Лагерная — образовался около 1550 лет назад (рис. 37). Его лавы почти полностью перекрыты лавовым потоком Звезды. Открытыми остались лишь отрезок протяженностью 1 км в верхней части потока и отдельные «окна» в лавах Звезды. В верхней части потока произрастали лиственничные леса и редколесья с подлеском из кедрового стланика, которые были полностью уничтожены пеплопадом в 1975 г. Сейчас там наблюдаются первичные сукцессии на рыхлых отложениях тефры. В «окнах» нами были описаны каменноберезняки кустарниково-разнотравные — асс. *Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum* (субасс. *oligoherbosum* — редко-

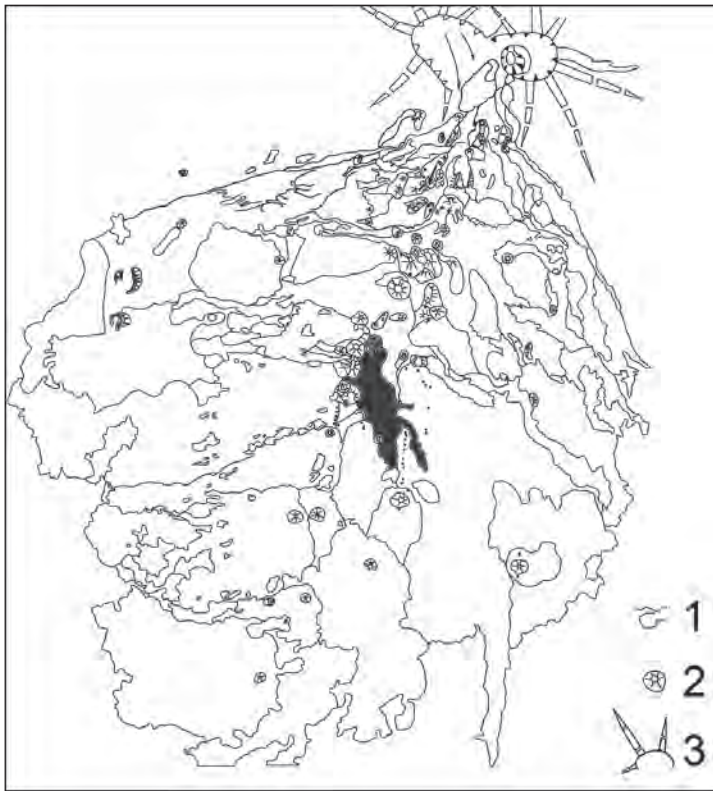


Рис. 38. Лавовый поток конусов Засыпанные на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

травная). До извержения здесь также произрастали каменноберезняки кустарниково-разнотравные, но относящиеся к другой субассоциации (субасс. *typicum*). Выпавший слой шлака (мощностью 15 см) несколько нарушил наземные ярусы растительности, снизив их проективное покрытие и уменьшив видовое богатство. Сомкнутость древостоя 0,8, средний возраст старшего поколения березы здесь 120 лет, присутствуют 20–30-летние экземпляры березы, возобновившиеся на свежем пепле. В древесном ярусе также присутствуют рябина и боярышник (*Crataegus chlorosarca*). Обилен подрост березы (400 экз./га). Травяно-кустарничковый ярус в сообществах субасс. *oligoherbosum* по сравнению с типичной субассоциацией (субасс. *typicum*) сильно разрежен (ОПП 20%), видовой состав обеднен. На пробной площади в среднем встречается 16 видов сосудистых. Мохово-лишайниковый ярус практически не выражен, что характерно для этой ассоциации.

Лавовый поток конусов Засыпанные (возраст около 1600 лет) (рис. 38) до извержения СП в верхней части был перекрыт мощными пирокластическими отложениями предыдущих извержений и до высоты примерно 550 м над ур. моря

растительный покров на нем был представлен *несомкнутыми травяными и мохово-лишайниковыми группировками* на тефре. Ниже по склону произрастали сообщества кедрового стланика и лиственничные редины и редколесья кедровостланиковые и кустарниково-разнотравные, еще ниже встречались сомкнутые лиственничники. В депрессиях рельефа произрастали каменноберезовые леса и редколесья ольховниковые.

Почти весь растительный покров на потоке был уничтожен во время извержения. На южной оконечности потока, где толщина свежей тефры составляет 60 см, выжили отдельные экземпляры лиственницы. На месте лиственничных редколесий кедровостланиковых в настоящее время формируются *несомкнутые кустарниково-лиственничные группировки* (Приложение, табл. 17) с редкими лиственницами в возрасте до 110 лет (цв. вкл., рис. 49). Из деревьев встречаются молодые экземпляры тополя, ивы Бебба и ивы козьей, сомкнутость полога менее 0,1. Присутствует редкий подрост тополя, лиственницы, кедрового стланика. Сомкнутость кустарников не превышает 0,1, часто встречаются *Pinus pumila*, *Lonicera caerulea*, *Spiraea media*, *Rosa amblyotis*.

Лавовое поле Пра-Высокой (возраст около 1800 лет) (рис. 39) сильно перекрыто лавами более поздних извержений и представлено небольшими участками в его верхней части, на западной оконечности (выходит из-под лав Высокой и Северного прорыва) и в «окнах» между лавами Звезды. До извержения на потоке Пра-Высокой произрастали лиственничные леса и редколесья кедровостланиковые, голубичные и кустарниково-разнотравные. В результате извержения СП в 1975 г. сообщества в верхней его части погибли, а близ окончания потока СП были сильно нарушены. Мощность свежей тефры на западной оконечности потока составляет 20 см. Здесь на месте лиственничника голубичного с подлеском из кедрового стланика сформировались лиственничники кустарниково-разнотравные — асс. *Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum* (вар. *uliginosi vac-cinosum*). Выжили лиственница и голубика, весь кедровый стланик погиб. После извержения на свободном субстрате разрослись кустарники *Rosa acicularis*, *Lonicera caerulea*, *Spiraea beauverdiana*, *Alnus fruticosa* и др. Сомкнутость подлеска составляет 0,5. В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 40%) кроме голубики обилен вейник Лангсдорфа. Мохово-лишайниковый ярус исходного сообщества погиб, в настоящее время формируется новый моховой ярус, образованный пионерными мхами, в основном *Polytrichum juniperinum* с незначительным участием *Pleurozium schreberi*.

Более открытое пеплопадам сообщество лиственничного редколесья кедровостланикового сомкнутостью 0,1 в «окне» лав Звезды при сходной мощности тефры пострадало в значительной степени больше. Большая часть стланика и травяно-кустарничкового яруса были уничтожены, полностью погиб мохово-лишайниковый покров. При изначальной сомкнутости кедрового стланика около 0,8 выжили лишь редкие его экземпляры в прикомлевой части деревьев. В настоящий момент сомкнутость кедрового стланика составляет 0,1–0,2, формируются

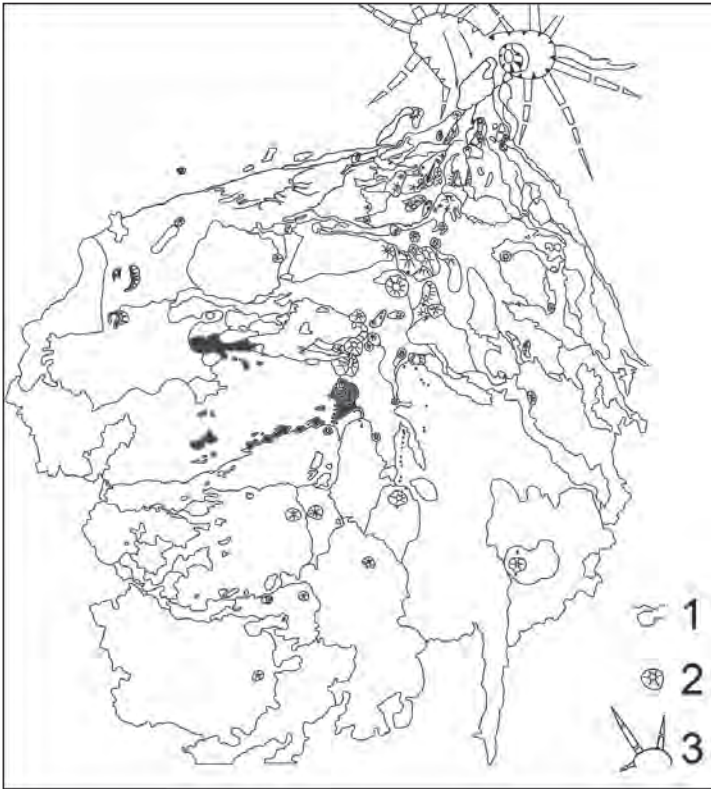


Рис. 39. Лавовый поток горы Пра-Высокая на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

несомкнутые кедростланиково-лиственничные группировки (Приложение, табл. 17), местами встречаются сообщества лиственничника кедростланикового. Часто встречается подрост и всходы лиственницы, ив козьей и Бебба, кедрового стланика. Из кустарников присутствуют ольховый стланик, можжевельник сибирский, спирея средняя и др. Из кустарничков выжила *Empetrum nigrum*, образующая одновидовые синузии на выходах лав и в защищенных местах, изредка встречаются другие лесные кустарнички.

Лавовое поле Магуськина (рис. 40) образовалось около 1900 лет назад в центральной части Толбачинского дола и затем неоднократно перекрывалось мощными пачками тефры извержений Песчаных гор, Алаида и Клешни. До 1975 г. оно представляло собой шлаковую равнину с разреженным растительным покровом из **несомкнутых моховых, травяных, реже кустарниковых группировок**. Лишь на редких выходах лав сформировались небольшие куртины кедрового стланика с единичными деревьями лиственницы и тополя. На западной оконечности поля Магуськина на отложениях тефры встречались небольшие участки тополевых

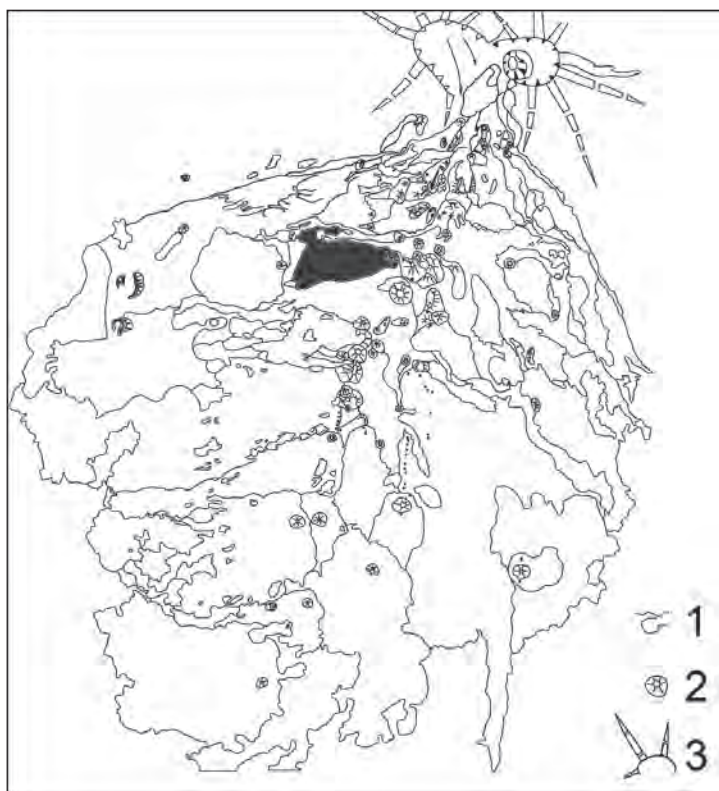


Рис. 40. Лавовое поле Магуськина на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

редколесий ольховниковых. В результате шлако-пеплопада 1975 г. практически весь растительный покров был уничтожен мощными отложениями пироклаستيку, выжили лишь отдельные тополя и ольховый стланник. На наиболее нарушенных территориях на месте тополевых редколесий ольховниковых формируются *несомкнутые травяно-тополевые группировки* (Приложение, табл. 17) и тополево-ольховые редколесья редкотравные — асс. *Subpopuletum suaveolentis oligoherbosum* (вар. *leymosum interiori, variobryosum*). Здесь выжил только тополь, возраст которого достигает 90–100 лет, сомкнутость полога не более 0,1. На голом шлаке единично отмечено редкое возобновление тополя, ивы Бейба, ивы удской, спиреи Бовера и рябинника рябинолистного. Травяной ярус сильно разрежен, ОПП не более 5–10%. Обильны *Leymus interior* и *Chamerion angustifolium*, часто встречаются злаки *Festuca altaica* и *Poa malacantha* и пионерные виды шлаковых полей, такие как *Ermania parryoides*, *Papaver microcarpum*, *Stellaria eschscholtziana*, *Minuartia arctica*, *M. verna* и др. Мохово-лишайниковый покров почти отсутствует, единично встречаются пионерные мхи, характерные для шлаковых полей.

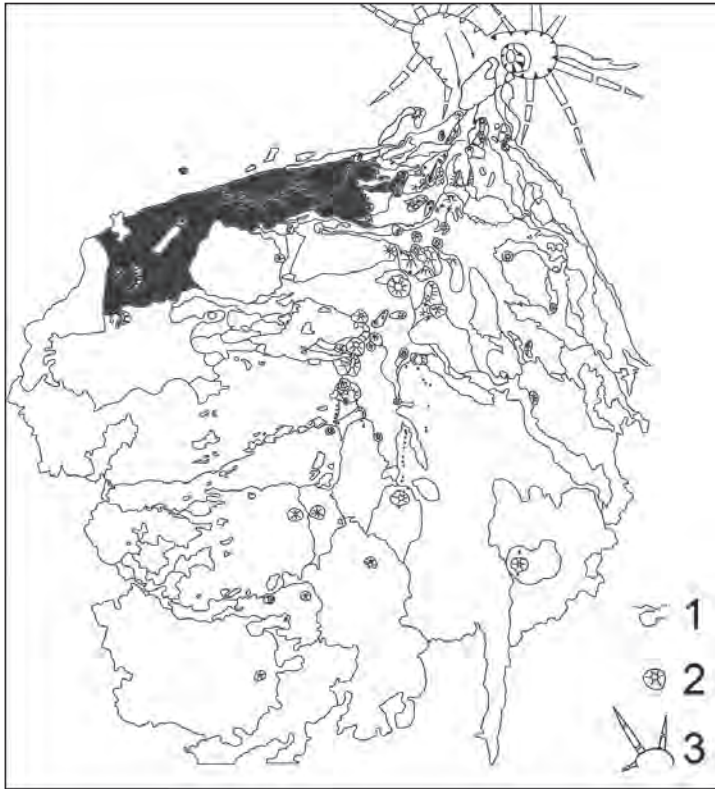


Рис. 41. Лавовое поле Веснушки на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

В менее нарушенных сообществах тополевых редколесий, где выжил ольховый стланик, формируются тополевые редколесья ольховниковые с сомкнутостью тополя не более 0,1 и сомкнутостью стланика до 0,2. Местами ольховый стланик разрастается, образуя сообщества асс. *Alnetum kamtschaticae oligoherbosum* — ольховник редкотравный (вар. *populetosum suaveolentis*) сомкнутостью до 0,8. В этих сообществах обильны подрост тополя и всходы ольхового стланика (до 3–5 тыс. экз./га). В целом видовой состав травяного яруса в этих сообществах почти не отличается. Мохово-лишайниковый ярус развит лучше и местами образует хорошо сомкнутый покров с ОПП до 70%, доминирует *Niphotrichum canescens*.

Лавовое поле Веснушки (рис. 41) находится в северной части Толбачинского дола и представлено лавовыми потоками разных извержений, объединенных общим названием Веснушки. Извержения происходили 1500–2500 лет назад, большинство лавовых потоков относится к III возрастной группе, некоторые старше. Разделение поля Веснушки на отдельные потоки О.А. Брайцевой с соавт. (1984а) не было произведено, мы, вслед за этими авторами, также будем рассматривать

это поле как единое образование и условно примем возраст лавового поля в 1950 лет. До БТТИ на высотах 850–980 м над ур. моря здесь росли сообщества кедрового, реже ольхового стланика с единичными деревьями лиственницы и березы каменной, местами образующими редколесья. В южной части лавового поля Веснушки на высотах 450–850 м над ур. моря сформировались лиственничные редколесья кедровостланиковые и лиственничники голубичные. Восточная часть поля Веснушки, ближе к юго-западному склону вулкана Острый Толбачик, в основном была занята массивами каменноберезняков и каменноберезовых редколесий ольховниковых и кустарниково-разнотравных, в сочетании с ольховниками вейниковыми и разнотравными сообществами с участием кустарников. Во время извержения СП в 1975 г. растительный покров этой территории сильно пострадал. Даже при сравнительно небольшой мощности тефры (20–30 см) наблюдалась гибель лиственницы, березы и большей части подчиненных ярусов растительных сообществ. Данное явление объяснить сложно, возможно, оно связано с кислотными дождями во время пеплопада, когда осадки, проходившие через пеплово-газовое облако, сильно насыщались кислотами и соединениями фтора и других элементов, о чем свидетельствуют данные А.М. Чиркова (1976). Правда, в таком случае неясно, почему в других частях Толбачинского дола не наблюдалось столь массовой гибели растений при таких низких значениях мощности тефры.

На высотах 850–900 м над ур. моря на месте кедровостланиковых сообществ с единичными лиственницами при выживании отдельных особей стланика и деревьев формируются **несомкнутые кедровостланиково-лиственничные группировки** с покрытием кедрового стланика 3–15%, который возобновился вегетативно — от погребенных стволиков. Отдельные лиственницы пережили пеплопад, их возраст в среднем не превышает 100 лет, другие поселились после извержения. Количество стволов лиственницы в таких группировках 20–100 экз./га. В незначительных количествах присутствует ольховый стланик. Часто в подросте встречаются тополь, кедровый стланик и ива удская, реже лиственница, количество возобновления 150–200 экз./га. В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП около 10%) константны *Chamerion angustifolium*, *Leymus interior*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Poa malacantha*, встречаются тундровые виды, такие как *Artemisia arctica*, *A. borealis*, *Campanula lasiocarpa*, *Salix tschuktschorum* и др. Видовое разнообразие сосудистых относительно высокое — от 20 до 30 видов на пробной площади. Мохово-лишайниковый покров развит неравномерно и имеет мозаичную горизонтальную структуру. Наибольшее его покрытие — в небольших ложбинах и на выровненных участках, где отсутствует перенос шлака. В таких местообитаниях ОПП мохово-лишайникового яруса составляет до 80%. Доминируют пионерные мхи *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, константны *Ceratodon purpureus* и *Pogonatum urnigerum*. Лишайники развиты слабо, лучше всего представлены бокальчатые лишайники рода *Cladonia* и виды родов *Stereocaulon* и *Peltigera*.

На месте лиственничных редколесий с подлеском из кедрового и ольхового стлаников обычно формируются ольховниковые сообщества. При сильном нарушении выживает только ольховый стланик, здесь формируются ольховые стланики пионерномоховые и редкотравные с проективным покрытием до 0,3. При меньшем нарушении и выживании отдельных деревьев лиственницы формируются ольховники вейниковые — асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii* (вар. *laricetosum cajanderi*) с сомкнутостью стланикового яруса до 0,8 и редкими лиственницами в возрасте до 100 лет. В таких сообществах часто встречаются отдельные кусты *Lonicera caerulea*, *Ribes triste* и *Pinus pumila*. Возобновление здесь редкое, встречаются всходы березы каменной и кедрового стланика. В травяно-кустарничковом ярусе присутствуют отдельные синузии видов, переживших пеплопад, *Vaccinium uliginosum* и *Ledum palustre* ssp. *decumbens*. Характерен обычный спутник ольхового стланика — бесхлорофилльное растение-паразит *Boschniakia rossica*, живущее на корнях ольховника. В лиственничных редколесьях голубичных, присыпанных тефрой на 20–30 см, значительно снижается покрытие травяно-кустарничково яруса (до 10–20%). Наряду с частично сохранившимся ярусом голубики в травно-кустарничковый ярус внедряется пионерный злак волоснец (*Leymus interior*), формируются сообщества асс. *Sublaricetum cajanderi leymoso interiori-uliginosi vaccinosum* — лиственничное редколесье волоснецово-голубичное. На выровненных участках тефры нередко обильны мхи *Niphotrichum canescens* и *Racomitrium lanuginosum*, с покрытием до 90%. В более сомкнутых сообществах лиственничников голубичных наземные ярусы были нарушены в меньшей степени. При мощности отложений тефры в 20 см за 35 лет покрытие травяно-кустарничкового яруса восстановилось почти до исходных значений с проективным покрытием голубики 40% и багульника 15%. Характерно присутствие видов-пионеров *Chamerion angustifolium* и *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, увеличивается покрытие кустарников *Lonicera caerulea*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana* и др. Мохово-лишайниковый ярус в этих условиях также более устойчив. Так, в описанном нами сообществе засыпанные на 15–20 см зеленые мхи постепенно восстанавливаются, и через 35 лет после извержения проективное покрытие *Pleurozium schreberi* уже составляет 20%, а покрытие *Polytrichum juniperinum* — 30%.

В северной части поля Веснушки, где до извержения 1975 г. были распространены каменноберезняки и каменноберезовые редколесья ольховниковые, тефры СП выпало не более 10 см и сообщества были слабо нарушены пеплопадом. В настоящее время по структуре и видовому составу они почти не отличаются от сообществ фоновых местообитаний. Максимальный возраст березы составляет 180–200 лет.

Таким образом, до 1975 г. растительность на лавовых потоках III возрастной группы в лесном поясе была достаточно хорошо сформирована (за исключением поля Магуськина). На потоках значительные площади занимали лиственничные редколесья, реже лиственничные леса, близкие по видовому составу и структу-

ре к сообществам фоновых местообитаний (в частности, плато Ушковский дол). Довольно широко были представлены также каменноберезовые сообщества. Во время шлако-пеплопада 1975 г. наиболее сильно пострадали открытые фитоценозы — редколесья и стланиковые сообщества. Это связано с тем, что в сомкнутых лесных сообществах верхние ярусы, особенно древесный, принимают на себя основной «удар» от падающих острых частиц пепла и шлака, а нижние ярусы подвергаются меньшим механическим повреждениям надземных органов. При сильных нарушениях (при мощности шлака более 30–40 см) лиственничные и лиственнично-кедровостланиковые сообщества обычно деградируют до *несомкнутых кедровостланиково-лиственничных* и *кустарниково-лиственничных группировок*. Иногда гибнет и лиственничный древостой, в таких случаях за 30–50 лет формируются сообщества ольховых стлаников вейниковых. В этих условиях хорошо расселяется тополь душистый и виды древовидных ив.

При менее сильных повреждениях (мощность шлака 15–30 см) на месте существовавших до извержения лиственничных лесов и редколесий нередко формируются «сообщества-химеры» (термин предложен В.В. Якубовым), отличающиеся разнородным флористическим составом, не свойственным ненарушенным сообществам. «Сообщества-химеры» характеризуются присутствием одновременно как сохранившихся компонентов старых фитоценозов, так и внедрившихся новых видов, существенно отличающихся от первых по экологической приуроченности. Таковыми, например, можно считать сообщества ассоциации лиственничное редколесье волоснецово-голубичное, в которых в результате пеплопада и возникновения нового субстрата помимо характерного компонента зрелых лиственничных фитоценозов *Vaccinium uliginosum* в равной доле присутствует псаммофильный пионерный злак *Leymus interior*, а также пионерные мхи и лишайники. «Сообществами-химерами» можно назвать и сообщества, включенные нами в состав субассоциаций и вариантов, названных «редкотравными». При выпадении тефры резко снижается участие видов мезофильного разнотравья (либо они вообще исчезают), таких как *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tillesii*, *Solidago spiraeifolia*, *Thalictrum minus* и др. В то же время увеличивается присутствие и проективное покрытие кустарников и пионерных видов трав, мохообразных и лишайников. Существование «сообществ-химер» поддерживается постоянными либо периодическими внешними нарушениями, например пеплопадами. При снятии нарушающего фактора в процессе эндозоогенеза эти сообщества сменяются более зрелыми фитоценозами.

Тополь душистый наиболее устойчив к нарушениям, и после погребения тефрой (мощностью до 85 см) на месте тополевых редколесий ольховниковых, как правило, формируются сходные сообщества с уничтоженными подчиненными ярусами либо тополевыми редколесьями редкотравными. Каменноберезняки, напротив, очень неустойчивы к пеплопадам и на их месте в течение 30–50 лет обычно формируются каменноберезовые молодняки, сходные по составу с погибшими сообществами.

Среднеголоценовые лавовые потоки II группы (2000–7500 лет)

Наиболее молодое лавовое поле II возрастной группы — лавовый поток конуса Сосед, излившийся около 2000 лет назад (рис. 42). Он находится на южном участке центральной части Толбачинского дола. До БТТИ на высотах 600–700 м над ур. моря поток был покрыт редкостойными лиственничниками и лиственничными редколесьями кедровостланиковыми и голубичными. Ниже, на высотах 350–600 м над ур. моря преобладали сомкнутые лиственничники кустарниково-разнотравные и голубичные. Местами на потоке Соседа встречались небольшие участки каменноберезняков ольховниковых. На поле Соседа, особенно в его нижней части, встречались отдельные особи ели (*Picea ajanensis*), достигавшие возраста 60, реже 100 лет. В результате извержения 1975–1976 гг. в верхней части потока, выше 650 м над ур. моря, растительность была полностью уничтожена шлако-пеплопадом, а на высотах 550–650 м растительный покров был сильно нарушен.

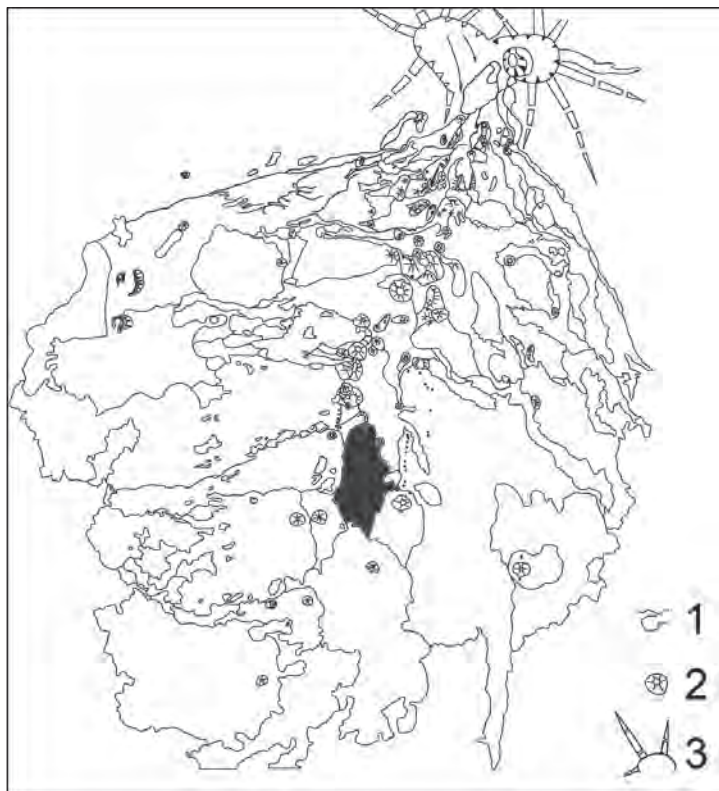


Рис. 42. Лавовый поток горы Сосед на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

При мощности тефры БТТИ 45–60 см на месте лиственничных сообществ с редкими уцелевшими экземплярами ольхового стланика в настоящее время формируются *несомкнутые ольховниково-тополевые* и *ольховниково-лиственничные группировки* (Приложение, табл. 17), местами ольховый стланик образует сообщества *Alnetum kamtschaticae chamerosum* — ольховник кипрейный. Из деревьев часто встречаются молодые (до 30 лет) тополь, реже березы каменная и белая, осина, лиственница, ивы козья и Бебба. Отмечены единичные экземпляры ели, пережившие пеплопад. Присутствует подрост тополя, рябины сибирской, реже лиственницы и березы каменной, ниже по склону появляется редкий подрост березы белой и осины. Подрост редкий, обычно его количество не превышает 500 экз./га. Сомкнутость ольхового стланика не более 0,2, из кустарников часто встречаются *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, некоторые из них (наиболее крупные экземпляры) пережили пеплопад. В травяном ярусе обилён *Chamerion angustifolium*, константен *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*. Встречаются другие виды пионерных злаков и трав. Местами хорошо развит мохово-лишайниковый покров, достигающий ОПП 40–60% с преобладанием бокальчатых кладоний и пионерных мхов.

На месте менее нарушенных лиственничников кустарниково-разнотравных (при мощности тефры 40–60 см) формируются сообщества асс. *Sublaricetum cajanderi racomitriosum* и асс. *S.c. oligoherbosum* (цв. вкл., рис. 50). Возраст крупных лиственниц более 220 лет, средний возраст древостоя 150 лет. Из деревьев встречаются береза каменная и ива Бебба. Количество подраста лиственницы и ивы не превышает 500 экз./га. Для этих сообществ характерен многовидовой, но разреженный кустарниковый ярус из *Rosa amblyotis*, *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*, *S. media*, *Lonicera chamissoi*, *Pinus pumila* и др. Местами образовались лиственничные редколесья ольховниковые с сомкнутостью древесного полога до 0,2 и подлеска до 0,5. При мощности тефры 25–40 см большая доля древостоя лиственницы выжила и на месте кустарниково-разнотравных лиственничников сформировались лиственничники пионерномоховые (асс. *Laricetum cajanderi oligoherbosum*) и л. кустарниково-разнотравные вар. редкотравный (асс. *L.c. fruticoso-varioherbosum* вар. *oligoherbosum*). Сообщества отличаются более сомкнутыми древесным ярусом (средняя сомкнутость 0,4), подлеском (0,2–0,4) и напочвенным покровом. Под пологом лиственницы характерно единичное присутствие ели в возрасте от 20 до 80 лет. Обилён (2–5 тыс. экз./га) подрост *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*. В травяно-кустарничковом ярусе часто встречаются пережившие извержение лесные кустарнички и травы: *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Linnaea borealis*, *Moehringia lateriflora*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea* ssp. *arctica*. В мохово-лишайниковом ярусе также обильны лесные зеленые мхи *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*. Лиственничные леса и редколесья голубичные, в которых выпало 20–30 см тефры, быстро восстанавливаются, и через 35 лет после нарушения они очень близки к фоновым сообществам.

Лавовое поле конуса Бурая (рис. 43) образовалось в южной части Толбачинского дола около 2600 лет назад. Растительность на лавовом потоке до извержения 1975–1976 гг. была представлена главным образом лиственничниками кедровостланиковыми, реже голубичными, на склонах шлакового конуса произрастали каменноберезняки и каменноберезовые редколесья ольховниковые и ольховники вейниковые. В результате пеплопада 1975 г. на поверхность потока выпало не более 35–40 см рыхлой пирокластики, погибла в основном береза, были нарушены травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Растительность лиственничников голубичных быстро восстановилась и кроме незначительного изменения видового состава и соотношения видов мало чем отличается от исходных сообществ. Лиственничники кедровостланиковые, находящиеся в «тени» конуса Бурая, практически не пострадали от пеплопада. Изменился лишь облик территорий, занятых до извержения каменноберезовыми сообществами. За 30–35 лет полностью уничтоженный каменноберезовый древостой возобновился густыми молодняками березы каменной с сомкнутостью древесного яруса 0,7–0,8. Из

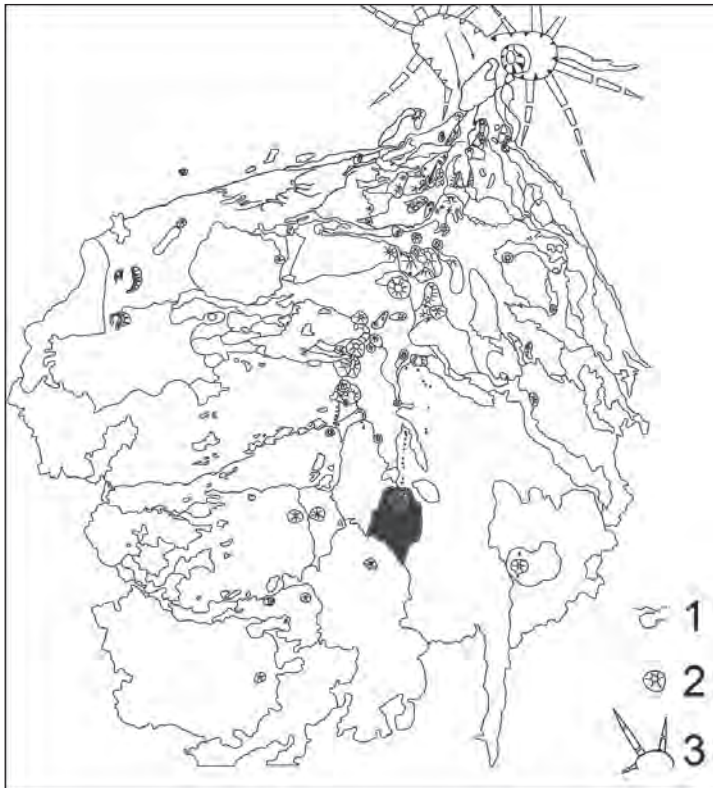


Рис. 43. Лавовый поток горы Бурая на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

деревьев часто присутствуют рябина и ивы Бебба и козья. Сомкнутость полога стланика около 0,3. Константны *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*, *Pinus pumila*. Травяной ярус разреженный, не более 20%, доминирует вейник, кроме него присутствует всего 3–5 видов трав, константен иван-чай.

У подножия западного склона конуса Бурая нами было описано очень редкое для Толбачинского дола еловое сообщество асс. *Piceetum ajanensis hylocomiosum* — ельник зеленомошный, субасс. *nanoherbosum* — низкотравная (описание № 10-43, Приложение, табл. 3). Древостой ельника пережил 30-сантиметровый пеплопад, так как произрастает на крутом (около 25°) склоне, что способствовало быстрому гравитационному перемещению и смыву тefры с поверхности почвы. В результате извержения произошла гибель отдельных особей верхнего полога древостоя и нарушение напочвенного покрова. Погибли все деревья березы и выпала часть древостоя ели и лиственницы. Максимальный возраст ели 160 лет, сомкнутость полога 0,4. В древесном ярусе незначительно присутствует молодое поколение лиственницы, березы каменной, рябины сибирской, ивы козьей. Отмечен обильный подрост ели (6 тыс. экз./га), березы, ивы и лиственницы. Примечательно, что после пеплопада 1975 г. в сообществе стали играть большую роль кустарники, сомкнутость которых в настоящее время составляет 0,3. Наиболее обильны *Spiraea beauverdiana*, *Ribes triste*, *Rosa acicularis* и др. Травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы, напротив, сильно обеднены.

Растительность среднеголоценовых лавовых потоков до БТТИ большей частью была представлена уже зрелыми лиственничными и каменноберезовыми сообществами. В лиственничных фитоценозах при сильном нарушении, когда происходит гибель древостоев, формируются *несомкнутые стланиковые* и *древесные группировки*. В таких группировках большое участие принимают *Alnus fruticosa* и *Populus suaveolens*, в подчиненных ярусах — пионерные виды трав, мохообразных и лишайников. При нарушении лиственничников отложениями тefры мощностью 40–60 см формируются пионерномоховые и редкотравные лиственничные редколесья, при меньшем нарушении сохраняются отдельные виды наземных ярусов растительности. Лиственничники голубичные при мощности тefры до 30–40 см способны восстанавливаться до состояния, близкого к исходному, уже через 30 лет.

Раннеголоценовые лавовые потоки I группы (7500–10 000 лет)

Из первой возрастной группы на Толбачинском доле остались лишь 2 лавовых поля и отдельные «окна» в лавах по периферии дола. Самое молодое из них — поле конуса Бубочка (сопка Владимира), расположенное в западной части дола ближе к его осевой части на высотах 400–650 м над ур. моря (рис. 44). Оно образовалось около 7600 лет назад. До извержения СП на потоке преобладали лиственничники и лиственничные редколесья голубичные и кустарниково-разнотравные. В ложбинах и на склонах шлакового конуса преобладали каменноберезняки кустарниково-разнотравные и ольховниковые. В результате БТТИ

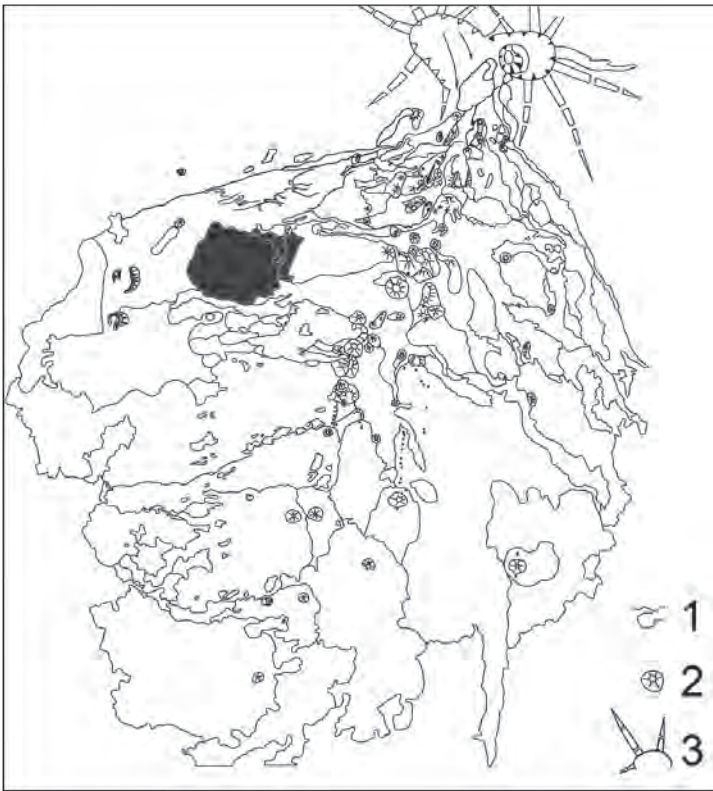


Рис. 44. Лавовый поток горы Бубочка на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

ближняя к конусам СП часть потока на расстоянии 5–6 км от него была сильно нарушена. При относительно небольшой мощности отложений тефры (15–30 см) полностью погибла береза каменная, частично был уничтожен древостой лиственницы и кедровый стланик. При сильном нарушении (мощность тефры более 30 см) на месте лиственничников кустарниково-разнотравных сформировались сообщества асс. *Sublaricetum oligoherbosum* — лиственничное редколесье редкотравное с участием молодой *Salix bebbiana* и сомкнутостью древостоя около 0,1. В этих сообществах выжили лишь единичные экземпляры лиственницы с максимальным возрастом 100 лет и отдельные кустарники. Возобновление редкое, встречаются всходы и подрост *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Pinus pumila*, *Salix bebbiana* и *Sorbus sibirica*. Поверхность шлака постепенно заселяется кустарниками *Alnus fruticosa*, *Lonicera chamissoi*, *Ribes triste*, *Rosa acicularis*, *Potentilla fruticosa* и др. В травяном ярусе (покрытие около 15%) преобладают *Leymus interior*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Poa malacantha*, лесных кустарничков не отмечено. В мохово-лишайниковом яру-

се (ОПП до 30%) доминируют *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*. На удалении 7–8 км от эпицентра извержения СП при сходной мощности тефры (25 см) лиственничники кустарниково-разнотравные были нарушены слабо. Сомкнутость древостоя здесь 0,4–0,6, возраст лиственницы до 120 лет. В подлеске (сомкнутость 0,3–0,5) преобладают *Rosa acicularis*, *R. amblyotis*, *Lonicera caerulea*, *Alnus fruticosa*, *Spiraea media*. Травяно-кустарничковый ярус (ОПП 20%) несколько обеднен, господствуют *Chamerion angustifolium* и *Vaccinium uliginosum*, отсутствуют многие виды мезофильного разнотравья.

На месте нарушенных лиственничников голубичных при мощности шлака БТТИ 20–40 см формируются «сообщества-химеры» асс. ***Sublaricetum cajanderi leymoso interiori-uliginosi vaccinosum***. Возраст старых лиственниц, выживших при последнем извержении, достигает 100 лет; под их пологом начал формироваться молодой лиственничный древостой. На тефре отмечен обильный подрост лиственницы в количестве 1,0 тыс. экз./га. В неравномерном по структуре травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 30%) содоминируют голубика и волоснец (*Leymus interior*), единично встречаются *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea* и лесные виды (*Linnaea borealis*, *Ortilia secunda*, *Equisetum sylvaticum*, *Atragene ochotensis*). Моховой ярус неравномерный (5–50%), образован пятнами пионерных и лесных мхов.

На месте погибших каменноберезняков ольховниковых формируются сообщества асс. ***Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii*** (вар. ***laricetosum cajanderi*** и ***sorbetosum sibiricae***). Там, где частично уцелели береза и стланик, произрастают березовые редколесья ольховниковые. Возраст старых берез 180–200 лет, возраст второго поколения березы 50–60 лет. Сомкнутость стланикового яруса 0,8. Отмечено порослевое возобновление березы и ольхового стланика. Подлесок разрежен, в нем отмечены *Lonicera caerulea*, *Ribes triste*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea media*, *Rubus sachalinensis*. В травяном ярусе (покрытие 25–30%) преобладает *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, встречаются *Chamerion angustifolium*, *Atragene ochotensis*, *Poa platyantha*, *Moehringia lateriflora*, *Lagedium sibiricum* и др. Моховой ярус разрежен (5–10%), образован лесными видами мхов: *Abietinella abietina*, *Calliergonella lindbergii*, *Brachythecium salebrosum*, *Helodium blandowii*, *Pleurozium schreberi*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei* и др. Отмечен многочисленный валеж старых берез с диаметром 55–60 см. Погибший во время последнего извержения каменноберезняк кустарниково-разнотравный постепенно восстанавливается. Через 35 лет на его месте сформировалось молодое сообщество асс. ***Subbetuletum ermanii fruticoso-varioherbosum*** — каменноберезовое редколесье кустарниково-разнотравное (субасс. ***oligoherbosum***). Древесный ярус образован молодняком березы каменной сомкнутостью 0,1. Ярус подлеска хорошо развит, его сомкнутость 0,6, доминируют *Rosa acicularis*, *Alnus fruticosa*, *Lonicera chamissoi*, присутствуют другие кустарники. Травяно-кустарничковый ярус сильно разрежен и обеднен, ОПП 5%, преобладают *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii* и *Chamerion angustifolium*.

Лавовое поле конуса Лесная сформировалось примерно 8000 лет назад в юго-восточной части Толбачинского дола (рис. 45). Оно расположено на высотах от 450 до 650 м над ур. моря. До последнего извержения на лавовом потоке Лесной произрастали в основном лиственничные леса и редколесья голубичные и кустарниково-разнотравные. Во время извержения БТТИ поверхность лавового потока в верхней его части на высотах 500–650 м была засыпана шлаком мощностью от 20 до 40 см. В результате был погребен и сильно нарушен растительный покров наземных ярусов растительности, частично погибли береза каменная и кедровый стланик.

В лиственничниках кустарниково-разнотравных, нарушенных пеплопадом, погибли все крупные деревья березы каменной и часть древостоя ели и лиственницы, кедровый стланик был частично уничтожен, травяно-кустарничковый ярус нарушен, а мохово-лишайниковый был погребен 35–40-сантиметровым слоем тефры. Сомкнутость древесного яруса уменьшилась до 0,2, образовались лиственничные редколесья кустарниково-разнотравные. Максимальный возраст лиственницы в этих сообществах составляет до 250 лет и более, ели 100 лет. После

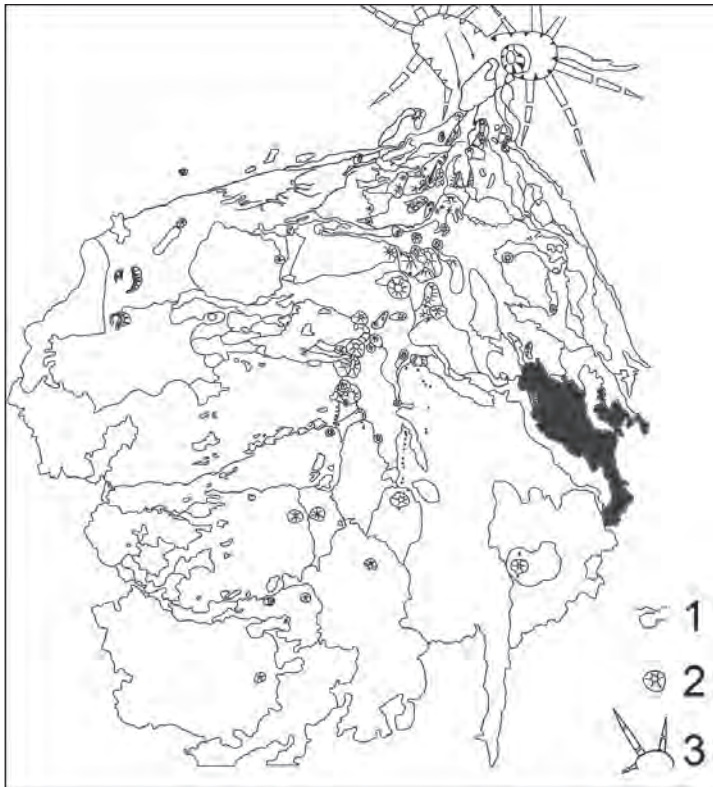


Рис. 45. Лавовый поток горы Лесная на схеме лавовых потоков Толбачинского дола. Обозначения как на рис. 35.

извержения береза дала поросль, улучшились условия для возобновления лиственницы, разрослись кустарники. В настоящее время обилён подрост лиственницы (1,5 тыс. экз./га) и березы каменной, встречаются всходы ели. Сомкнутость подлеска 0,5, доминирует *Rosa acicularis*, обильны *Lonicera caerulea* и *Ribes triste*. Травяно-кустарничковый ярус обеднен и разрежен (ОПП около 30%), доминирует вейник Лангсдорфа, из лесных видов единично встречаются *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* и *Orthilia secunda*. В мохово-лишайниковом ярусе (ОПП до 50%) обилён *Pleurozium schreberi*.

После выпадения 30–40 см тефры лиственничники голубичные на лавовом потоке Лесной быстро восстанавливаются (цв. вкл., рис. 51). При этом усилилось возобновление лиственницы — количество подраста достигает 7,5 тыс. экз./га. Через 35 лет после погребения напочвенного покрова шлаком видовой состав и обилие травяно-кустарничкового яруса практически полностью восстановились, при этом нами не отмечено увеличения доли кустарников и заметного участия пионерных видов трав. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем составляет 70%, из них голубики 50%, багульника 15%. Лесные мхи восстанавливаются медленнее, *Pleurozium schreberi* в среднем имеет покрытие 15–20%, примерно такую же долю занимают пионерные мхи *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *P. hyperboreum*, *Racomitrium lanuginosum*.

Растительный покров лавовых полей I возрастной группы до последнего извержения был сложен зрелыми сообществами лиственничников и каменноберезняков, которые после БТТИ быстро восстанавливаются до исходного состояния, за исключением отдельных, наиболее нарушенных участков.

В лесном высотном поясе до извержения 1975–1976 гг. лавовые потоки V и IV возрастных групп (моложе 1500 лет) имели разреженный растительный покров, представленный несомкнутыми группировками мохообразных, лишайников, кедрового стланика, реже лиственницы. На глыбовых лавах произрастали сомкнутые мохово-лишайниковые сообщества, в понижениях потоков встречались сообщества кедрового стланика. Лесные фитоценозы формировались лишь в краевых частях потоков. Шлако-пеплопад БТТИ привел к погребению и гибели отдельных видов и ярусов растительности, и в то же время инициировал усиленное возобновление древесных и кустарниковых растений на рыхлом ювенильном субстрате. Через 35 лет после извержения на обширной территории сформировались серийные древесные группировки и редколесья из тополя и реже лиственницы редкотравные и ольховниковые. На периферии потоков растительность более сомкнута. Для этих лавовых потоков характерно преобладание тополя над лиственницей и значительно участие видов древовидных ив *Salix bebbiana* и *S. caprea*. Из стлаников наиболее обилён *Alnus fruticosa*, из кустарников *Spiraea beaurverdiana* и *Ribes triste*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают пионерные виды трав, единично встречаются виды лесных кустарничков: *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, реже *Vaccinium vitis-idea* и *Empetrum nigrum*. Мохово-лишайниковый ярус образован преимущественно пионерными мохообразными.

Растительность лавовых потоков III и старших возрастных групп более сомкнута. Это объясняется наличием мощного почвенно-пирокластического чехла на потоках, сформировавшегося благодаря сильным извержениям, произошедшим после их возникновения. До последнего извержения на них произрастали лиственничные леса и редколесья кедровостланиковые, голубичные и кустарниково-разнотравные, также широко были представлены каменноберезняки ольховниковые, которые были приурочены к депрессиям рельефа и юго-западному склону вулкана Острый Толбачик. В результате извержения произошло частичное поражение и сильное нарушение растительности, особенно в центральной части плато. При выпадении тефры мощностью более 50 см и гибели древесного яруса в течение 35 лет формируются серийные стланиковые и древесные группировки, реже сомкнутые сообщества. Наибольшее участие в них принимают ольховый стланик, тополь душистый, древовидные ивы, пионерные виды трав, мохообразных и лишайников.

При сильном нарушении сообществ (мощность шлака более 30–40 см) лиственничные редколесья часто деградируют до серийных кустарниково-лиственничных группировок, иногда со значительным участием кедрового либо ольхового стлаников. В сомкнутых лиственничниках на более старых потоках происходит уничтожение подчиненных ярусов и формируются лиственничные леса и редколесья пионерномоховые и редкотравные. Для таких сообществ характерно присутствие кустарников *Pinus pumila*, *Salix bebbiana*, *Spiraea beauverdiana*, *Lonicera caerulea*, пионерных трав, мохообразных и лишайников. Достаточно часто встречаются куртины голубики и багульника. При менее сильном повреждении лиственничных сообществ, при мощности свежего шлака 15–30 см, часто формируются «сообщества-химеры», представляющие собой дериваты исходных сообществ. Для них характерно значительное участие как лесных видов старых фитоценозов: *Lonicera caerulea*, *Pinus pumila*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens* и др., так и видов, внедрившихся на свободный субстрат — различных кустарников, злаков (в первую очередь *Leymus interior*) и других пионерных видов трав, мохообразных и лишайников. При мощности шлака БТТИ до 30–40 см лиственничники и лиственничные редколесья голубичные на наиболее старых лавовых потоках способны восстанавливаться за 30–35 лет до сходного с изначальным состоянием.

Наименее устойчивы к пеплопадам каменноберезовые сообщества, которые в результате БТТИ погибли при мощности пирокластических отложений более 30–35 см. В то же время они достаточно быстро восстанавливаются за счет семян, отложившихся в шлаково-пепловом чехле, и вегетативной поросли. При мощности шлака до 60–70 см на их месте часто формируются молодые каменноберезняки и каменноберезовые редколесья ольховниковые. Тополевники наиболее устойчивы к погребению пеплом и даже при мощности тефры до 100 см выживают отдельные экземпляры тополя. На месте тополевых редколесий ольховниковых обычно формируются тополевые редколесья редкотравные и ольховниковые.

Таким образом, влияние умеренных шлако-пеплопадов на окружающую растительность неоднозначно и проявляется в разных направлениях. Если шлак выпадает на слабо заросшие, оголенные лавовые потоки, он может сильно нарушать растительный покров, произрастающий на них, но в то же время он ускоряет сукцессионные процессы и в дальнейшем на нарушенных территориях намного быстрее сформируются сомкнутые лесные либо стланиковые сообщества. Темпы формирования растительности в этом случае будут зависеть в основном от степени нарушенности растительного покрова. Последняя определяет доступность семязачатков, источниками которых являются уцелевшие фрагменты сообществ и окружающая потоки растительность. Также на скорость сукцессий влияет возраст лавового потока. Чем старше поток, тем больше видовое разнообразие и больше его поверхности используется растениями, значит больше шансов на выживание отдельных компонентов растительного покрова.

На старых лавовых потоках, где уже сформирован достаточно мощный почвенно-пирокластический чехол, способны произрастать сомкнутые растительные сообщества, близкие к фоновым. При выпадении тефры на территории с сомкнутой растительностью степень ее поражения будет зависеть не только от мощности отложений тефры, но также от степени сомкнутости и «открытости» сообществ. Так, лесные фитоценозы с хорошо развитым и сомкнутым древесным ярусом более устойчивы к поражению шлако-пеплопадом, чем редколесья. На скорость восстановления фитоценозов также влияет степень сукцессионной зрелости сообществ до извержения. Чем старше растительные сообщества, тем они лучше сформированы и более устойчивы к нарушениям и тем быстрее идет их восстановление. Зрелое сообщество обладает «буферными» свойствами: банки семян, микрорефугиумы, выживание корневищ и корней старых кустарников и кустарничков под пеплами, сохранение лесных видов мхов на прикомлевой части стволов и на валеже и др. При выживании отдельных экземпляров растений в микрорефугиумах и наличии банков семян в старой почве и в тефре быстрее будет происходить расселение видов, произраставших на этой территории ранее. На характер сукцессий также влияет высота над уровнем моря — на больших высотах возрастает роль кедрового и ольхового стлаников в восстанавливающихся сообществах.

На основании исследований восстановительных сукцессий в лесном поясе плато Толбачинский дол мы построили обобщенные схемы вторичных сукцессий на месте лиственничных, каменноберезовых и тополевых сообществ после вулканогенных нарушений (рис. 46, 47, 48). Длительность и последовательность стадий сукцессий оценивалась экспертно, с использованием материалов полевых исследований на постоянных пробных площадях, на которых восстанавливали историю фитоценозов, с использованием ретроспективных карт растительности (1971 и 1977 гг.) (см. вкладку), а также на основании изучения возрастной структуры древостоев, учитывая накопленную информацию об особенностях биологии, экологии и динамического статуса видов-ценозообразователей. Схе-

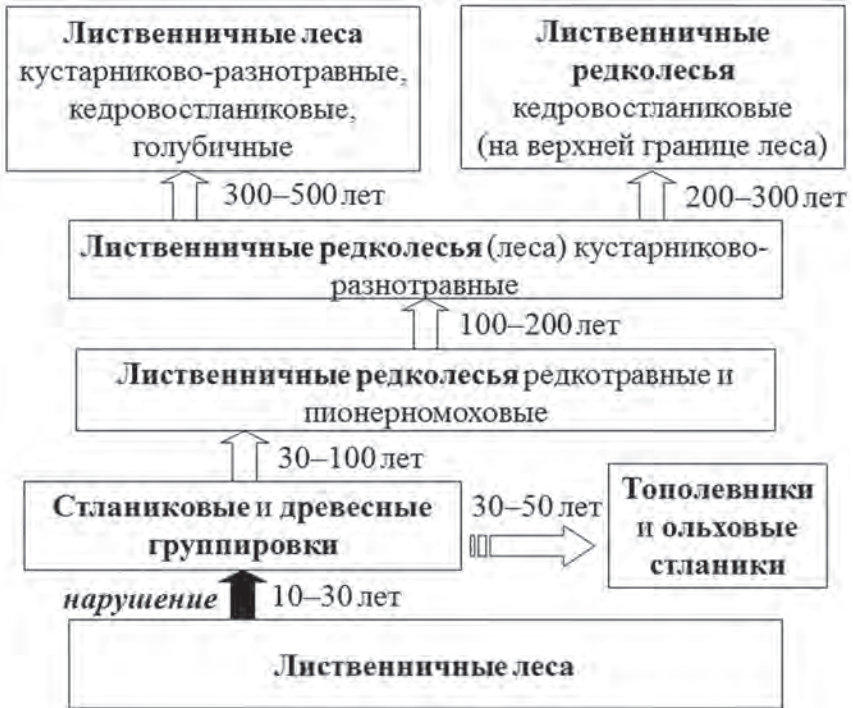


Рис. 46. Схема восстановительных сукцессий в лесном поясе на месте лиственничников.

мы являются обобщенными и отражают общую сукцессионную направленность восстановления растительного покрова в лесном поясе на плато Толбачинский дол после вулканогенного нарушения. В зависимости от условий местообитания, характера окружающей растительности и степени нарушения растительных сообществ сукцессии могут проходить с разной скоростью, стадии также могут отличаться от представленных на схемах. Кроме того, в зависимости от степени нарушения восстановительные сукцессии будут начинаться с более поздних стадий.

На рис. 46 представлена схема восстановительных сукцессий растительности на месте лиственничных сообществ после шлако-пеплопадов. В результате сильного погребения аэральная пирокластикой лиственничных лесов выживают лишь отдельные их компоненты и виды растений. Как правило, это кустарники, ольховый стланик, отдельные деревья. Лиственничные леса деградируют до крайне разреженных группировок кустарников, реже деревьев. В течение 10–30 лет на их месте формируются *несомкнутые стланиковые* и *древесные группировки* (*Alnus fruticosa*, *Pinus pumila*, *Populus suaveolens*, *Larix cajanderi*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*), которые в зависимости от набора внедрившихся туда видов растений и условий местообитания могут развиваться в сообщества с доминиру-

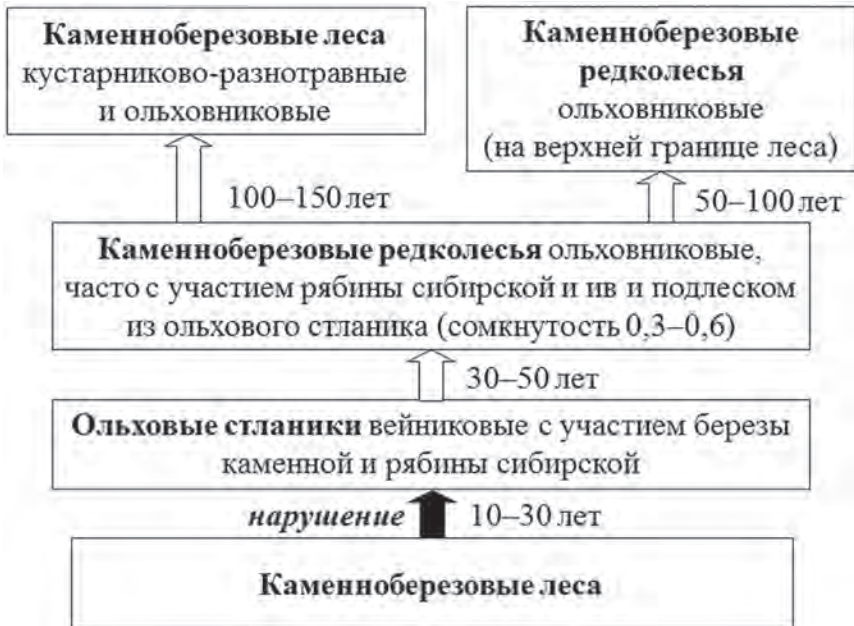


Рис. 47. Схема восстановительных сукцессий в лесном поясе на месте каменноберезняков.

ванием *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Alnus fruticosa*, реже *Betula ermanii*. Дальнейшее восстановление лиственных сообществ проходит через стадию лиственных редколесий редкотравных и пионерномоховых с участием тополя, кедрового стланика и других кустарников, в травяно-кустарничковом ярусе могут присутствовать лесные кустарнички (*Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*). Описанные фитоценозы способны сформироваться в течение 30–100 лет. Через 100–200 лет после сильного нарушения древостой лиственницы восстанавливается, формируются лиственные леса (редколесья) кустарниково-разнотравные (вар. редкотравный), с разреженным подлеском из кустарников и кедрового стланика, с участием лесных кустарничков. Предположительно через 200–400 лет после извержения практически уничтоженные лиственные сообщества восстановятся до состояния, близкого к исходному (до нарушения).

В результате погребения пеплом каменноберезовых сообществ (рис. 47), как правило, выживает ольховый стланик, иногда и другие кустарники, которые входили в состав подлеска нарушенных сообществ. В итоге в течение 10–30 лет формируются сообщества асс. *Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdorffii* с участием березы каменной и рябины сибирской, которые уже через 30–50 лет после пеплопада образуют каменноберезовые редколесья ольховниковые, часто с



Рис. 48. Схема восстановительных сукцессий в лесном поясе на месте тополево-ников.

участием рябины сибирской и ив и подлеском из ольхового стланика (сомкнутостью 0,3–0,6). Время восстановления каменноберезняков до состояния, близкого к исходному (до извержения), оценивается в 100–150 лет.

Сообщества тополя душистого наиболее устойчивы к шлако-пеплопадам и при большой мощности пирокластических отложений (до 1 м) выживают лишь единичные экземпляры *Populus suaveolens*, остальные растения гибнут. В результате через 10–30 лет после пеплопада формируются **несомкнутые травяно-топольевые группировки** (*Populus suaveolens*, *Leymus interior*, *Chamerion angustifolium*) и ольховники редкотравные с участием тополя (рис. 48). Восстановление тополево-ников до исходного состояния (до извержения) происходит в течение 30–50 лет, формируются топольевые редколесья редкотравные и ольховниковые, иногда с участием березы каменной, рябины, лиственницы и с редким подлеском из ивы Бебба и других кустарников. Топольевые редколесья являются кратковременно-производными сообществами, существующими лишь в течение жизни одного поколения тополя — в среднем 150 лет. В дальнейшем они сменяются другими сообществами — лиственничниками, каменноберезняками, ольховостланиками и др.

Заключение

На основании материалов многолетних полевых исследований детально изучен растительный покров вулканических плато Толбачинский дол и Ушковский дол, расположенных в западном и юго-западном секторах Ключевской группы вулканов на территории природного парка «Ключевской» (Центральная Камчатка). Природные условия района исследований характеризуются горным рельефом, холодным умеренно-континентальным климатом, а также активным современным вулканизмом.

Приведенные в книге аннотированные списки сосудистых растений, мхов, печеночников и лишайников впервые составлены для этого района. Флора сосудистых растений вулканических плато Толбачинский дол и Ушковский дол насчитывает 427 видов, представленных 183 родами и 55 семействами. На плато Ушковский дол отмечено 116 видов, отсутствующих на Толбачинском, а на плато Толбачинский дол — 63 вида, отсутствующих на Ушковском. Для локальной флоры плато Толбачинский дол, по сравнению с Ушковским долом, характерна широкая представленность видов петрофитной фракции и, напротив, снижение доли участия видов-мезофитов лесного и горно-тундрового поясов. Причиной этих различий является высокая активность вулкана Плоский Толбачик в течение всего голоцена, в то время как последнее извержение вулкана Ушковский произошло лишь в раннем голоцене (около 10 000 лет назад), что позволило растительному покрову восстановиться и стабилизироваться. В обеих локальных флорах отмечено по 11 видов, занесенных в Красную книгу Камчатки (2007). Из них лишь 3 вида встречаются на обоих плато: *Rhodiola rosea*, *Cypripedium yatabeanum* и *Claytonia sarmentosa*. При этом 6 редких и охраняемых видов отмечены только для плато Ушковский дол: *Lomantogonium carinthiacum*, *Leontopodium kamtschaticum*, *Chryso-splenium wrightii*, *Saxifraga setigera*, *Astragalus sealei*, *Cypripedium guttatum*. Только на плато Толбачинский дол встречены 2 редких вида: *Oxytropis anadyrensis* и *Taraxacum albescens*. Необходимо отметить, что местонахождения *Leontopodium kamtschaticum* и *Oxytropis anadyrensis* являются уникальными для полуострова Камчатка, а сами эти виды — реликты ледниковой эпохи верхнего плейстоцена (Якубов, Чернягина, 2008).

На исследованной территории выявлено 265 видов мхов и 11 таксонов низшего ранга (подвидов и разновидностей), относящихся к 37 семействам и 109 родам. Видов, отмеченных только на плато Ушковский дол — 62, а только на Толбачинском доле — 53. Необходимо отметить, что только на плато Толбачинский дол, для которого характерны обширные шлаковые и лавовые поля, встречаются представители рода *Bucklandiella*, тяготеющие к каменистым субстратам. С другой стороны, на склонах плато Ушковский дол, где встречаются переувлажненные местообитания, произрастает ряд гигрофильных и гидрофильных видов, отсутствующих на Толбачинском доле — например, представители родов *Hamatocaulis*, *Hygrohypnella*, *Rhizomnium*, *Straminergon*. Флора мхов вулканов Ушковский и

Плоский Толбачик включает около 50% видового состава бриофлоры полуострова Камчатки (Чернядьева, 2012). Бриофлора вулканогенных субстратов характеризуется высоким уровнем видового богатства, но низкой стабильностью видового состава, что можно объяснить частыми вулканогенными нарушениями. Более трети (42%) всех видов мхов, отмеченных на вулканических плато, являются редкими. Например, *Tetradontium repandum* — редкий субокеанический вид, известный в России лишь из единичных находок; *Bucklandiella vulcanicola* — редкий вид, в России встречается только на Камчатке, за рубежом известен с вулканов о-вов Хоккайдо и Хонсю (Япония). К числу очень редких в мире мхов относятся *Grimmia fuscolutea*, *G. triformis*, *Schistidium trichodon* var. *nutans*. Вместе с тем, некоторые редкие в мире виды, например, *Encalypta brevipes* и *Polytrichastrum sphaerothecium* довольно широко распространены на обоих изученных вулканических плато.

Флора печеночников, изученная в пределах плато Толбачинский дол, насчитывает 52 вида и 2 разновидности, относящихся к 2 классам, 4 порядкам, 14 семействам и 28 родам. Учитывая специфику природных условий и небольшие размеры исследованной территории, таксономическое разнообразие исследованной флоры можно охарактеризовать как относительно невысокое. Например, для Центральной Камчатки В.А. Бакалиным (2009) приведено 150 видов печеночников, а для всей Камчатки в целом он приводит 227 видов печеночников (доля исследованной флоры соответственно составляет 34,7% и 22,9%). Новинками для флоры Камчатки являются: *Scapania sphaerifera*, *Plagiochila arctica*, *Lophoziaopsis excisa* var. *elegans*.

В результате лихенофлористических исследований, проведенных на территории двух вулканических плато, обнаружено 396 таксонов лишайников и родственных им грибов, в том числе 384 вида, 7 подвидов и 5 разновидностей, относящихся к 128 родам и 52 семействам (для 20 видов из 13 родов положение в современной системе не определено). На склонах вулкана Ушковский обнаружено 226 видов, на склонах вулкана Толбачик — 344 вида. На сегодняшний день лихенофлора вулканических плато Ключевской группы вулканов — наиболее полно изученная локальная лихенофлора на Камчатке. Локальные лихенофлоры плато Ушковский дол и Толбачинский дол значительно отличаются. Общих видов лишь 187. При этом из 39 видов, отмеченных только на плато Ушковский дол, преобладают лишайники старых малонарушенных тундровых сообществ: *Arctocetraria andrejevii*, *Dactylina arctica*, *Lecidea ementiens*, *Megaspora verrucosa*, *Nephroma expallidum*, *Protomicarea limosa* и *Tuckermannopsis inermis*. Для плато Толбачинский дол отмечено 159 видов лишайников, не встречающихся на Ушковском доле. Среди них эпилиты *Arctoparmelia incurva*, *Buellia aethalea*, *Cystocoleus ebenus*, *Diploschistes scruposus*, *Lecidea lapicida*, *L. plana*, *Psilolechia leprosa*, *Ropalospora lugubris*, *Scoliciosporum umbrinum*, некоторые виды родов *Acarospora*, *Miriquidica*, *Placopsis*, *Porpidia*, *Rhizocarpon*, *Rhizoplaca*, *Xanthoria*; напочвенные *Hypogymnia austerodes*, *Multiclavula vernalis*, *Sarcosagium campestre*,

Steinia geophana, *Stereocaulon condensatum*, *S. tomentosum*, *Thrombium epigaeum*, некоторые *Cladonia*, *Pertusaria*, *Placynthiella*.

Лихенофлора лавовых потоков плато Толбачинский дол характеризуется высоким разнообразием и низкой стабильностью видового состава. Это связано со значительной неоднородностью местообитаний и субстратов на лавах разных возрастов, а также постоянным действием дестабилизирующих факторов. Первичное заселение лавовых потоков пионерными (преимущественно эпилитными и эпигейными) лишайниками происходит в течение первых 30 лет. Дальнейшее увеличение видового разнообразия лишайников связано как с поселением на уже имеющиеся субстраты видов более поздних сукцессионных стадий, так и с освоением новых субстратов, появляющихся в процессе формирования растительного покрова. По нашим данным, наиболее высокого видового разнообразия лишайниковые сообщества достигают через 1500–2000 лет.

Разработана детальная эколого-фитоценотическая классификация растительности, основанная на использовании как видового состава растительных сообществ и группировок, так и особенностей их структуры. На территории района исследований выявлено 70 ассоциаций, относящихся к 28 формациям и 5 типам растительности. Многие из выделенных на плато Толбачинский дол синтаксонов являются вулканогенными аналогами уже известных типов сообществ, распространенных в фоновых районах Камчатки. Разработана классификация несомкнутых растительных группировок, распространенных на шлаковых полях и лавовых потоках плато Толбачинский дол, выделен и охарактеризован 21 тип несомкнутых группировок, объединенных в 7 групп и 2 класса. Несомкнутые растительные группировки отличаются разреженным характером растительного покрова, неоднородностью горизонтального сложения и неустойчивым динамическим статусом.

На плато Ушковский дол наиболее полно выражена высотная поясность растительности, характерная для Центральных районов Камчатки. Здесь насчитывается 4 высотных пояса растительности: горно-таежный, образованный еловыми и лиственничными лесами (до 400–600 м над ур. моря), пояс каменоберезняков (до 700–800 м), полоса (подпояс) лиственничных редколесий, образующих верхнюю границу леса (до 900–1000 м), пояс ольхового и кедрового стлаников (до 1000–1100 м) и горно-тундровый пояс (до 1600–1700 м). В то же время, на плато Толбачинский дол закономерности высотной поясности растительности существенно нарушены. Здесь отсутствует полоса (подпояс) еловых лесов, растительность стланикового и горно-тундрового пояса выражена лишь фрагментарно. Верхняя граница распространения лесной растительности заметно снижена по сравнению с Ушковским долом и находится на высоте 600–700 м над ур. моря. Значительные площади плато Толбачинский дол покрыты мощными шлаково-пепловыми отложениями, подверженными ветровой и водной эрозии, а также лавовыми потоками многочисленных голоценовых извержений, зарастание которых протекает крайне медленно.

Растительный покров Толбачинского дола, по сравнению с Ушковским, отличается высокой степенью вулканогенной трансформации. Это выражается в широком распространении несомкнутых растительных группировок, наличии «сообществ-химер» и преобладании пионерных, серийных и длительнопроизводных растительных сообществ, таких как волоснецовые сообщества на шлаковых полях, стереокаулевые и ракомитриевые сообщества на лавовых потоках, тополевые и лиственничные редколесья, сообщества ольхового стланика в лесном поясе и др. В то же время, на плато Ушковский дол наблюдается большее ценотическое разнообразие сообществ горно-тундрового пояса. Пояс горных тундр на плато Ушковский дол прослеживается до высот 1600–1700 м над ур. моря. Он представлен двумя высотными полосами: нижней — с преобладанием шикшево-голубичных тундр и верхней — с преобладанием ивковых тундр. Только здесь распространены кобрезиевники, субальпийские луга, нивальные сообщества и группировки.

На разновозрастных лавовых потоках и шлаково-пепловых отложениях плато Толбачинский дол изучена вулканогенная динамика растительности. Скорость и характер первичных сукцессий растительности на лавах (литосерия) зависят от типа лавового потока и структуры поверхности лав. Формирование лесной растительности быстрее всего идет на широких плитах волнистых и канатных лав «пахозное» с шероховатой, бороздчатой и колючей структурой поверхности, которая способствует задержанию и накоплению мелкозема. На таких лавах уже через 250–300 лет после извержения в лесном поясе образуются сообщества кедрового стланика с единичным участием деревьев. Наименее благоприятными для поселения растений являются крупноглыбовые лавы санторинского типа и лавы «пахозное» с гладкой структурой поверхности. Другим важным фактором является скорость накопления мелкозема, которая во многом зависит от интенсивности пеплопадов и типа лавы. Периодические умеренные пеплопады значительно ускоряют ход сукцессий. В то же время, сильные пеплопады (с мощностью отложений тефры свыше 50 см) уничтожают растительный покров и иницируют первичные сукцессии на рыхлых отложениях. Кроме того, на характер сукцессий также влияют и другие факторы, такие как высота над уровнем моря, положение в рельефе, возможность заноса зачатков растений и другие. Время, необходимое для формирования условно-коренных сообществ лиственничников на южном и западном макросклонах Ключевской группы вулканов, оценивается в 2000–2500 лет и более. При этом, в центральной части плато Толбачинский дол, где высока частота пеплопадов, зрелые лесные сообщества способны сформироваться несколько быстрее.

Темпы и характер сукцессий на рыхлых субстратах значительно отличаются от таковых на лавовых полях. Наиболее важными факторами, регулирующими процессы первичных сукцессий на рыхлых пирокластических отложениях, являются степень подвижности субстрата (связанная с мощностью слоя свежей тефры) и расстояние до ближайших источников семян. В местообитаниях, где

продолжаются процессы переноса и переотложения тефры, растительный покров крайне разрежен, а видовой состав значительно обеднен. В таких местообитаниях существование несомкнутых моховых и травяных группировок может поддерживаться на протяжении нескольких столетий. В местообитаниях с закрепленным субстратом, где имеется возможность для укоренения растений, темп и характер сукцессий определяются скоростью поступления семян и локальными микроклиматическими условиями (высотой над уровнем моря, положением в рельефе, особенностями снегонакопления, ветровым режимом и т.п.). По нашим данным, время, необходимое для формирования лиственничных лесов, сходных по составу и структуре с лиственничниками вулканогенно-ненарушенных местообитаний, составляет около 300–500 лет, а для формирования каменноберезовых лесов и лиственничных редколесий — не менее 150–200 лет. Кроме того, размеры шлаково-пепловых полей оказывают значительное влияние на скорость формирования растительного покрова на них. На плато Толбачинский дол шлаково-пепловые поля занимают значительные территории, поэтому можно полагать, что эрозионные процессы на рыхлых субстратах прекратятся еще не скоро, и значительные площади шлаково-пепловых полей еще в течение несколько столетий будут заняты несомкнутыми растительными группировками, волоснецовыми и мохово-лишайниковыми сообществами. При каждом новом извержении ход сукцессий прерывается, они «омолаживаются», т. е. возвращаются на более ранние стадии.

Особенности вторичных (восстановительных) вулканогенных сукцессий зависят от степени вулканогенного повреждения исходной растительности, существовавшей до извержения, а также от сукцессионной зрелости сообществ. Вулканогенные нарушения растительных сообществ зачастую связаны с мощностью отложений ювенильной тефры. При этом влияние пеплопадов на растительность проявляется по-разному. В тех случаях, когда шлак и пепел выпадают на лавовые потоки, заросшие пионерной растительностью, механическое воздействие приводит к нарушению и частичному уничтожению растительного покрова. В то же время, привносимый рыхлый субстрат ускоряет почвообразовательный процесс, поэтому на лавах, перекрытых шлаком, намного быстрее формируются сомкнутые лесные и стланиковые сообщества. Степень нарушения растительного покрова зависит не только от мощности тефры, но также и от степени сомкнутости сообществ. Так, сформировавшиеся лесные сообщества с сомкнутым древесным ярусом более устойчивы к нарушению пеплопадами, чем редколесья. На скорость восстановления фитоценозов после вулканогенных нарушений существенное влияние оказывают также доступность зачатков растений, наличие банков семян в погребенной почве, наличие микрорефугиумов, способствующих сохранению живых корней или корневищ трав, кустарников и кустарничков, небольших дернинок мхов на комлях, стволах, валеже и т.п. По нашим данным, время восстановления лиственничных сообществ составляет не более 500 лет, а каменноберезовых — около 150–200 лет.

Дифференциация растительного покрова вулканических плато Центральной Камчатки в целом подчинена зональным и высотно-поясным закономерностям, на которые накладывается постоянное воздействие современного вулканизма, проявляющееся в периодическом локальном уничтожении растительного покрова, снижении границы леса, поддержании существования длительнопроизводных сообществ, серийных сообществ и группировок шлаковых полей и лавовых потоков. Специфика растительного покрова Центральной Камчатки связана с воздействием современного вулканизма и обусловлена постоянным привносом мелкого пирокластического материала, изменяющего ход почвообразовательного процесса. Вулканические извержения уничтожают или нарушают растительный покров на территориях размерами от десятков до сотен квадратных километров. Формируются специфические местообитания — шлаково-пепловые поля, лавовые потоки, конусы выноса «сухих речек», где периодическими вулканогенными воздействиями поддерживается существование своеобразных растительных сообществ. Восстановление коренной растительности на вулканических плато и склонах действующих вулканов идет медленно, так как динамические процессы периодически нарушаются новыми вулканическими извержениями. В связи с этим, на вулканических плато широко распространены пионерные и серийные группировки, серийные сообщества, а также длительнопроизводные сообщества тополевых и лиственничных лесов и редколесий.

В дальнейшем нам представляется важным и перспективным продолжение начатых исследований в различных районах полуострова Камчатка и Курильских островов, что позволит выявить общие региональные закономерности вулканогенной динамики растительности российского Дальнего Востока. Кроме того, необходимо изучать темпы аккумуляции органического вещества на ювенильных субстратах, особенности формирования почвенного покрова, процессы гумусонакопления с привлечением данных о составе почвенной биоты, включая бактерии, грибы и водоросли. Подобные исследования позволят получить новые данные о закономерностях формирования биогеоценозов в экстремальных условиях среды.

Литература

- Александрова В.Д. 1964. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т.3. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.300–447.
- Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности. Л.: Наука. 275 с.
- Александрова В.Д. 1981. Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация // Ботан. журн. Т.66. № 5. С.636–649.
- Александрова В.Д. 1983. Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука. 142 с.
- Алисов Б.П. 1957. Принципы климатического районирования // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 6. С.15–18.
- Алисов Б.П. 1969. Климат СССР. М.: Высшая школа. 104 с.
- Андреев В.И., Андреев А.В., Самкова Т.Ю., Соболевская О.В. 2006. Влияние Большого трещинного Толбачинского извержения (БТГИ) 1975–76 гг. на некоторые параметры окружающей среды в течение 30 лет // Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле. № 2. Вып.8. С.163–176.
- Арктическая флора СССР. 1960–1987. Вып.1–10. М.–Л.: Наука.
- Афоница О.М. 2002. Дополнения к флоре мхов архипелага Северная Земля// Новости сист. низш. раст. Т.36. С.203–210.
- Афоница О.М. 2004. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб. 259 с.
- Афоница О.М., Королева Т.М. 2006. Мхи острова Четырехстолбового (архипелаг Медвежьего острова, Восточно-Сибирское море // Новости сист. низш. раст. Т.40. С.294–306.
- Бакалин В.А. 2005. Монографическая обработка рода *Lophozia* (Dumort.) Dumort. s. str. М.: Наука. 239 с.
- Бакалин В.А. 2009. Флора и фитогеография печеночников (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) Камчатки и прилегающих островов. М.: Т-во научн. изданий КМК. 367 с.
- Бардунов Л.В., Черданцева В.Я. 1982. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск: Наука. 208 с.
- Бардунов Л.В., Черданцева В.Я. 1984. Материалы по флоре листостебельных мхов Южных Курильских островов // Систематико-флористические исследования флоры споровых растений Дальнего Востока. Владивосток. С.34–53.
- Бейдеман И.Н., Беспалова З.Г., Рахманина А.Т. 1962. Эколого-геоботанические исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 464 с.
- Белкина О.А. 2001. Находка *Tetradontium repandum* (Funck) Schwägr. (Musci) в России // Arctoa. Т.10. С.71–74.
- Биркенгоф А.Л. 1938. Леса центральной части полуострова Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчат. Вып.6. 193 с.
- Благодатских Л.С. 1984. Листостебельные мхи Колымского нагорья. Магадан. 47 с.
- Благодатских Л.С., Жукова А.Л., Матвеева Н.В. 1979. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С.54–60.
- Блюменталь И.Х. 1990. Очерки по систематике фитоценозов. Л.: Изд-во СПб. ун-та. 224 с.
- Большое трещинное Толбачинское извержение. Камчатка, 1975–1976. 1984. М.: Наука. 637 с.
- Борисов А.А. 1967. Климаты СССР. М.–Л.: Гидрометеиздат. 296 с.

- Борисов А.А. 1970. Климатография Советского Союза. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 331 с.
- Брайцева О.А., Егорова И.А., Несмачный И.А., Селягин О.Б., Сулержицкий Л.Д. 1978. Тефрохронологическое датирование лавовых комплексов и реконструкция истории формирования современного вулкана // Бюл. вулканолог. ст. № 55. С.41–53.
- Брайцева О.А., Егорова И.А., Сулержицкий Л.Д. 1979. Тефрохронологические исследования вулкана Карымский // Вулканология и сейсмология. № 1. С.48–58.
- Брайцева О.А., Егорова И.А., Сулержицкий Л.Д. 1983. Тефрохронологические и палинологические исследования в районах активного вулканизма // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 6. С.84–91.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупкина Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука. 227 с.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Флеров Г.Б., Пономарева В.В., Сулержицкий Л.Д., Литасова С.Н. 1984а. Голоценовый вулканизм Толбачинской региональной зоны шлаковых конусов // Большое трещинное Толбачинское извержение. Камчатка, 1975–1976. М.: Наука. С.177–222.
- Брайцева О.А., Сулержицкий Л.Д., Литасова С.Н., Гребзды Э.Н. 1984б. Радиоуглеродные даты отложений почвенно-пирокластических чехлов Ключевской группы // Вулканология и сейсмология. № 2. С.110–116.
- Быкасов В.Е. 1981. Шлаково-пепловый чехол извержения 1975 г. и поражение растительности Толбачинского дола // Вулканология и сейсмология. № 1. С.76–78.
- Быкасов В.Е., Быкасов А.В. 2009. Толбачинский дол: экологическая катастрофа 1975 года и её последствия // Материалы Междунар. совещания «Развитие природной среды востока Азии в плейстоцене-голоцене (рубежи, факторы, этапы освоения человеком)». Владивосток, 14–18 сентября 2009 г. Владивосток: Дальнаука. С.37–39.
- Быков Б.А. 1960. 1962. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата. Т.1. 316 с.; Т.2. 436 с.
- Василевич В.И. 1985. О методах классификации растительности // Ботан. журн. Т.70. № 12. С.1596–1604.
- Васильев В.Н. 1956. Растительность Анадырского края. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 218 с.
- Виноградов В.Н., Муравьев Я.Д. 1981. Изменчивость современных ледников вулканических районов Камчатки // МГИ. Вып.42. С.164–169.
- Виноградов В.Н., Муравьев Я.Д., Цветков Д.Г. 1982. Новая подвижка ледника Бильченков // Вопросы географии Камчатки. Вып.8. Петропавловск-Камчатский. С.96–98.
- Вяткина М.П., Казаков Н.В., Муравьев Я.Д. 2007. Динамика растительности и почв в долине ледника Бильченков после дегляциации // Материалы гляциологических исследований. № 102. С.178–186.
- Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Титов А.Н., Домбровская А.В. 2007. Лишайники (35 очерков) // Красная книга Камчатки. Т.2. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С.255–296.
- Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С. 2009. Новые данные о пармелиевых лишайниках и калиционидных грибах Камчатки // Новости сист. низш. раст. СПб. Т.42. С.169–172.
- Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Кузнецова Е.С. 2008. Новые и редкие для флоры Камчатки виды лишайников: предложения к внесению в Красную книгу Камчатского края // Материалы IX Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», посвященной 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства

- Ф.П. Рябушинского. Петропавловск-Камчатский, 25–26 ноября 2008 г. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С.56–59.
- Гимельбрант Д. Е., Степанчикова И. С., Кузнецова Е. С. 2009. Лишайники некоторых кустарников и кустарничков полуострова Камчатки // *Новости сист. низш. раст.* СПб. Т.43. С.150–171.
- Гимельбрант Д. Е., Степанчикова И. С., Кузнецова Е. С. 2011. Лишайники на камнях (Ключевская группа вулканов): Краткий полевой определитель. Елизово. 39 с.
- Голубицкая И.Н., Нешатаева В.Ю. 1994. Сообщества ольхового стланика // Ю.Н. Нешатаев, В.Ю. Нешатаева, А.Т. Науменко (ред.). *Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка)*. СПб. С.107–118. (Тр. Ботан. ин-та РАН. Вып.16).
- Горчаковский П.Л. 1975. *Растительный мир высокогорного Урала*. М., Наука, 283 с.
- Горшков Г.С., Дубик Ю.М. 1969. Направленный взрыв на вулкане Шивелуч // *Вулканы и извержения*. М.: Наука. С.3–38.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И. 1972. Картирование растительности в съёмочных масштабах // *Полевая геоботаника*. Т.4. Л.: Наука. С.137–334.
- Григорьев А.А., Будыко М.И. 1959. Классификация климатов СССР // *Изв. АН СССР. Сер. геогр.* № 3. С.3–18.
- Гришин С.Ю. 1992. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола // *Ботан. журн.* Т.77. № 1. С.92–100.
- Гришин С.Ю. 1996. Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов. Владивосток: Дальнаука. 154 с.
- Гришин С.Ю. 2003. Крупнейшие извержения XX века на Камчатке и Курильских островах и их влияние на растительность // *Изв. РГО*. Т.135. Вып.3. С.19–28.
- Гришин С.Ю. 2007. Влияние на растительность извержения группы Туйла на Ключевской Сопке (Камчатка) // *Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле*. № 2. Вып.10. С.9–16.
- Гришин С.Ю. 2010. Растительный покров района, испытавшего воздействие пеплопада Толбачинского извержения 1975 г. (Камчатка) // *Изв. РГО*. Т.142. Вып.1. С.32–40.
- Гришин С.Ю., Крестов П.В., Верхолат В.П., Левус А.П. 1997. Влияние катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка, 1907) на лесную растительность // *Комаровские чтения*. Вып.43. С.210–244.
- Гришин С.Ю., Шляхов С.А. 2009. Растительность и почвы Толбачинского дола (Камчатка) // *Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле*. № 2. Вып.14. Владивосток. С.130–142.
- Гущенко И.И. 1979. *Извержения вулканов мира: Каталог*. М.: Наука. 475 с.
- Действующие вулканы Камчатки. 1991 / Под ред. С.А. Федотова, Ю.П. Масуренкова. Т.1. М.: Наука. 304 с.
- Дулин М.В. 2009. Печеночники тундрового пояса Толбачинского вулканического массива (Камчатка) // *Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XVI Всерос. молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 6–10 апреля 2009 г.)*. Сыктывкар. С.55–58.
- Дулин М.В. 2010а. Новый вид печеночников для флоры Камчатского края // *Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол.* Т.115. Вып.3. М. С.68–69.
- Дулин М.В. 2010б. К флоре печеночников Толбачинского вулканического массива (Камчатский край, Россия) // *«Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии»: Материалы Всероссийской конф. с междунар. участием, посвященной памяти Л.В. Бардунова (1932–2008 гг.)*. (15–19 сентября 2010 г., г. Иркутск). Иркутск. С.82–84.

- Егорова Т.В. 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 772 с.
- Елагин И.Н. 1963а. Эколого-фенологическая характеристика каменноберезовых лесов Центральной Камчатской депрессии // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.229–258.
- Елагин И.Н. 1963б. Заросли ольхового стланика на Камчатке // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.313–323.
- Ефремов Д.Ф. 1969. Леса Камчатки // Леса Дальнего Востока. М. С.212–227.
- Ефремов Д.Ф. 1973. Лиственничники центральной части Камчатки (экология, типология, особенности роста и формирования). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. с.-х.н. Хабаровск: ДальНИИЛХ. 34 с.
- Жданов И.С. 2008. Лишайники Кандалакшского горного массива (Мурманская область). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. М. 232 с.
- Захарихина Л.В. 2001. Почвы Западной Камчатки и их охрана в районах техногенного воздействия. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. М.: МГУ. 23 с.
- Захарихина Л.В. 2004. Некоторые особенности преобразования вулканических пеплов в процессе почвообразования // Вулканология и сейсмология. № 3. С.54–62.
- Захарихина Л.В. 2009. Роль вулканических пеплов в формировании геохимических свойств растений в условиях современного вулканизма (на примере Камчатки) // Вестн. Томского гос. ун-та. Томск. С.188–194.
- Захарихина Л.В., Литвиненко Ю.С. 2008. Роль вулканических пеплов в формировании почвенно-растительного покрова в зоне современного эксплозивного вулканизма // Вулканология и сейсмология. № 1. С.19–34.
- Захарихина Л.В., Литвиненко Ю.С. 2011. Генетические и геохимические особенности почв Камчатки. М.: Наука. 245.
- Захарихина Л.В., Шоба С.А. 2003. О динамике почвообразования в условиях активного вулканизма // Вестн. Моск. ун-та. Сер.17. Почвоведение. № 4. С.55–62.
- Зонн С.В., Карпачевский Л.О., Стефин В.В. 1963. Лесные почвы Камчатки. М.: Изд-во АН СССР. 264 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2004. Флора мхов средней части европейской России. Т.2. *Fontinalaceae – Amblystegiaceae*. М. С.609–944.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Пронькина Г.А. 2004. Мхи // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып.3. Лишайники и мохообразные. М. С.274–366.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. 316 с.
- Кабанов Н.Е. 1963. Типы лиственничных лесов Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.12–125.
- Кабанов Н.Е. 1969. Леса Камчатской области // Леса СССР. М.: Наука. Т.4. С.714–740.
- Кабанов Н.Е. 1972. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношении. М.: Наука. 137 с.
- Камчатка, Курильские и Командорские острова: История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. 1974. И.В. Лучицкий (ред.). М.: Наука. 440 с.
- Камчатка: справочник туриста. 1994 / Под ред. В.И. Кириллова. Петропавловск-Камчатский: РИО КОТ. 228 с.
- Карев Г.И. 1933. Типы лесов долины р. Камчатки: Научный отчет НИС АКО // Материалы Лесообследов. экспед. АКО 1931 г. Петропавловск-Камчатский. Рукопись / Фонды Гос. архива Камчат. обл. Фонд № 544. Опись 1. 76 с.

- Карпачевский Л.О., Взнуздаев Н.А. 1962. К характеристике лесных вулканических почв центральной части долины р. Камчатки // Тр. Первой Сибир. конф. почвоведов. Красноярск. С.239–254.
- Классификация и диагностика почв России. 2004 / Под ред. Л.Л. Шишова, В.Д. Тонконогова, И.И. Лебедевой. Смоленск: Ойкумена. 342 с.
- Козицкая Л.Т., Разживин В.Ю. 1985. Реликтовые криоксерофитные сообщества запада Чукотского полуострова и их почвы // Экология. № 3. С.32–38.
- Колаковский А.А. 1937. Растительность Бзыбского известкового хребта как кормовая база для животноводства. Сухуми. 78 с.
- Колаковский А.А. 1940. Растительность альпийских хребтов Таймас и Эрцог в Абхазии // Тр. Тбилис. ботан. ин-та. Т.7. С.1–78.
- Комаров В.Л. 1912. Путешествие по Камчатке в 1908–1909 гг. // Камчатская экспедиция Ф.П. Рябушинского. Ботан. отд. СПб. Вып.1. 456 с.
- Комаров В.Л. 1927–1930. Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР. Т.1. 339 с.; Т.2. 369 с.; Т.3. 210 с.
- Комаров В.Л. 1940. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. Т.1. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 5–52.
- Комаров В.Л. 1951. Флора полуострова Камчатки. Ч. I // Избр. соч. М.–Л.: Изд-во АН СССР. Т.7. С. 5506.
- Кондратюк В.И. 1974. Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат. 204 с.
- Константинова Н.А. 1989. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печеночников Севера // Проблемы бриологии в СССР. Л. С.126–142.
- Константинова Н.А. 1998. Основные черты флор печеночников севера Голарктики (на примере сравнительного анализа флоры печеночников Мурманской области). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. М. 35 с.
- Константинова Н.А. 2000. Анализ ареалов печеночников севера Голарктики // Arctoa. № 9. С. 29–94.
- Кораблёв А.П. 2011. Формирование лесной растительности на вулканогенных отложениях Камчатки (на примере плато Толбачинский дол). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. СПб. 27 с.
- Кораблёв А.П., Нешатаева В.Ю. 2009. Роль мощных вулканических пеплопадов в формировании растительности на лавах (п-ов Камчатка) // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата. Тез. Междунар. науч. конф. Апатиты. С.68–69.
- Кораблёв А.П., Нешатаева В.Ю. 2011а. Классификация растительных сообществ вулканогенных местообитаний (Толбачинский дол, Камчатка) // Материалы Всерос. конф. «Развитие геоботаники: история и современность». СПб. С.53.
- Кораблёв А. П., Нешатаева В. Ю. 2011б. Динамика лесной растительности на лавовых потоках плато Толбачинский дол (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Ботан. журн. Т.96. № 11. С.1440–1457.
- Красная книга Камчатки. 2007. Т.2. Петропавловск-Камчатский. 341 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М.: Т-во научн. изданий КМК. 855 с.
- Крашенинников С.П. 1755. Описание земли Камчатки. СПб.: Изд-во Академии наук. Т.1. 438 с.

- Лавренко Е.М. 1947. Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.9–13.
- Лавренко Е.М. 1982. Растительные сообщества и их классификация // Ботан. журн. Т. 67. № 5. Л.: Наука. С. 572–580.
- Липшиц С.Ю., Ливеровский Ю.А. 1937. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчат. Вып.4. 220 с.
- Ловелиус Н.В. 1970. Влияние извержений вулканов на растительность Камчатки // Ботан. журн. Т.55. № 11. С. 1630–1633.
- Лукичева А.Н. 1962. Принципы подбора цветковых обозначений для мелкомасштабных геоботанических карт / Принципы и методы геоботанического картографирования. М.–Л.: Изд-во АН СССР. с.244–253.
- Любимова Е.Л. 1961. Камчатка: Физико-географический очерк. М.: Географгиз. 190 с.
- Ляхов М.Е. 1961. О муссонности климата Камчатки // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 3. С.47–49.
- Ляхов М.Е. 1963. Влияние рельефа и морей на температуру воздуха Камчатки // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР. С.98–115.
- Макензи Ф. 2010. Вулкан: зона эксперимента // National Geographic Россия. № 6. М. С.132–149.
- Малинин О.И. 1981. Вулканические почвы лиственничных лесов Камчатки (география, систематика, лесохозяйственное использование): Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. М.: МГУ. 27 с.
- Мальшев А.И. 2000. Жизнь вулкана. Екатеринбург: УрО РАН. 262 с.
- Манько Ю.И. 1974. Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов // Комаровские чтения. Вып.22. Владивосток. С.5–31.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1978. Еловые леса Камчатки. М.: Наука. 256 с.
- Манько Ю.И., Сидельников А.Н. 1989. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток: ДВО АН СССР. 188 с.
- Мелекесцев И.В. 1980. Вулканизм и рельефообразование. М.: Наука. 212 с.
- Мелекесцев И.В. 1974а. Геоморфологический очерк // Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука. С.10–17.
- Мелекесцев И.В. 1974б. Рельеф и современная структура Курило-Камчатской области: Соотношение современной структуры и морфоструктуры // Там же. С.17–30.
- Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Эрлих Э.Н., Кожемяка Н.Н. 1974. Вулканические горы и равнины // Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука. С.142–161.
- Мелекесцев И.В., Краевая Т.С., Брайцева О.А. 1970. Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки. М.: Наука. 104 с.
- Мелекесцев И.В., Хренов А.П., Кожемяка Н.Н. 1991. Тектоническое положение и общий очерк вулканов Северной группы и Срединного хребта // Действующие вулканы Камчатки. Т.1. М.: Наука. С.74–83.
- Муравьев Я.Д., Фарберов А.И., Чубарова О.С., Прибылов Е.С. 1987. Сейсмовулканическая обстановка на Ушковском вулкане и подвижка ледника Бильченков в 1980–1983 гг. // МГИ. Вып.60. С.141–147.
- Научно-прикладной справочник по климату. Камчатская область. Вып. 27. 2001. СПб.: Гидрометеоиздат. 597 с.

- Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 1994. Лиственничники и лиственничные редколесья // Ю.Н. Нешатаев и др. (ред.). Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). Тр. БИН РАН. Вып.16. СПб. С.19–39.
- Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 2002. Природные условия Южно-Камчатского заказника // Флора и растительность Южной Камчатки. Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. Вып.3. Петропавловск-Камчатский. С.17–35.
- Нешатаев Ю.Н. 1971. Методика обработки геоботанических описаний в учебной практике кафедры геоботаники Ленинградского университета // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука. С.23–37.
- Нешатаев Ю.Н. 1981. Разработка вопросов классификации растительности на кафедре геоботаники Ленинградского университета. // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. № 21. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. С.69–75.
- Нешатаев Ю.Н. 1987. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 192 с.
- Нешатаев Ю.Н. 2001а. О некоторых задачах и методах классификации растительности // Растительность России. № 1. СПб. С.57–61.
- Нешатаев Ю.Н. 2001б. Проблема первичной редукции видов при анализе сводных геоботанических таблиц и разработка аналитических программ // Растительность России. № 2. СПб. С.99–108.
- Нешатаев Ю.Н., Нешатаева В.Ю. 1985. Закономерности размещения сообществ *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Кроноцком государственном заповеднике // Ботан. журн. Т.70. № 3. С.382–389.
- Нешатаева В.Ю. 1983а. Формация кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике на Камчатке // Ботан. журн. Т.68. № 8. С.1059–1066.
- Нешатаева В.Ю. 1983б. Эколого-биологический анализ видового состава формации кедрового стланика в Кроноцком заповеднике на Камчатке // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.3. Биология. Вып.4. № 9. С.53–63.
- Нешатаева В.Ю. 1987. Сукцессии растительности на отложениях «сухих рек» в Центральной долине Камчатки // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.3. Биология. Вып.3. № 17. С.45–52.
- Нешатаева В.Ю. 1988. Формация кедрового стланика на Камчатке. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. Л.: БИН АН СССР. 21 с.
- Нешатаева В.Ю. 1994. Сообщества кедрового стланика / Ю.Н. Нешатаев и др. (ред.). Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). СПб. С.81–106. (Тр. БИН РАН. Вып.16).
- Нешатаева В.Ю. 2002. Растительность Южно-Камчатского заказника // Флора и растительность Южной Камчатки. Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. Вып.3. Петропавловск-Камчатский. С.137–232.
- Нешатаева В.Ю. 2004. Эколого-фитоценотическая классификация сообществ каменно-березовых лесов полуострова Камчатки // Растительность России. № 6. С.54–82.
- Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М.: Т-во научн. изданий КМК. 572 с.
- Нешатаева В.Ю. 2011. Сообщества кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.) полуострова Камчатка // Растительность России. № 19. С.71–100.
- Нешатаева В.Ю., Кораблёв А.П. 2011. Отражение вулканогенной динамики растительного покрова плато Толбачинский дол (Камчатка) на геоботанических картах // Материа-

- лы Всерос. конф. «Развитие геоботаники: история и современность». СПб., 31 января–2 февраля 2011 г. С. 85.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю. 2005. Распределение почв и растительности на западном макросклоне Ключевской группы вулканов (Камчатка) // Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно-нарушенных ландшафтах. Петрозаводск. С.65–68.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Нешатаев В.Ю. 2009а. Лиственничные леса и редколесья из *Larix cajanderi* (*Pinaceae*) Центральной Камчатки // Ботан. журн. Т.94. № 4. С.492–521.
- Нешатаева В.Ю., Кораблёв А.П., Вяткина М.П. 2010. Еловые леса из *Picea ajanensis* (*Pinaceae*) Центральной Камчатки и их классификация // Ботан. журн. Т.95. № 11. С.1521–1549.
- Нешатаева В.Ю., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Чернядьева И.В. 2002. Коренные старовозрастные каменноберезовые леса Юго-Западной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы III науч. конф. 27–28 ноября 2002. Петропавловск-Камчатский. С.69–73.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Нешатаев В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2005а. Горные тундры Ключевского Дола (Ключевская группа вулканов, Центральная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VI науч. конф. 29–30 ноября 2005 г. Петропавловск-Камчатский. С.210–215.
- Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Нешатаев В.Ю., Чернягина О.А., Дулин М.В. 2005б. Пойменные леса Юго-Западной Камчатки (флористическая и ценотическая характеристика) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. V науч. конф. 22–24 ноября 2004 г. Петропавловск-Камчатский. С.70–102.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Головнёва Л.Б., Гимельбрант Д.Е., Чернядьева И.В., Степанчикова И. С. 2006а. Тополевые редколесья на вулканогенных отложениях Толбачинского дола // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII Междунар. науч. конф. 28–29 ноября 2006 г. Петропавловск-Камчатский. С.107–111.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Нешатаев В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2006б. Горно-тундровая растительность вулканических плато в Ключевской группе вулканов (геоботаническая, бриофлористическая и лишенобиотическая характеристика) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VI науч. конф. 29–30 ноября 2005 г. Петропавловск-Камчатский. С.108–145.
- Нешатаева В.Ю., Вяткина М.П., Головнёва Л.Б., Гимельбрант Д.Е., Чернядьева И.В., Оскольский А.А., Степанчикова И.С. 2007а. Тополевые редколесья на вулканических отложениях Толбачинского дола в Ключевской группе вулканов (Центральная Камчатка) (геоботаническая, бриофлористическая и лишенобиотическая характеристика) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VII Междунар. науч. конф. 28–29 ноября 2006 г. Петропавловск-Камчатский. С.92–119.
- Нешатаева В.Ю., Головнёва Л.Б., Вяткина М.П., Гимельбрант Д.Е., Чернядьева И.В., Степанчикова И.С., Кораблёв А.П., Алексеев П.И. 2007б. Формирование пионерного растительного покрова на лавовых потоках Северного и Южного прорывов (Толбачинский дол, Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Сохранение биоразнообразия

- Камчатки и прилегающих морей: Материалы VIII Междунар. науч. конф. 27–28 ноября 2007 г. Петропавловск-Камчатский. С.78–82.
- Нешатаева В.Ю., Головніва Л.Б., Вяткина М.П., Гимельбрант Д.Е., Чернядьева И.В., Кораблёв А.П., Алексеев П.И., Степанчикова И.С. 2008а. Формирование лесной растительности на вулканогенных отложениях Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. VIII Междунар. науч. конф. 27–28 ноября 2007 г. Петропавловск-Камчатский. С.167–227.
- Нешатаева В.Ю., Головніва Л.Б., Вяткина М.П., Гимельбрант Д.Е., Дулин М.В., Степанчикова И.С., Кораблёв А.П. 2008б. Растительный покров лавовых потоков в горно-тундровом поясе Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IX Междунар. науч. конф. 25–26 ноября 2008 г. Петропавловск-Камчатский. С.89–94.
- Нешатаева В.Ю., Головніва Л.Б., Вяткина М.П., Гимельбрант Д.Е., Чернядьева И.В., Кораблёв А.П., Дулин М.В., Степанчикова И.С., Кузьмина Е.Ю. 2009б. Формирование горно-тундровой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола (Ключевская группа вулканов, Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Докл. IX Междунар. науч. конф. 25–26 ноября 2008 г. Петропавловск-Камчатский. С.60–78.
- Ниценко А.А. 1966. О критериях выделения растительных ассоциаций // Ботан. журн. Т.51. № 8. С.1085–1094.
- Новаковский А.Б. 2004. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPH5» // Автоматизация научных исследований. (Тр. Коми НЦ УрО РАН. Вып.27). Сыктывкар. 28 с.
- Новейший и современный вулканизм на территории России. 2005 / Отв. ред. Н.П. Лавров. Ин-т физики Земли им. О.Ю. Шмидта. М.: Наука. 604 с.
- Овсянников А.А., Хренов А.П., Муравьев Я.Д. 1985. Современная фумарольная деятельность на вулкане Дальний Плоский // Вулканология и сейсмология. № 5. С.80–97.
- Павлов Н.В. 1936. Березовые леса западного побережья Камчатки // Бюл. Моск. общ. испыт. прир. Отд. биол. Т.45. Вып.2. С.129–138.
- Пармузин Ю.П. 1967. Северо-Восток и Камчатка. Очерки природы. М.: Мысль. 368 с.
- Потёмкин А.Д., Дулин М.В. 2008. Новые находки печеночников в Камчатской области // Arctoa. № 17. М. С.221.
- Рассохина Л.И., Науменко А.Т. 1986. Лиственничные леса в бассейне Кроноцкого озера // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главхота РСФСР. С.22–34.
- Резолюция 3-го Всесоюзного совещания по классификации растительности. 1972. Ленинград, 19–22 октября 1971 г. Л. 8 с.
- Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н. 1970. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л. 824 с.
- Сверлова Л.И. 1971. Теплообеспеченность различных территорий Дальнего Востока // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток. Т.1. С.227–236.
- Семенов В.И. 1988. В краю горячих источников. Петропавловск-Камчатский: Дальзидат. Камч. отд-ние. 143 с.
- Сергиевская Л.П. 1951. Степи Бурят-Монголии // Тр. Томского гос. ун-та. Т.116. С.217–279.

- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. 1981. Влияние извержения вулкана Толбачик 1975–1976 гг. (Камчатка) на растительность // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.107–144.
- Сидельников А.Н., Шафрановский В.А. 1985. Зарастание пеплово-шлаковых отложений вулкана Тятя // Вулканизм и связанные с ним процессы: Тез. докл. VI Всесоюзного вулканологического совещания. Вып.3. Геотермия, действующие гидротермальные процессы и рудообразование. Петропавловск-Камчатский. С.261–262.
- Слинченкова Е.Ю. 1984. Кривофитно-степные сообщества среднего течения р. Амгуэмы (перешеек Чукотского полуострова) // Ботан. журн. Т.69. № 11. С.1509–1519.
- Соболевская К.А. 1950. Растительность Тувы. Новосибирск. 140 с.
- Соколов И.А. 1973. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М.: Наука. 224 с.
- Соколов И.А., Таргульян В.О. 1964. К характеристике почвообразования на Камчатке // Тр. конф. почвоведов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. С.27.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985–1996 / Под ред. С.С. Харкевича. Л.; СПб.: Наука. Т.1–8.
- Сочава В.Б. 1961. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Классификация растительности и геоботаническая картография. Свердловск. (Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. Вып.27). С.5–22.
- Станюкович К.В. 1973. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш. 310 с.
- Степанова К.Д. 1962. О своеобразии флоры и растительных группировок лугов Камчатки // Комаровские чтения. Вып.10. Владивосток. С.3–22.
- Стефин В.В. 1962. Некоторые лесорастительные свойства почв лиственничников долины р. Камчатки // Тр. I Сибир. конф. почвоведов. Красноярск. С.255–261.
- Сукачев В.Н. 1928. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). М.–Л.: Изд-во «Книга». 4-е изд. 232 с.
- Сукачев В.Н. 1930. Руководство к исследованию типов леса. М.–Л.: Гос. изд-во сельскохоз., колхоз. и кооператив. лит. 328 с.
- Сукачев В.Н. 1934а. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат. 614 с.
- Сукачев В.Н. 1934б. Что такое фитоценоз? // Сов. ботаника. № 5. С.4–18.
- Трасс Х.Х. 1976. Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука. 252 с.
- Турков В.Г. 1963. Естественное возобновление основных древесных пород среднего течения р. Камчатки и меры содействия ему // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.126–167.
- Турков В.Г. 1964. Леса полуострова Камчатки, их естественное возобновление и хозяйство в них. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. Красноярск: Ин-т леса СО АН СССР. 24 с.
- Турков В.Г., Шамшин В.А. 1963. Лесоводственно-таксационная характеристика каменно-березовых древостоев Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.259–296.
- Тюлина Л. Н. 1936. Растительность западного побережья Камчатки: Отчет Почвенно-ботанического отряда Камчатской экспедиции СОПС АН СССР. Рукопись / Архив БИН им. В. Л. Комарова РАН. Разд. I. Опись 1. № 770. 280 с.

- Украинская Г.Я. 1996. О внутривидовых таксонах рода *Plagiothecium* Schimp. // Новости сист. низш. раст. Т.31. С.179–185.
- Федотов С.А., Балеста С.Т., Двигало В.Н., Разина А.А., Флеров Г.Б., Чирков А.М. 1991. Новые Толбачинские вулканы // Действующие вулканы Камчатки. Т.1. М.: Наука. С.214–274.
- Федотов С.А., Чириков А.М., Разина А.А. 1984. Северный прорыв // Большое трещинное Толбачинское извержение. Камчатка. 1975–1976. М.: Наука. С.11–74.
- Флеров Г.Б., Овсянников А.А. 1991. Вулкан Ушковский / Действующие вулканы Камчатки. Т.1. М.: Наука. С.156–166.
- Флора Сибири. 1988–1997. Новосибирск: Наука. Т.1–13.
- Хоментовский П.А. 1995. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке. Владивосток: Дальнаука. 226 с.
- Хренов А.П., Двигало В.Н., Кирсанов И.Т., Федотов С.А., Горельчик В.И., Жаринов Н.А. 1991. Вулкан Ключевской // Действующие вулканы Камчатки. Т.1. М.: Наука. С.106–155.
- Цвелёв Н.Н. 1976. Злаки СССР. Л.: Наука. 788 с.
- Черданцева В.Я., Осипов С.В. 1998. К флоре листостебельных мхов (Musci) полуострова Камчатка // Ботан. журн. Т.83. № 7. С.85–92.
- Чернядьева И.В. 2005. Листостебельные мхи окрестностей ледника Бильченок (Ключевская группа вулканов, полуостров Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VI науч. конф., Петропавловск-Камчатский, 29–30 ноября 2005 г. Петропавловск-Камчатский. С.83–87.
- Чернядьева И.В. 2006. Листостебельные мхи скальных выходов вулканов полуострова Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII Междунар. науч. конф., Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006 г. Петропавловск-Камчатский. С.172–175.
- Чернядьева И.В. 2007. К флоре мхов Ключевской группы вулканов (полуостров Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VIII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2007 г. Петропавловск-Камчатский. С.355–359.
- Чернядьева И.В. 2012. Мхи полуострова Камчатка. СПб. 459 с.
- Чернядьева И.В., Игнатова Е.А. 2007. Мхи природного парка «Ключевской» (Камчатка, Дальний Восток) // Ботан. журн. Т.92. № 11. С.1663–1681.
- Чижиков П.Н. 1951. О березовых лесах юга Камчатки // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.56. Вып.4. С.73–79.
- Чирков А.М. 1976. Толбачинское извержение // Природа. № 7. С. 80–93.
- Шамшин В.А. 1963. Лесопожарное районирование Камчатской области // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.: Изд-во АН СССР. С.324–341.
- Шамшин В.А. 1965. Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. Вып.3. Петропавловск-Камчатский. С.83–89.
- Шамшин В.А. 1967. Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки // Вопр. географии Камчатки. Вып.5. С.83–89.
- Шамшин В.А. 1972. Строение естественных каменноберезовых древостоев по густоте, сомкнутости крон и полноте // Лесоводственные исследования на севере Дальнего Востока. Хабаровск. (Тр. ДальНИИЛХ. Вып.14). С.16–21.
- Шамшин В.А. 1999. Каменноберезовые леса Камчатки. М.: ГЕОС. 170 с.

- Шелудякова В.А. 1938. Растительность бассейна р. Индигирки // Сов. ботаника. № 4–5. С.43–79.
- Шелудякова В.А. 1957. Степная растительность якутского Заполярья // Тр. Ин-та биол. Якутского фил. АН СССР. Вып.3. С.68–82.
- Шенников А.П. 1962. К созданию единой естественной классификации растительности // Проблемы ботаники. Т. 6. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.–Л. С.124–132.
- Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 447 с.
- Шляков Р.Н. 1995. Еще раз о «*Bryum schleicheri* var. *latifolium*» (Bryopsida, Bryaceae) // Ботан. журн. Т.80. № 6. С.94–102.
- Шмидт В.М. 1984. Математические методы в ботанике. Л. 288 с.
- Юрцев Б.А. 1976. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Владивосток. С.101–120.
- Юрцев Б.А. 1981. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука. 168 с.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. 1991. Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие по спецкурсу. Пермь. 81 с.
- Якубов В.В. 2000. Флора и растительность вулкана Карымского // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы 1-й регион. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С.52–54.
- Якубов В.В. 2004. Эндемы камчатской флоры // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Сборник материалов V науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Изд-во “Камчатпресс”. С.112–115.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский. 165 с.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. 2007. Сосудистые растения // Красная книга Камчатки. Т. 2. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы / Отв. ред. О. А. Чернягина. Петропавловск-Камчатский. С.14–166.
- Якубов В.В., Чернягина О.А. 2008. Реликты во флоре Камчатки // Материалы IX Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», посвященной 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф. П. Рябушинского, Петропавловск-Камчатский, 25–26 ноября 2008 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. С.127–130.
- Afonina O.M. 2006. New moss record from Chukotskij Autonomous District. 1 // Arctoa. Vol.15. P.270.
- Afonina O.M. 2009. On moss flora of the Sokhondinsky state nature biosphere reserve (Zabaikalsky territory) // Arctoa. Vol. 18. P. 141–150.
- Bakalin V.A. 2008. *Scapania sphaerifera* H.Buch et Tuomik // J. of Bryology. Vol.30, No.3. P.234–235.
- Bakalin V.A., Cherdantseva V.Ya., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Nyushko T.I. 2009. Bryophyte flora of the South Kuril Islands (East Asia) // Arctoa. Vol.18. P.69–114.
- Bednarek-Ochyra H. 2004. *Codriophorus corrugatus* (Briopsida, Grimmiaceae), a new species from East Asia and Southern Alaska // Bryologist. Vol.107. No.3. P.377–384.
- Bednarek-Ochyra H. 2006. A taxonomic monograph of the moss genus *Codriophorus* P. Beauv. (Grimmiaceae) Krakow. 276 p.

- Bjarnason A.H. 1991. Vegetation on lava fields in the Hekla area, Iceland. Sweden, Uppsala. 110 p.
- Blom H.H. 1996. A revision of the *Schistidium apocarpum* complex in Norway and Sweden. Berlin, Stuttgart. 333 p.
- Blom H.H., Ignatova E.A., Afonina O.M. 2006. New records of *Schistidium* (*Grimmiaceae*, Musci) in Russia // *Arctoa*. Vol.15. P.187–194.
- Braitseva O.A., Ponomareva V.V., Sulerzhitsky L.D., Melekestsev I.V., Bailey J. 1997. Holocene key-marker tephra layers in Kamchatka, Russia // *Quaternary Research*. Vol.47. P.125–139.
- Cherdantseva V.Ya., Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2006. New moss records from Sakhalinskaya Province. 2. Kunashir // *Arctoa*. Vol.15. P.268.
- Crews T.E., Kurina L.M., Vitousek P.M. 2001. Organic matter and nitrogen accumulation and nitrogen fixation during early ecosystem development in Hawaii // *Biogeochemistry*. Vol.52. No.3. P.259–279.
- Cutler N.A. 2010. Vegetation–environment interactions in a sub-arctic primary succession // *Polar Biology*. 34. P.693–706.
- Cutler N.A., Belyea L.R., Dugmore A.J. 2008. Spatial patterns of microsite colonisation on two young lava flows on Mount Hekla, Iceland // *J. of Vegetation Science*. 19. P.277–286.
- Czernyadjeva I.V. 2007. *Bucklandiella vulcanicola* (Frissvoll & Deguchi) Bednarek-Ochyra & Ochyra [New national and regional bryophyte records, 16] // *J. of Bryology*. No.29. P.198–199.
- Davydov E. A., Himelbrant D. E., Stepanchikova I. S. 2011. Contribution to the study of *Umbilicariaceae* (lichenized Ascomycota) in Russia. II. Kamchatka Peninsula // *Herzogia*. Bd 24. H.2. P.229–241.
- del Moral R., Rozzell L.R. 2005. Long-term effects of *Lupinus lepidus* on vegetations dynamics at Mount St Helens // *Plant Ecology*. Vol.181. P.203–215.
- del Moral R., Clappitt C.A. 1985. Growth of native plant species on recent volcanic substrates from Mount St. Helens // *American Midland Nature*. 114. P.374–383.
- del Moral R., Ellis E.E. 2004. Gradients in compositional variation on lahars, Mount St. Helens, Washington, USA // *Plant Ecology*. Vol.175. P.273–286.
- del Moral R., Jones C. 2002. Vegetation development on pumice at Mount St. Helens, USA // *Plant Ecology*. Vol.162. P.9–22.
- del Moral R., Wood D.M., Titus J.H. 2005. Proximity, microsites, and biotic interactions during early succession // Dale V.H., Swanson F.J. and Crisafulli C.M. (eds.). *Ecological responses to the 1980 eruption of mount St. Helens*. USA, N.Y., Springer. P.93–110.
- Discover Life http://www.discoverlife.org/mp/20m?act=make_map
- Dulin M.V. 2009. *Scapania sphaerifera* H.Buch et Tuom. // *J. of Bryology*. No.31. P.206.
- Dulin M.V. 2010. To the liverwort flora of Tolbachik volcano (Kamchatka region, Russia) // *Bryoflora of the Russian Far East: taxonomy, genesis, phytogeographic relations: Abstract of Intern. conf. (3–12 September 2010, Vladivostok, Russia)*. Vladivostok. P.29–30.
- Engelmark T. 1999. *Dicranun dispersum* spec. nov. (*Dicranaceae*: Bryopsida: Bryophyta) // *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A. Biologie*. No.592. P.1–8.
- Esslinger T. L. 2011. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada, version 17, May 2011. [Electronic resources]. URL: <http://www.ndsu.edu/pubweb/~esslinge/chcklst/chcklst7.htm>
- Faith D. P., Minchin P. R. and Belbin L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance // *Vegetatio*. 69. P. 57–68.

- Flora of North America north of Mexico. 2007. Vol.27. Bryophyta. P.I. N.Y. 713 p.
- Forbes C.N. 1912. Preliminary observations concerning the plant invasion of some of the lava flows of Mauna Loa, Hawaii // Occas. Pap. B. P. Bishop Mus. 5(1). P.15–23.
- Frisvoll A.A. 1988. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (Bryophyta, Grimmiaceae) in Northern and Central America, Northern Africa, Europe and Asia // Gunneria. Vol.59. 289p.
- Fuller R.N. and del Moral R. 2003. The role of refugia and dispersal in primary succession on Mount St. Helens, Washington // J. of Vegetation Science. 14. P.637–644.
- Gangulee H.C. 1976. Mosses of Eastern India and adjacent regions. Fasc.5. Calcutta. P.1136–1462.
- Grishin S., del Moral R. 1996. Dynamics of forest after catastrophic eruption of Kamchatka's volcanoes // I. Tuner (ed.). Biodiversity and the dynamics of ecosystems. Nation University of Singapore. Singapore. P.133–146.
- Hedenäs L., Bisang I. 2004. Key to European *Dicranum* species // Herzogia. No.17. P.179–197.
- Huebert B., Vitousek P., Sutton J., Elias T., Heath J., Coeppicus S., Howell S. and Blomquist B. 1999. Volcano fixes nitrogen into plant-available forms // Biogeochemistry. Vol.47, No.1. P.111–118.
- Hultén E. 1924. Eruption of a Kamtchatka Volcano in 1907 and its atmospheric consequences // Geologiska Foreningens i Stockholm forhandlingar. No.5. P.407–417.
- Hultén E. Flora of Kamchatka and the adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapsakadem. Handl. Ser.3. Bd 5. No.1. 1927. 346 p.; No.2. 1928. 218 p.; Bd 8. No.1. 1929. 213 p.; No.2. 1930. 358 p.
- Hultén E. 1968. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford. 1008 p.
- Hultén E. 1973. Supplement to Flora of Alaska and Neighboring Territories. A Study in the Flora of Alaska and the Transberingian Connection // Botaniska Notiser. Vol.126. P.459–512.
- Hultén E. 1974. The plant cover of Southern Kamchatka // Arkiv för Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapsakademien. Andra serien. Bd 7. H.2–3. P.181–257.
- Ignatov M.S. 1998. Bryophyte flora of Altai Mountains. VIII. *Brachytheciaceae* (Musci) // Arctoa. Vol.7. P.85–152.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. Vol.15. P.1–130.
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2007. On *Sciuro-hypnum oedipodium* and *S. curtum* (*Brachytheciaceae*, Bryophyta) // Arctoa. Vol.16. P.47–61.
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2010. The genus *Brachythecium* (*Brachytheciaceae*, Musci) in Russia: comments on species and key for identification // Arctoa. Vol.19. P.1–30.
- Ignatova E. A., Fedosov V.E. 2008. Species of *Dicranum* (*Dicranaceae*, Bryophyta) with fragile leaves in Russia // Arctoa. Vol.17. P.63–83.
- Ignatova E., Kuznetzova O., Köckinger H., Hastings R. 2008. A preliminary study of *Coscino-don* (*Grimmiaceae*, Musci) in Eurasia based on morphology and DNA sequence data // Arctoa. Vol.17. P.1–18.
- Ignatova E.A., Muñoz J. 2004. The genus *Grimmia* Hedw. (*Grimmiaceae*, Musci) in Russia // Arctoa. Vol.13. P.101–182.
- Jackson T.A. 1969. The role of pioneer lichens in the chemical weathering of recent volcanic rocks on the island of Hawaii. Ph.D. Thesis. University of Missouri, Columbia. 211 p.
- Khodosovtsev A., Kuznetsova E., Himelbrant D. 2004. Lichen genus *Caloplaca* on the Kamchatka Peninsula (Russian Far East) // Botanica Lithuanica. Vol.10(3). P.195–208.

- Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andreeva E. N., Bezkodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // *Arctoa*. Vol.18. P.1–63.
- Koponen T., Afonina O.M. 1992. Miscellaneous notes on *Mniaceae* (Bryophyta). XV // *Bryobrothera*. Vol.1. P.245–250.
- Kukwa M. 2011. The lichen genus *Ochrolechia* in Europe. Gdańsk: Fundacja Rozwoju Uniwersytetu Gdańskiego. 309 p.
- MacCaughy V. 1917. Vegetation of Hawaiian lava flows // *Bot. Gaz.* 64. P.386–420.
- Minchin P.R. 1987. An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations // *Vegetatio*. 69. P.89–107.
- Murray D.F., Murray B.M., Yurtsev B.A., Howenstein R. 1983. Biogeographic significance of steppe vegetation in subarctic Alaska // *Proc. of Permafrost Fourth Intern. Conf. Washington*. P.883–888.
- Möller H. 1927. Die Laubmoose Kamtschatkas // *Hedwigia*. No.67. P.86–98.
- Morris W.F. and Wood D.M. 1989. The role of *Lupinus lepidus* succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition? // *Ecology*. 70. P.697–703.
- Moss Flora of China. 1999. Vol.1. N.Y.; St. Louis. 273 p.
- Moss Flora of China. 2002. Vol.6. N.Y.; St. Louis. 221 p.
- Muenchen R.A. R for SAS and SPSS users. USA, Tennessee. 2009. 470 p.
- New List of Bryophytes in Korea. 2007. Korea national arboretum. 135 p.
- Noguchi A. 1987. Illustrated moss flora of Japan. P.I. Hiroshima. P.1–242.
- Noguchi A. 1989. Illustrated moss flora of Japan. P.III. Hiroshima. P.493–742.
- Noguchi A. 1994. Illustrated moss flora of Japan. P.V. Hiroshima. P.1013–1253.
- Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. 2011. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi, version 29, April 2011. [Electronic resources]. URL: <http://130.238.83.220/santesson/home.php>
- Nyholm E. 1986. Illustrated flora of nordic mosses. Fasc.1. Copenhagen; Lund. P.1–72.
- Nyushko T.I., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2008. Contribution to moss flora of the Kuril Islands (Russian Far East) // *Arctoa*. Vol.17. P.165–168.
- Oksanen J. 2013. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. 43 p. [Electronic resources]. URL: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>
- Otnyukova T.N. 2002. A study of the *Didymodon* species (*Pottiaceae*, Musci) in Russia. I. Species with caducous leaf apices // *Arctoa*. Vol.11. P.333–336.
- Otnyukova T.N., Ochyra R. 2003. On *Dicranum dispersum* Engelmarm and *Dicranum orientale* Otnyukova // *Arctoa*. Vol.12. P.115–116.
- Persson H. 1970. Contribution to the bryoflora of Kamtschatka // *Rev. bryol. lichénol.* Vol.37. f.2. P.209–221.
- Poli Marchese E. and Grillo M. 2000. Primary succession on lava flows on Mt. Etna // *Acta Phytogeographica Suecica*. Vol.85. P.61–71.
- Schofield W.B., Talbott S.S., Talbott S.L. 2004. Bryophytes from Simeonof Island in the Shumagin Islands, Southwestern Alaska // *J. Hattori Bot. Lab.* Vol.95. P.155–198.
- Skottsberg C. 1941. Plant succession on recent lava flows in the island of Hawaii // *Goteborgs Kungl. Vetenskap-och Vitterhetssamhälles Handlingar Sjätte Fojden. Ser. Byology. Bd 1.* Vol.8. 32 p.
- Sliwa L. 2007. A revision of the *Lecanora dispersa* complex in North America // *Polish Botanical J.* Vol.5. No.1. P.1–70.

- Söderström L. 1996. Preliminary distribution maps of bryophytes in Northwestern Europe. Vol.2. Musci. Trondheim. 69 p.
- Söderström L., De Roo R., Hedderson T. 2010. Taxonomic novelties resulting from recent reclassification of the Lophoziaceae/Scapaniaceae clade // Phytotaxa. Vol.3. P.47–53.
- Steller G.W. 1774. Beschreibung von dem Lande Kamtschatka. Frankfurt und Leipzig. 296 S.
- Tagawa H. 1964. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, south-west Japan. 1. Dynamics of vegetation // Mere. Fac. Sci. Kyusyu Univ. Ser. Ecology. Vol.3. P.165–228.
- Titus J. H. 2009. Nitrogen-fixers *Alnus* and *Lupinus* influence soil characteristics but not colonization by later successional species in primary succession on Mount St. Helens // Plant Ecology. Vol.203. No.2. P.289–301.
- Tsuyuzaki Sh. 1987. Origin of pants recovering on the volcano Usu, northern Japan, since the eruptions of 1977 and 1978 // Vegetatio. Vol.73. P.53–58.
- Tsuyuzaki Sh. 1995. Vegetation recovery patterns in early volcanic succession // J. of Plant Research. Vol.108. No.2. P.241–248.
- Tubanova D.Ya., Goryunov D.V., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2010. On the taxonomy of *Dicranum acutifolium* and *D. fuscescens* complexes (*Dicranaceae*, Bryophyta) in Russia // Arctoa. Vol.19. P.151–164.
- Vanderpoorten A., Hedenäs L., Jacquemart A.-L. 2003. Differentiation in DNA fingerprinting and morphology among species of the pleurocarpous moss genus, *Rhytidiadelphus* (*Hylacomiaceae*) // Taxon. Vol.52. P.229–236.
- Vilnet A. A., Konstantinova N. A., Troitsky A. V. 2010. Molecular insight on phylogeny and systematics of the Lophoziaceae, Scapaniaceae, Gymnomitriaceae and Jungermanniaceae // Arctoa. Vol.19. P.31–50.
- Walker M.D., Walker D.A., Everett K.R., Short S.K. 1991. Steppe vegetation on south facing slopes of pingos, central arctic coastal plain, Alaska, USA // Arctic and Alpine Research. Vol.23. No.2. P.170–188.
- Wood S.N. 2002. Modelling and smoothing parameter estimation with multiple quadratic penalties // J. of the Royal Statistical Society. Ser. Biology. Vol.62. P.413–428.
- Wood S.N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Chapman and Hall/CRC Press. 391 p.
- Zhurbenko M., Himelbrant D., Kuznetsova E., Stepanchikova I. 2012. Lichenicolous fungi from Kamchatka Peninsula, Russia // Bryologist. Vol.115. No.2. P.295–312.
- Zolotov V.I. 2000. The genus *Bryum* (*Bryaceae*, Musci) in the Middle European Russia // Arctoa. Vol.9. P.155–232.

Указатель латинских названий¹

Сосудистые растения

- Acetosa lapponica* (Hiit.) Holub 43
Aconitum delphinifolium DC. 45
A. fischeri Reichenb. 45
Aconogonon tripterocarpum (A. Gray) Hara 43
Actaea erythrocarpa Fisch. 45
Agrostis clavata Trin. 33
A. kudoi Honda 33
A. mertensii Trin. 33
Allium ochotense Prokh. 39
A. strictum Schard. 39
Alnus fruticosa Pall. s.l. 42
A. hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr. 42
Alopecurus aequalis Sobol. 33
A. alpinus Smith subsp. *stejnegeri* (Vasey) Hult. 33
Andromeda polifolia L. 52
Androsace chamejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov 54
A. chamejasme Wulfen subsp. *capitata* (Willd. ex Roem et Schult.) Korobkov 54
A. septentrionalis L. 54
Anemone narcissiflora L. subsp. *sibirica* (L.) Hult. 45
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen. 52
Antennaria angustata Greene 57
A. dioica (L.) Gaertn. 57
Arabis hirsuta (L.) Scop. 46
A. hirsuta (L.) Scop. subsp. *stelleri* (DC.) Hult. 46
Arctagrostis latifolia (R.Br.) Griseb. 33
Arctous alpina (L.) Niedenzu 52
Arenaria capillaris Poir. 43
Armeria maritima (Mill.) Willd. 55
Arnica lessingii Greene 57
Artemisia arctica Less. 57
A. borealis Pall. 58
A. furcata Bieb. 58
A. glomerata Ledeb. 58
A. opulenta Pamp. 58
A. tilesii Ledeb. 58
Aruncus dioicus (Walt.) Fern. 48
Aster alpinus L. 58
A. sibiricus L. 58
Astragalus alpinus L. 50
A. frigidus (L.) A. Gray 50
A. sealei Lepage 50
A. umbellatus Bunge 50
Atragene ochotensis Pall. 45
Avenella flexuosa (L.) Drej. 34
Avenula dahurica (Kom.) Holub 34
Betula ermanii Cham. 42
B. exilis Sukacz. 42
B. middendorffii Trautv. et Mey. 42
B. platyphylla Sukacz. 42
Bistorta plumosa (Small.) D. Löve 43
B. vivipara (L.) S.F. Gray 43
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. 56
Botrychium boreale Milde 30
B. lanceolatum (S. G. Gmel.) Ångstr. 30
B. lunaria (L.) Sw 30
Bromopsis canadensis (Michx.) Holub 34
B. pumpelliana (Scribn.) Holub s.l. 34
Bryanthus gmelinii D. Don 52
Cacalia hastata L. 58
C. kamtschatica (Maxim.) Kudo 58
Calamagrostis angustifolia Kom. subsp. *tenuis* (V. Vassil.) Tzvel. 34
C. korotkyi Litv. 34
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. 34
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. 34
C. purpurascens R. Br. 34
C. purpurea (Trin.) Trin. s.l. 34
C. sesquiflora (Trin.) Trin. 34
Campanula lasiocarpa Cham. 57
Cardamine bellidifolia L. 46
C. umbellata Greene 46
Cardaminopsis lyrata (L.) Hiit. 46
Carex appendiculata (Trautv. et C.A. Mey.) Kuk. 36
C. aquatilis Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. 36
C. augustowiczii Meinsh. 36
C. canescens L. 36
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth 36
C. falcata Turcz. 36
C. flavocuspis Franch. et Savat. subsp. *krascheninnikovii* (Kom. ex V. Krecz.) Egor. 36

- C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. 36
C. globularis L. 36
C. gynocrates Wormsk. 36
C. kamtschatica Gorodk. 37
C. koraginensis Meinsh. 37
C. lachenalii Schkuhr 37
C. limosa L. 37
C. longirostrata C.A. Mey. 37
C. lyngbyei Hornem. subsp. *cryptocarpa*
(C.A. Mey.) Hult. 37
C. media R. Br. 37
C. melanocarpa Cham. et Trautv. 37
C. micropoda C.A. Mey. 37
C. microtricha Franch. 37
C. misandra R. Br. 37
C. nemurensis Franch. 37
C. oxyandra (Franch. et Savat.) Kudo
var. *pauzhetica* (A.E. Kozhevnikov)
A.E. Kozhevnikov 37
C. pallida C.A. Mey. 37
C. rariflora (Wahlenb.) Smith 37
C. rhizina Blytt ex Lindblom subsp. *reventa*
(V. Krecz.) Egor. 37
C. rostrata Stokes 38
C. rupestris All. 38
C. saxatilis L. 38
C. scirpoidea Michx. 38
C. sordida Heurck et Muell. Arg. 38
C. vaginata Tausch subsp. *quasivaginata*
(C.B. Clarke) Malyshev 38
C. vanheurckii Muell. Arg. 38
C. vesicata Meinsh. 38
Cassiope lycopodioides (Pall.) D. Don 52
Castilleja pallida (L.) Spreng. s.l. 56
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. 43
C. maximum L. 44
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench 53
Chamerion angustifolium (L.) Holub 52
C. latifolium (L.) Holub 52
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. 40
Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat. 47
Cirsium kamtschaticum Ledeb. 58
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult. 43
C. arctica Adams 43
C. sarmentosa C.A. Mey. 43
Clematis fusca Turcz. 45
Coeloglossum viride (L.) Hartm. 40
Corallorhiza trifida Chatel. 40
Corydalis arctica M. Pop. 46
Crataegus chlorosarca Maxim. 49
Crepis chrysantha (Ledeb.) Froel. 58
Cryptogramma acrostichoides R. Br. 30
C. stelleri (S.G. Gmel.) Prantl 31
Cypripedium guttatum Sw. 40
C. yatabeanum Makino 40
Cystopteris fragilis (L.) Bernh. subsp. *dickieana*
(R. Sim.) Hyl. 31

Danthonia riabuschinskii (Kom.) Kom. 34
Delphinium brachycentrum Ledeb. 45
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. 34
Dianthus repens Willd. 44
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai 54
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub 32
D. complanatum (L.) Holub 32
D. sitchense (Rupr.) Holub 32
Draba lonchocarpa Rydb. 47
Dryas punctata Juz. 49
Dryopteris expansa (C. Presl) Fras.-Jenky et
Jermy 31
D. fragrans (L.) Schott 31

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult. 38
Elymus hyperarcticus (Polun.) Tzvel. 34
E. kamczadalorum (Nevski) Tzvel. 34
E. mutabilis (Drob.) Tzvel. 34
E. sibiricus L. 34
Empetrum nigrum L. s.l. 51
Epilobium alpinum L. 52
E. hornemannii Reichenb. 52
Equisetum arvense L. 31
E. hyemale L. 31
E. palustre L. 31
E. pratense L. 31
E. scirpoides Michx. 32
E. sylvaticum L. 32
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. 32
Erigeron kamtschaticus DC. 58
E. koraginensis (Kom.) Botsch. 58
E. thunbergii A. Gray 58
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. 38
E. callitrix Cham. ex C.A. Mey. 38
E. humile Turcz. ex Steud. 38
E. polystachyon L. 38
E. scheuchzeri Hoppe 38
E. vaginatum L. 38
Eritrichium kamtschaticum Kom. 55
E. villosum (Ledeb.) Bunge 55
Ermania parryoides (Cham.) Botsch. 47
Eutrema edwardsii R. Br. 47

- Festuca altaica* Trin. 35
F. brevissima Jurtz. 35
F. kamtschatica (St.-Yves) Tzvel. 35
F. kolymensis Drob. 35
F. rubra L. 35
Filipendula camtschatica (Pall.) Maxim. 49
Fritillaria camtschatcensis (L.) Ker-Gawl. 39

Galium boreale L. 57
G. kamtschaticum Stell. ex Schult. et Schult. fil. 57
G. physocarpum Ledeb. 57
G. triflorum Michx. 57
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozh. 44
G. brachypetala (Hornem.) Tolm. et Kozhanczi-kov 44
Gentiana algida Pall. 55
G. glauca Pall. 55
Gentianella auriculata (Pall.) Gillett 55
Geranium erianthum DC. 51
Goodyera repens (L.) R. Br. 40
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. 31
G. jessoense (Koidz.) Koidz. 31

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. 50
Heracleum lanatum Michx. 52
Hieracium umbellatum L. 58
Hierochloa alpina (Sw.) Roem. et Schult. 35
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl. 32
H. selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. 32

Iris setosa Pall. ex Link 40

Juncus beringensis Buchenau 39
J. biglumis L. 39
J. castaneus Smith subsp. *leucochlamys* (Zing. ex V. Krecz.) Hult. 39
J. triglumis L. 39
Juniperus sibirica Burgsd. 33

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. 38
K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. 38

Lagedium sibiricum (L.) Soják 58
Lagotis glauca Gaertn. 56
Larix cajanderi Mayr 32
Lathyrus pilosus Cham. 50
Ledum palustre L. 53
L. palustre L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult. 53

Leontopodium kamtschaticum Kom. 58
Leymus interior (Hult.) Tzvel. 35
Lilium debile Kittlitz 40
Linnaea borealis L. 57
Lloydia serotina (L.) Reichenb. 40
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. 53
Lomatogonium carinthiacum (Wulf) Reichenb. 55
L. rotatum (L.) Fries ex Fern. 55
Lonicera caerulea L. 57
L. chamissoi Bunge ex P. Kir. 57
Luzula arcuata (Wahlenb.) Sw. subsp. *unalasch-kensis* (Buchenau) Hult. 39
L. multiflora (Ehrh. ex Retz.) Lej. subsp. *sibirica* V. Krecz. 39
L. pallescens Sw. 39
L. rufescens Fisch. ex E. Mey. s. str. 39
L. tundricola Gorodk. ex V. Krecz. 39
L. wahlenbergii Rupr. subsp. *piperi* (Cov.) Hult. 39
Lycopodium annotinum L. s. str. 32
L. annotinum L. subsp. *pungens* (Desv.) Hult. 32
L. clavatum L. s. str. 32

Maianthemum bifolium (L.) F.W. Schmidt 40
M. dilatatum (Wood) Nels. et Macbr. 40
Melica nutans L. 35
Mertensia pubescens (Roem. et Schult.) DC. 55
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. 44
M. biflora (L.) Schinz et Thell. 44
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. 44
M. verna (L.) Hiern 44
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl 44
Moneses uniflora (L.) A. Gray 53

Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle 49

Orthilia obtusata (Turcz.) Hara 53
O. secunda (L.) House 53
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge 45
Oxyria digyna (L.) Hill 43
Oxytropis anadyrensis Vass. 50
O. erecta Kom. 50
O. evenorum Jurtz. et Khokhr. 50
O. kamtschatica Hult. 51
O. ochotensis Bunge 51
O. pumilio (Pall.) Ledeb. 51
O. revoluta Ledeb. 51
O. vassiliczenkoi Jurtz. s. str. 51

Pachypleurum alpinum Ledeb. 52

- Padus avium* Mill. 49
Papaver alboroseum Hult. 46
P. microcarpum DC. 46
Parnassia palustris L. 48
Parrya nudicaulis (L.) Regel 47
Pedicularis capitata Adams 56
P. eriophora Turcz. 56
P. labradorica Wirsing 56
P. lanata Willd ex Cham. et Schlecht. 56
P. oederi Vahl 56
P. resupinata L. 56
P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult. 56
P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult. 56
P. verticillata L. 56
Phleum alpinum L. 35
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. 35
Phyllodoce caerulea (L.) Bab. 53
Picea ajanensis (Lindl. ex Gord.) Fisch. ex Carr. 32
Pinus pumila (Pall.) Regel 32
Pleurospermum uralense Hoffm. 52
Poa arctica R. Br. 35
P. attenuata Trin. subsp. *botryoides* (Trin. ex Griseb.) Tzvel. 35
P. glauca Vahl 35
P. kamczatensis Probat. 35
P. leptocoma Trin. s. str. 35
P. malacantha Kom. 35
P. malacantha Kom. var. *vivipara* (Roshev.) Tzvel. 35
P. nemoralis L. 35
P. platyantha Kom. 36
P. platyantha Kom. var. *vivipara* (Kom. ex Roshev.) Tzvel. 36
P. pratensis L. s. str. 36
P. shumushuensis Ohwi. 36
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et. Schult. 55
P. boreale Adams 55
P. campanulatum (Th. Fries.) Lindb. fil. 55
Polypodium sibiricum Sipl. 31
Populus suaveolens Fisch. s.l. 40
P. tremula L. 41
Potamogeton berchtoldii Fieb. 33
P. friesii Rupr. 33
P. gramineus L. 33
P. tenuifolius Rafin. 33
Potentilla elegans Cham. et Schlecht. 49
P. fruticosa L. 49
P. nivea L. 49
P. stolonifera Lehm. ex Ledeb. 49
P. vulcanicola Juz. 49
Primula cuneifolia Ledeb. 54
P. farinosa L. 54
P. nutans Georgi 54
Ptarmica camtschatica (Rupr. ex Heimerl) Kom. 59
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn 31
Pulsatilla nuttalliana (DC.) Bercht. et Presl 45
Pyrola chlorantha Sw. 53
P. incarnata (DC.) Freyn 53
P. minor L. 53
Ranunculus altaicus Laxman subsp. *sulphureus* (Soland) Kadota 45
R. eschscholtzii Schlecht. 46
R. propinquus C.A. Mey. 46
R. pygmaeus Wahlenb. 46
R. subcorymbosus Kom. 46
Rhodiola integrifolia Raf. 47
R. rosea L. 47
Rhododendron aureum Georgi 53
R. camtschaticum Pall. 53
Ribes dikuscha Fisch. ex Turcz. 48
R. triste Pall. 48
Rosa acicularis Lindl. 49
R. amblyotis C.A. Mey. 49
Rubus arcticus L. 49
R. idaeus L. subsp. *melanolasius* Focke. 49
Sagina intermedia Fenzl 44
S. saginoides (L.) Karst. 44
Salix alaxensis Cov. 41
S. arctica Pall. 41
S. bebbiana Sarg. 41
S. caprea L. 41
S. chamissonis Andress. 41
S. erythrocarpa Kom. 41
S. fuscescens Andress. 41
S. glauca L. 41
S. hastata L. 41
S. krylovii E. Wolf 41
S. nummularia Andress. 41
S. phlebophylla Anderss. 41
S. polaris Wahlenb. 41
S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder. 42
S. pulchra Cham. 42
S. reptans Rupr. 42
S. reticulata L. 42
S. schwerinii E. Wolf 42

- S. sphenophylla* A. Skvorts. 42
S. tschuktschorum A. Skvorts. 42
S. udensis Trautv. et Mey. 42
Sanguisorba officinalis L. 49
Saussurea kamschatica Barkalov 59
S. nuda Ledeb. 59
S. pseudo-tilesii Lipsch. 59
Saxifraga calycina Sternb. 47
S. cherlerioides D. Don 47
S. foliolosa R. Br. 47
S. funstonii (Small) Fedde 47
S. hieracifolia Waldst. et Kit. 47
S. merkii Fisch. ex Sternb. 48
S. nelsoniana D. Don s. str. 48
S. nelsoniana D. Don subsp. *insularis* (Hult.) Hult. 48
S. nelsoniana D. Don subsp. *porsildiana* (Calder et Savile) Hult. 48
S. nivalis L. 48
S. purpurascens Kom. 48
S. rivularis L. s.l. 48
S. serpyllifolia Pursh 48
S. setigera Pursh 48
Schizachne komarovii Roshev. 36
Sedum telephium L. var. *purpureum* L. 47
Selaginella rupestris (L.) Spring 32
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. 59
S. cannabifolius Less. 59
S. frigidus (Richards.) Less. 59
S. integrifolius (L.) Clairv. 59
S. resedifolius Less. 59
S. tundricola Tolm. 59
Sibbaldia procumbens L. 49
Silene acaulis (L.) Jacq. 44
S. repens Patr. 44
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd. 59
Sorbaria sorbifolia (L.) A.Br. 50
Sorbus aucuparia L. subsp. *sibirica* (Hedl.) Kryl. 50
S. sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem. 50
Sparganium emersum Rehm. 33
S. glomeratum Laest 33
S. hyperboreum Laest. 33
Spiraea beauverdiana Schneid. 50
S. media Franz Schmidt 50
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong. 44
S. edwardsii R. Br. 44
S. eschscholtziana Fenzl 44
S. fenzlii Regel 45
S. fischeriana Ser. 45
S. laeta Richards. 45
S. longifolia Muehl. ex Willd. 45
Streptopus amplexifolius (L.) DC. 40
Tanacetum borealis Fisch. ex DC. 59
Taraxacum albescens Dahlst. 59
T. ceratophorum (Ledeb.) DC. 59
T. dilutum Dahlst. 59
T. lateritium Dahlst. 60
T. perlatescens Dahlst. 60
T. rubiginans Dahlst. 60
Thalictrum alpinum L. 46
T. contortum L. 46
T. minus L. s.l. 46
T. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey. 46
Tilingia ajanensis Regel et Til. 52
Tofieldia coccinea Richards. 40
Trichophorum alpinum (L.) Pers. 38
T. cespitosum (L.) C. Hartm. 39
Trientalis europaea L. subsp. *arctica* (Fisch. ex Hook.) Hult. 54
Triglochin palustre L. 33
Trisetum sibiricum Rupr. s. str. 36
T. spicatum (L.) K. Richt. s.l. 36
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. 43
U. platyphylla Wedd. 43
Vaccinium praestans Lamb. 53
V. uliginosum L. 53
V. vitis-idaea L. s.l. 54
V. vulcanorum Kom. 54
Valeriana capitata Pall. ex Link. 57
Veratrum oxysepalum Turcz. 40
Veronica grandiflora Gaerth. 56
Viola biflora L. 51
V. crassa Makino 51
V. epiptiloides A. et D. Love 51
V. sachalinensis Boissieu 51
V. selkirkii Pursh ex Goldie 51
Woodsia ilvensis R. Br. 31
- Мхи**
- Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch. 94
Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al. 94
Amphidium lapponicum (Hedw.) Schimp. 76
Anacamptodon latidens (Besch.) Broth. 94
Andreaea alpestris (Thed.) Bruch et al. 67

- A. rupestris* Hedw. var. *rupestris* 67
A. rupestris var. *papillosa* (Lindb.) Podp. 67
A. rupestris var. *sparsifolia* (J.E. Zetterst.) Sharp in Grout 67
Anomobryum julaceum (P. Gaertn. et al.) Schimp. var. *concinatum* (Spruce) J.E. Zetterst. 81
Arctoa anderssonii Wich. 76
A. fulvella (Dicks.) Bruch et al. 76
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwäger. 85
A. turgidum (Wahlenb.) Schwäger. 85
Bartramia ithyphylla Brid. 85
B. pomiformis Hedw. 85
B. subulata Bruch et al. 85
Brachytheciastrum collinum (Schleich. ex Müll. Hal.) Ignatov et Huttunen 89
B. trachypodium (Brid.) Ignatov et Huttunen 89
Brachythecium albicans (Hedw.) Bruch et al. 89
B. cirrhosum (Schwäger.) Schimp. 89
B. collinum (Schleich. ex Müll. Hal.) Bruch et al. 89
B. curtum (Lindb.) Limpr. 90
B. dovrense (Limpr.) J.J. Amann 90
B. erythrorrhizon Bruch et al. 89
B. jacuticum Ignatov 89
Brachythecium latifolium Kindb. 90
B. mildeanum (Schimp.) Schimp. ex Milde 89
B. plumosum (Hedw.) Bruch et al. 90
B. reflexum (Starke) Bruch et al. 91
B. rotaceanum De Not. 89
B. salebrosum (F. Weber et D. Mohr) Schimp. 90
B. starkei (Brid.) Bruch et al. 91
B. trachypodium (Funck ex Brid.) Bruch et al. 89
B. turgidum (C.C. Hartm.) Kindb. 90
B. udum I. Hagen. 90
Breidleria pratensis (J. Koch ex Spruce) Loeske 92
Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giacom. 78
B. recurvirostrum (Hedw.) P. C. Chen 78
Bryoxiphium norvegicum (Brid.) Mitt. var. *japonicum* (Berggr.) A. et D. Loeve 70
Bryum algovicum Sendtn. ex Müll. Hall. 81
B. amblyodon Müll. Hal. 81
B. archangelicum Bruch et al. 82
B. arcticum (R. Br.) Bruch et al. 82
B. argenteum Hedw. 82
B. caespiticium Hedw. 82
B. capillare Hedw. 82
B. creberrimum Taylor 82
B. cryophilum O. Maort. 82
B. dichotomum Hedw. 82
B. elegans Nees ex Brid. 82
B. intermedium (Brid.) Blandow 82
B. laevifilum Syed 82
B. moravicum (Brid.) Blandow 82
B. pallens Sw. ex Roehl. 82
B. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn. et al. 82
B. schleicheri Schwäger. 82
Bucklandiella microcarpa (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra f. *microcarpa* 70
B. microcarpa f. *afoninae* (Frisvoll) Bednarek-Ochyra et Ochyra 70
B. sudetica (Funck) Bednarek-Ochyra et Ochyra 70
B. vulcanicola (Frisvoll et Deguchi) Bednarek-Ochyra et Ochyra 70
Calliergon sarmentosum (Wahlenb.) Kindb. 91
C. stramineum (Dicks. ex Brid.) Kindb. 91
C. megalophyllum Mikut. 91
C. richardsonii (Mitt.) Kindb. 91
Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenäs 92
Campyliadelphus chrysophyllus (Brid.) R.S. Chopra 94
Campylidium hispidulum (Brid.) Ochyra 95
C. sommerfeltii (Myrin) Ochyra 95
Campyllum chrysophyllum (Brid.) Lange 94
C. hispidulum (Brid.) Mitt. 95
C. polygamum (Bruch et al.) Lange & C.E.O. Jensen 95
C. sommerfeltii (Myrin) Lange 95
C. stellatum (Hedw.) C.E.O. Jensen 95
Campylophyllum hispidulum (Brid.) Hedenäs 95
C. sommerfeltii (Myrin) Hedenäs 95
Campylopus schimperi Milde 73
C. subulatus Schimp. 73
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. 78
Cinclidium stygium Sw. 84
Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr 88
C. japonicum Lindb. 88
Cnestrum schisti (F. Weber et D. Mohr) J.I. Hagen 76
Codriophorus corrugatus Bednarek-Ochyra 70
C. fascicularis (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra 70
Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. 85
Coscinodon hartzii C. Jens. 71
Cynodontium asperifolium (Lindb. et Arnell) Paris 76

- C. polycarpon* (Hedw.) Schimp. 76
C. strumiferum (Hedw.) Lindb. 76
C. tenellum (Schimp.) Limpr. 76

Desmatodon latifolius (Hedw.) Brid. 79
D. leucostoma (R. Br.) Berggr. 80
D. systylius Schimp. 80
Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. 77
Dicranella crispa (Hedw.) Schimp. 73
D. heteromalla (Hedw.) Schimp. 73
D. subulata (Hedw.) Schimp. 73
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Milde 77
Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell)
 C.E.O. Jensen ex J.G. Weinm. 73
D. bonjeanii De Not. 74
D. brevifolium (Lindb.) Lindb. 74
D. dispersum Engelmark 74
D. elongatum Schleich. ex Schwägr. 74
D. flagellare Hedw. 74
D. flexicaule Brid. 74
D. fragilifolium Lindb. 74
D. fuscescens Turner 74
D. laevidens R.S. Williams 74
D. leioneuron Kindb. 75
D. majus Turner var. *majus* 75
D. majus var. *orthophyllum* A. Braun ex Milde
 75
D. montanum Hedw. 75
D. polysetum Sw. 75
D. scoparium Hedw. 75
D. septentrionale Tubanova et Ignatova 75
D. spadiceum var. *spadiceum* J.E. Zetterst. var.
 spadiceum 75
D. spadiceum var. *subscabrifolium* Schljakov 75
D. undulatum Schrad. ex Brid. 75
Didymodon asperifolius (Mitt.) H.A. Crum et
 al. 79
D. gaochienii B.C. Tan et Y. Jia 79
Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et al. 78
Ditrichum flexicaule (Schwägr.) Hampe 78
D. gracile (Mitt.) Kuntze 78
D. heteromallum (Hedw.) E. Britton 78
D. pallidum (Hedw.) Hampe 78
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. 95
D. badius (Hartm.) G. Roth 91
D. cossonii (Schimp.) Loeske 92
D. exannulatus (Bruch et al.) Warnst. 91
D. intermedius (Lindb.) Warnst. 92
D. polygamus (Bruch et al.) Hedenäs 95
D. revolvens (Sw. ex anon.) Warnst. 92

D. uncinatus (Hedw.) Warnst. 92
D. vernicosus (Mitt.) Warnst. 92

Echinophyllum sachalinense (Lindb.) O'Brian 94
Encalypta brevipes Schljakov 69
E. rhaptoparpa Schwägr. 70
Entodon concinnus (De Not.) Paris 87
Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et
 Huttunen 90
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn. 90

Fissidens adianthoides Hedw. 80
F. bryoides Hedw. 80
F. osmundoides Hedw. 80
Funaria hygrometrica Hedw. 69

Grimmia alpestris (F. Weber et D. Mohr)
 Schleich. 71
G. donniana Sm. 71
G. elongata Kaulf. 71
G. fuscolutea Hook. 71
G. incurva Schaegr. 71
G. longirostris Hook. 71
G. mollis Bruch et al. 71
G. reflexidens Moell. Hal. 71
G. torquata Hook. ex Drumm. 71
G. triformis Carestia et De Not. 71

Hamatocaulis vernicosus (Mitt.) Hedenäs 92
Helodium blandowii (F. Weber et D. Mohr)
 Warnst. 94
Hygrohypnella ochracea (Turner ex Wilson)
 Ignatov et Ignatova 92
H. polare (Lindb.) Ignatov et Ignatova 92
Hygrohypnum cochlearifolium (Venturi) Broth.
 95
H. duriusculum (De Not.) D.W.Jamieson 95
H. ochraceum (Turner ex Wilson) Loeske 92
H. polare (Lindb.) Loeske 92
Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce)
 M. Fleisch. in Broth. 88
Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al. var.
 splendens 88
H. splendens var. *obtusifolium* (Geh.) Paris 88
Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochyra 77
Hypnum bambergeri Schimp. 93
H. cupressiforme Hedw. 87
H. hamulosum Bruch et al. 93
H. holmenii Ando 93
H. lindbergii Mitt. 92

- H. plicatum* (Lindb.) A. Jaeger 93
H. pratense W.D.J. Koch ex Spruce 92
H. revolutum (Mitt.) Lindb. 93
H. subimponens Lesq. 93
- Isopterygiopsis alpicola* (Lindb. et Arnell)
 Hedenäs 86
I. muelleriana (Schimp.) Z. Iwats. 86
I. pulchella (Hedw.) Z. Iwats. 86
Isopterygium alpicola (Lindb.) Nyholm 86
I. muellerianum (Schimp.) A. Jaeger 86
- Kiaeria blyttii* (Bruch et al.) Broth. 77
K. glacialis (Berrgr.) J.I. Hagen 77
- Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson 80
Leptodontium flexifolium (Dicks.) Hampe 79
Limprichtia cossonii (Schimp.) L.E. Anderson
 92
L. intermedia (Lindb.) Loeske 92
L. revolvens (Sw. ex anon.) Loeske 92
Loeskyppnum badium (C.C. Hartm.) H.K.G. Paul
 91
Lyellia aspera (I. Hagen et C.E.O. Jensen) Frye
 67
- Meesia uliginosa* (Hedw.) Wilson 80
Mielichhoferia mielichhoferiana (Funck) Loeske
 83
Mnium laevinerve Cardot 84
M. marginatum (Dicks. ex With.) P. Beauv. 84
M. thomsonii Schimp. 84
Myurella julacea (Schwägr.) Bruch et al. 86
M. sibirica (Müll. Hal.) Reimers 86
M. tenerima (Brid.) Lindb. 86
- Niphotrichum canescens* (Hedw.) Bednarek-
 Ochyra et Ochyra var. *canescens* 72
N. canescens var. *latifolium* (C.E.O. Jensen)
 Bednarek-Ochyra et Ochyra 72
N. ericoides (Brid.) Bednarek-Ochyra et Ochyra
 72
N. panschii (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra et
 Ochyra 72
- Ochyraea cochlearifolia* (Venturi) Ignatov et
 Ignatova 95
O. duriuscula (De Not.) Ignatov et Ignatova 95
Oligotrichum hercynicum (Hedw.) Lam. et DC.
 67
- Oncophorus compactus* (Bruch et al.) Kindb. 77
O. crispifolius (Mitt.) Lindb. 77
O. virens (Hedw.) Brid. 77
O. wahlenbergii Brid. 77
Orthothecium chryseon (Schwägr. ex Schult.)
 Schimp. 86
Orthotrichum obtusifolium Brid. 81
O. sordidum Sull. et Lesq. 81
O. speciosum Nees 81
Oxystegus tenuirostris (Hook. et Taylor)
 A.J.E. Smith 79
- Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. 80
Philonotis fontana s.l. (Hedw.) Brid. 85
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J. Kop. 84
P. ellipticum (Brid.) T.J. Kop. 84
P. medium (Bruch et al.) T.J. Kop. 84
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. var.
cavifolium 86
P. cavifolium var. *imbricatum* Ukrainskaya 87
P. denticulatum (Hedw.) Bruch et al. 87
P. laetum Bruch et al. 87
Platydictya jungermannioides (Brid.) H.A. Crum
 87
Platygyrium repens (Brid.) Bruch et al. 87
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. 88
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. 67
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. 67
Pohlia andalusica (Hoehnel) Broth. 83
P. andrewsii A.J. Shaw 83
P. cruda (Hedw.) Lindb. 83
P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth. 83
P. drummondii (Müll. Hal.) A.L. Andrews 83
P. elongata Hedw. var. *elongata* 83
P. elongata var. *greenii* (Brid.) A.J. Shaw 83
P. filum (Schimp.) Maortensson 83
P. longicollis (Hedw.) Lindb. 83
P. nutans (Hedw.) Lindb. 83
P. prolifera (Kindb.) Lindb. ex Broth. 83
P. wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr)
 A.L. Andrews in Grout 84
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L. Sm. var.
alpinum 68
P. alpinum var. *fragile* (Bryhn) D.G. Long 68
P. alpinum var. *septentrionale* (Sw.) G.L. Sm. 68
P. sexangulare (Floerke ex Brid.) G.L. Sm. 68
P. sphaerothecium (Besch.) J.P. Frahm 68
Polytrichum commune Hedw. 68
P. hyperboreum R. Br. 68
P. juniperinum Hedw. 68

- P. piliferum* Hedw. 68
P. strictum Brid. 69
Pseudocalliergon turgescens (T. Jensen) Loeske 95
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. 93
Pylaisia polyantha (Hedw.) Bruch et al. 93
Pylaisiella polyantha (Hedw.) Grout 93

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. 72
Racomitrium ericoides (F. Weber ex Brid.) Brid. 72
Racomitrium fasciculare (Hedw.) Brid. 70
Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. 72
Racomitrium microcarpum (Hedw.) Brid. 70
Racomitrium panschii (Müll. Hal.) Kindb. 72
Racomitrium sudeticum (Funck) Bruch et al. 70
Rhabdoweisia crispata (Dicks. ex With.) Lindb. 77
Rhizomnium gracile T.J. Kop. 84
R. magnifolium (Horik.) T.J. Kop. 84
R. nudum (E. Britton et R. S. Williams) T.J. Kop. 84
Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. 83
Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst. 88
R. subpinnatus (Lindb.) T.J. Kop. 88
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. 93

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. in Bom. et Broth. 78
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske 92
Schistidium agassizii Sull. et Lesq. 72
S. dupretii (Ther.) W.A. Weber 72
S. frigidum H.H. Blom 72
S. papillosum Culm. 72
S. platyphyllum (Mitt.) Pers. 72
S. pulchrum H.H. Blom 73
S. rivulare (Brid.) Podp. 73
S. trichodon (Brid.) Poelt var. *nutans* H.H. Blom 73
Sciuro-hypnum curtum (Lindb.) Ignatov 90
S. dovreense (Limpr.) Draper et Hedenäs 90
S. latifolium (Kindb.) Ignatov et Huttunen 90
S. plumosum (Hedw.) Ignatov et Huttunen 90
S. reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen 91
S. starkei (Brid.) Ignatov et Huttunen 91
Scorpidium cossonii (Schimp.) Hedenäs 92
S. revolvens (Sw. ex anon.) Rubers 92
Scorpidium turgescens (T. Jensen) Loeske 95
Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. 66
S. compactum Lam. et DC. 66

S. fimbriatum Wilson ex Wilson et Hook. f. 66
S. girgensohnii Russow 66
S. inundatum Russow 66
S. palustre L. 66
S. rubellum Wilson 66
S. russowii Warnst. 66
S. squarrosum Crome 66
S. subsecundum Nees ex Sturm 66
S. teres (Schimp.) Ångstr. ex C. Hartm. 67
S. tundrae Flatberg 67
S. warnstorffii Russow 67
Stereodon bambergeri (Schimp.) Lindb. 93
S. hamulosus (Bruch et al.) Lindb. 93
S. holmenii (Ando) Ignatov et Ignatova 93
S. plicatulus Lindb. 93
S. revolutus Mitt. 93
S. subimponens (Lesq.) Broth. 93
Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenäs 91
Syntrichia norvegica F. Weber 79
S. ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr 79

Tetradontium repandum (Funck) Schwägr. 69
Tetraphis pellucida Hedw. 69
Tetraplodon angustatus (Hedw.) Bruch et al. 81
T. mnioides (Hedw.) Bruch et al. 81
T. urceolatus (Hedw.) Bruch et al. 81
Thuidium abietinum (Hedw.) Bruch et al. 94
T. assimile (Mitt.) A. Jaeger 94
Timmia austriaca Hedw. 69
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske 95
Tortella alpicola Dixon 79
T. arctica (Arnell) Crundwell et Nyholm 79
T. fragilis (Hook. et Wilson) Limpr. 79
T. tortuosa (Hedw.) Limpr. 79
Tortula hoppeana (Schultz) Ochyra 79
T. leucostoma (R. Br.) Hook. et Grev. 80
T. norvegica (F. Weber) Lindb. 79
T. ruralis (Hedw.) G. Gaertn., B. Mey. & Scherb. 79
T. systylia (Schimp.) Lindb. 80
Trematodon ambiguus (Hedw.) Hornsch. 73

Warnstorffia exannulata (Bruch et al.) Loeske 91
W. sarmentosa (Wahlenb.) Hedenäs 91
Weissia controversa Hedw. 80
W. edentula Mitt. 80

Zygodon sibiricus Ignatov et Ignatova, Z. Iwats. et B.C. Tan. 81

Печеночники

- Aneura pinguis (L.) Dumort. 103
 Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis. 110
- Barbilophozia barbata (Schmidel ex Schreb.)
 Loeske 108
 B. hatcheri (A. Evans) Loeske 108
 B. lycopodioides (Wallr.) Loeske 109
 Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort. 104
- Calypogeia integristipula Steph. 109
 Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. 104
 C. pleniceps (Austin) Lindb. 104
 Cephaloziella arctogena (R.M. Schust.)
 Konstant. 104
 C. divaricata (Sm.) Schiffn. 105
 C. elegans (Heeg) Schiffn. 105
 C. rubella (Nees) Warnst. var. *arctogena*
 R.M.Schust. 104
 C. rubella var. *elegans* (Heeg) R.M. Schust. 105
 C. rubella var. *rubella* (Nees) Warnst. 105
- Diplophyllum albicans (L.) Dumort. 105
 D. obtusifolium (Hook.) Dumort. 105
 D. taxifolium (Wahlenb.) Dumort. 106
- Gymnomitrium apiculatum (Schiffn.) K. Müll.
 111
 G. commutatum (Limpr.) Schiffn. 110
 G. concinnatum (Lightf.) Corda 110
 G. corralloides Nees 111
- Isopaches bicrenatus (Schmidel ex Hoffm.)
 H. Buch 109
- Leiocolea heterocolpos (Thed. ex C. Hartm.)
 H. Buch 109
- Lophozia excisa (Dicks.) Dumort. 106
 L. longidens (Lindb.) Macoun 107
 L. propagulifera (Gottsche) Steph. 107
 L. silvicola H. Buch 106
 L. sudetica (Nees ex Huebener) Grolle 107
 L. ventricosa (Dicks.) Dumort. 106
 L. wenzelii var. *groenlandica* (Nees) Bakalin
 106
 L. wenzelii var. *litoralis* (Arnell) Bakalin 106
 Lophoziopsis excisa (Dicks.) Konstant. & Vilnet
 106
 L. excisa var. *elegans* (R.M. Schust.) Konstant.
 & Vilnet 106

- L. longidens (Lindb.) Konstant. & Vilnet 107
 L. propagulifera (Gottsche) Konstant. & Vilnet
 107
- Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff 111
 M. polymorpha L. subsp. *montivagans* Bischl. &
 Boissel.-Dub. 111
 Marsupella apiculata Schiffn. 111
 M. commutata (Limpr.) Bernet 110
 M. sprucei (Limpr.) Bernet 111
Massula elegans (R.M. Schust.) Schljakov 106
- Nardia geoscyphus (De Not.) Lindb. 110
 N. scalaris Gray 110
- Plagiochila arctica Bryhn & Kaal. 104
 P. porelloides (Torr. ex Nees) Lindenb. 104
 Plectocolea subelliptica (Lindb. ex Kaal.)
 A. Evans 110
 Pleurocladula albescens (Hook.) Grolle 104
 Prasanthus suecicus (Gottsche) Lindb. 111
 Preissia quadrata (Scop.) Nees 111
 Pseudolophozia sudetica (Nees ex Huebener)
 Konstant. & Vilnet 107
 Ptilidium ciliare (L.) Hampe 103
 P. pulcherrimum (Weber) Vain. 103
- Scapania curta (Mart.) Dumort. 107
 S. cuspiduligera (Nees) Müll. Frib. 107
 S. kaurinii Ryan 107
 S. mucronata H. Buch 107
 S. obcordata (Berggr.) S.W.Arnell 107
 S. sphaerifera H. Buch & Tuom. 108
 Schistochilopsis incisa (Schrad.) Konstant. 108
 S. opacifolia (Culm. ex Meyl.) Konstant. 108
 Solenostoma sphaerocarpum var. *nanum* (Nees)
 R.M. Schust. 110
 Sphenobolus minutus (Schreb.) Berggr. 109
- Tritomaria quinquentata (Huds.) H. Buch 108

Лишайники

- Acarospora fuscata (Schrad.) Th. Fr. 122
 A. nitrophila H. Magn. 122
 A. smaragdula (Wahlenb.) A. Massal. v. smarag-
 dula 122
 Agonomia gelatinosa (Ach.) Brand et Diederich
 122
 A. tristicula (Nyl.) Zahlbr. 123
 Agyrium rufum (Pers.) Fr. 123

- Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl. 138
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal. 123
Allantoparmelia alpicola (Th. Fr.) Essl. 123
Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Sheid. 123
Amygdalaria pelobotryon (Wahlenb.) Norm. 123
Arctocetraria andrejevii (Oxner) Kärnefelt et Thell 123
Arctomia delicatula Th. Fr. v. *delicatula* 123
Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale 123
A. incurva (Pers.) Hale 123
A. separata (Th. Fr.) Hale 124
Arthonia punctiformis Ach. 124
Arthopyrenia analepta Anzi 124
Arthrurhaphis citrinella (Ach.) Poelt 124
Arthrosporium populorum A. Massal. 124
Asahinea chrysantha (Tuck.) W.L. Culb. et C.F. Culb. 124
A. scholanderi (Llano) W.L. Culb. et C.F. Culb. 124
Aspicilia gibbosa (Ach.) Körb. 124

Bacidia bagliettoana (A. Massal. et De Not.) Jatta 124
B. beckhausii Körb. 124
Baeomyces carneus Flörke 124
B. placophyllus Ach. 124
B. rufus (Huds.) Rebent. 124
Bellemerea cinereorufescens (Ach.) Clauzade et Cl. Roux 125
Biatora albohyalina (Nyl.) Bagl. et Carestia 141
B. chrysantha (Zahlbr.) Printzen 125
B. efflorescens (Hedl.) Räsänen 125
B. flavopunctata (Tønsberg) Hinteregger et Printzen 125
B. globulosa (Flörke) Fr. 125
B. helvola Körb. ex Hellb. 125
B. pallens (Kullh.) Printzen 125
B. vernalis (L.) Fr. 125
Botryolepraria lesdainii (Hue) Canals et al. 125
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt 125
Bryonora castanea (Hepp) Poelt 125
Bryoria capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw. 125
B. furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw. 125
B. nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw. 126
B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw. 126
Buellia aethalea (Ach.) Th. Fr. 126
B. disciformis (Fr.) Mudd. 126
B. ectolechioides (Vain.) Erichsen 126

B. erubescens Arnold 126
B. insignis (Nageli ex Hepp) Körb. 126
B. schaereri De Not. 126

Calicium adaequatum Nyl. 126
Caloplaca ahtii Sochting 126
C. borealis (Vain.) Poelt 127
C. caesiorufella (Nyl.) Zahlbr. 127
C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. 127
C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. v. *chloroleuca* (Sm.) Th. Fr. 127
C. chrysodeta (Vain. ex Rasanen) Domb. 127
C. chrysophthalma Degel. 127
C. citrina (Hoffm.) Th. Fr. 127
C. fulvolutea (Nyl.) Jatta 127
C. hungarica H. Magn. 127
C. pyracea (Ach.) Th. Fr. 127
C. sinapisperma (Lam. et DC.) Maheu et Gillet 128
C. tetraspora (Nyl.) H. Olivier 128
C. tirolensis Zahlbr. 128
Candelariella athallina (Wedd.) Du Rietz 128
C. aurella (Hoffm.) Zahlbr. 128
C. efflorescens R.C. Harris et W.R. Buck 128
C. lutella (Vain.) Räsänen 128
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. 128
C. xanthostigma (Ach.) Lettau 128
Carbonea supersparsa (Nyl.) Hertel 128
C. vitellinaria (Nyl.) Hertel 129
Catillaria nigroclavata (Nyl.) Schuler 129
Catinaria atropurpurea (Schaer.) Vězda et Poelt 129
C. neuschildii (Körb.) P. James 129
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr. 129
C. ericetorum Opiz 129
C. islandica (L.) Ach. s. l. 129
C. kamczatica Savicz 129
C. laevigata Rassad. 129
C. muricata (Ach.) Eckfeldt 129
C. nigricans Nyl. 129
C. odontella (Ach.) Ach. 129
C. sepincola (Ehrh.) Ach. 130
Cetrariella delisei (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et Thell 130
C. fastigiata (Delise ex Nyl.) Kärnefelt et Thell 130
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl. 130
C. amaurocraea (Flörke) Schaer. 130
C. arbuscula (Wallr.) Flot. ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss 130

- C. arbuscula* (Wallr.) Flot. ssp. *squarrosa* (Wallr.) Ruoss 130
C. bacilliformis (Nyl.) Glück 130
C. borealis S. Stenroos 130
C. botrytes (K.G. Hagen) Willd. 131
C. cariosa (Ach.) Spreng. 131
C. carneola (Fr.) Fr. 131
C. cenotea (Ach.) Schaer. 131
C. cervicornis (Ach.) Flot. s. l. 131
C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. s.l. 131
C. coccifera (L.) Willd. 131
C. coniocraea (Flörke) Spreng. 132
C. cornuta (L.) Hoffm. ssp. *cornuta* 132
C. cornuta (L.) Hoffm. ssp. *groenlandica* (E. Dahl.) Ahti 132
C. crispata (Ach.) Flot. v. *cetrariiformis* (Delise) Vain. 132
C. crispata (Ach.) Flot. v. *crispata* 132
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl. 132
C. deformis (L.) Hoffm. 132
C. digitata (L.) Hoffm. 132
C. ecmocyna Leight. 132
C. farinacea (Vain.) A. Evans 133
C. fimbriata (L.) Fr. 133
C. floerkeana Fr. 133
C. furcata (Huds.) Schrad. 133
C. gracilis (L.) Willd. ssp. *elongata* (Ach.) Ahti 133
C. gracilis (L.) Willd. ssp. *gracilis* 133
C. gracilis (L.) Willd. ssp. *turbinata* (Ach.) Ahti 133
C. gracilis (L.) Willd. ssp. *vulnerata* Ahti 133
C. kanewskii Oxner 133
C. libifera Savicz 133
C. macilenta Hoffm. 134
C. macroceras (Delise) Hav. 134
C. macrophylla (Schaer.) Stenh. 134
C. maxima (Asahina) Ahti 134
C. metacorallifera Asahina 134
C. ochrochlora Flörke 134
C. phyllophora Hoffm. 134
C. pleurota (Flörke) Schaer. 134
C. pyxidata (L.) Hoffm. 134
C. rangiferina (L.) F.H. Wigg. 134
C. rei Schaer. 135
C. scabriuscula (Delise) Nyl. 135
C. squamosa Hoffm. 135
C. stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda 135
C. stricta (Nyl.) Nyl. 135
C. stygia (Fr.) Ruoss 135
C. subfurcata (Nyl.) Arnold 135
C. subulata (L.) F.H. Wigg. 135
C. sulphurina (Michx.) Fr. 135
C. trassii Ahti 135
C. turgida Hoffm. 135
C. uliginosa (Ahti) Ahti 136
C. uncialis (L.) F.H. Wigg. ssp. *biuncialis* (Hoffm.) M. Choisy 136
C. uncialis (L.) F.H. Wigg. ssp. *uncialis* 136
C. verticillata (Hoffm.) Schaer. 136
Cliostomum pallens (Kullh.) S. Ekman 125
Collema furfuraceum (Arnold) Du Rietz 136
C. limosum (Ach.) Ach. 136
Cornicularia normoerica (Gunn.) Du Rietz 136
Corticifraga fuckelii (Rehm) D. Hawksw. et R. Sant. 136
Cyphelium tígillare (Ach.) Ach. 136
Cystocoleus ebenus (Dillwyn) Thwaites 136

Dactylina arctica (Richardson) Nyl. 136
D. ramulosa (Hook.) Tuck. 137
Dactylospora pertusariicola (Willey ex Tuck.) Hafellner 137
Dibaeis baecomycetes (L. f.) Rambold et Hertel 137
Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant. 137
D. scruposus (Schreb.) Norm. 137

Epicladonia simplex D. Hawksw. 137
Epilichen scabrosus (Ach.) Clem. 137
Euopsis granatina (Sommerf.) Nyl. 137
E. pulvinata (Schar.) Vain. 137
Evernia mesomorpha Nyl. 137

Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et Thell 137
F. minuscula (Elenkin et Savicz) Ahti, Poryadina et Zhurb. 138
F. nivalis (L.) Kärnefelt et Thell 138
Flavopunctelia soledica (Nyl.) Hale 138
Fuscopannaria confusa (P. M. Jørg.) P.M. Jørg. 138

Gowardia nigricans (Ach.) Halonen et al. 138

Hypogymnia austerodes (Nyl.) Räsänen 138
H. bitteri (Lyngé) Ahti 138
H. physodes (L.) Nyl. 138
H. pseudophysodes (Asahina) Rassad. 138
H. pulverata (Nyl. ex Cromb.) Elix 138

- H. subobscura* (Vain.) Poelt 139
Illosporium carneum Fr. 139
Imshaugia aleurites (Ach.) S.L.F. Meyer 139
Ionaspis oblecta (Vain.) R. Sant. 139

Japewia subaurifera Muhr et Tønberg 139
J. tornoenis (Nyl.) Tønberg 139

Lasallia caroliniana (Tuck.) E.A. Davydov 139
Lecania cyrtellina (Nyl.) Sandst. 139
Lecanora aitema (Ach.) Hepp 139
L. albellula (Nyl.) Th. Fr. 139
L. albescens (Hoffm.) Branth et Rostr. 140
L. atrosulphurea (Wahlenb.) Ach. 140
L. bicincta Ramond 140
L. biligera (Normann ex Th. Fr.) Hedl. 140
L. cadubriae (A. Massal.) Hedl. 140
L. chlarotera Nyl. 140
L. circumborealis Brodo et Vitik. 140
L. dispersa (Pers.) Sommerf. s. l. 140
L. fuscescens (Sommerf.) Nyl. 140
L. hagenii (Ach.) Ach. 141
L. intricata (Ach.) Ach. 141
L. leptacinella Nyl. 141
L. polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh. 141
L. subintricata (Nyl.) Th. Fr. 141
L. symmicta (Ach.) Ach. 141
L. umbrina (Ach.) A. Massal. 141
Lecidea albohyalina (Nyl.) Th. Fr. 141
Lecidea auriculata Th. Fr. ssp. *brachyspora*
Th. Fr. 141
L. cf. alpesteis Sommerf. 141
L. ementiens Nyl. 141
L. epiphaea Nyl. 142
L. lapicida (Ach.) Ach. v. *lapicida* 142
L. limosa Ach. 151
L. plana (J. Lahm) Nyl. 142
L. pullata (Norman) Th. Fr. 142
L. turgidula Fr. 142
Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy 142
L. euphorea (Flörke) Hertel 142
L. xylophila (Th. Fr.) Knoph et Leuckert. 142
Lepraria lobificans Nyl. 142
L. neglecta (Nyl.) Lettau 142
Leptogium intermedium (Arnold) Arnold 142
L. lichenoides (L.) Zahlbr. 143
L. minutissimum (Flörke) Fr. 143
L. tenuissimum (Dicks.) Körb. 143
L. teretiusculum (Wallr.) Arnold 143

Lichenomphalia umbellifera (L.: Fr.) Redhead et al. 143
L. velutina (Kuuél.) Redhead. et al. 143
Lobaria linita (Ach.) Rabenh. 143
Lopadium coralloideum (Nyl.) Lyngé 143
L. pezizoideum (Ach.) Körb. 143

Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth 143
Melanelia commixta (Nyl.) Thell 143
M. disjuncta (Erichsen) Essl. 143
M. hepatizon (Ach.) Thell 143
M. olivacea (L.) Essl. 144
M. panniformis (Nyl.) Essl. 144
M. septentrionalis (Lyngé) Essl. 144
M. soreliata (Ach.) Goward et Ahti 144
M. stygia (L.) Essl. 144
Melanohalea olivacea (L.) O. Blanco et al. 144
M. septentrionalis (Lyngé) O. Blanco et al. 144
Micarea denigrata (Fr.) Hedl. 144
M. erratica (Körb.) Hertel, Rambold et Pietschm. 144
M. misella (Nyl.) Hedl. 144
M. prasina Fr. s. l. 144
Miriquidica deusta (Stenham.) Hertel et Rambold 144
M. garovaglii (Schaer.) Hertel et Rambold 144
Multiclavula vernalis (Schwein.) R.H. Petersen 144
Mycobilimbia carnealbida (Müll. Arg.) Printzen 145
M. epixanthoides (Nyl.) Vitik. et al. ex Hafellner et Türk 145
M. hypnorum (Lib.) Kalb et Hafellner 145
M. pilularis (Körb.) Hafellner et Türk 145
Mycoblastus affinis (Schaer.) T. Schauer 145
M. alpinus (Fr.) Th. Fr. ex Hellb. 145
M. sanguinarius (L.) Norman 145
Mycocalicium subtile (Pers.) Szatala 145

Naetrocymbe punctiformis (Pers.) R.C. Harris 145
N. rhypona (Ach.) R.C. Harris 146
Nephroma expallidum (Nyl.) Nyl. 146
N. parile (Ach.) Ach. 146

Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold 146
O. frigida (Sw.) Lyngé 146
O. gonatodes (Ach.) Räsänen 146
O. grimmiae Lyngé 146

- O. inaequatula* (Nyl.) Zahlbr. 146
O. mahuensis Räsänen 146
O. upsaliensis (L.) A. Massal. 146
Ophioparma ventosa (L.) Norman 146
- Pachyphiale carneola* (Ach.) Arnold 146
Parmelia omphalodes (L.) Ach. ssp. *omphalodes* 146
P. omphalodes (L.) Ach. ssp. *pinnatifida* (Kurok.) Skult 147
P. saxatilis (L.) Ach. 147
P. skultii Hale 147
P. squarrosa Hale 147
P. sulcata Taylor 147
Parmeliella triptophylla (Ach.) Müll. Arg. 147
Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl. 147
P. hyperopta (Ach.) Arnold 147
Peltigera aphthosa (L.) Willd. 147
P. canina (L.) Willd. 148
P. collina (Ach.) Schrad. 148
P. didactyla (With.) J.R. Laundon 148
P. elisabethae Gyeln. 148
P. extenuata (Vain.) Lojka 148
P. lepidophora (Vain.) Bitter 148
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln. 148
P. malacea (Ach.) Funck 148
P. membranacea (Ach.) Nyl. 148
P. neckeri Hepp ex Müll. Arg. 148
P. neopolydactyla (Gyelnik) Gyelnik 148
P. polydactylon (Neck.) Hoffm. 148
P. rufescens (Weiss) Humb. 149
P. scabrosa Th. Fr. 149
P. venosa (L.) Hoffm. 149
Pertusaria bryontha (Ach.) Nyl. 149
P. carneopallida (Nyl.) Anzi 149
P. coriacea (Th. Fr.) Th. Fr. 149
P. cribellata Branth 149
P. dactylina (Ach.) Nyl. 149
P. glomerata (Ach.) Schaer. 149
P. multipuncta (Turner) Nyl. 149
P. octomela (Norman) Erichsen 149
P. oculata (Dicks.) Th. Fr. 149
P. panyrga (Ach.) A. Massal. 149
Phaeocalicium compressulum (Szatala) A.F.W. Schmidt 150
P. interruptum (Nyl.) Tibell. 150
P. tremulicola (Norrl. ex Nyl.) Tibell 150
Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg 150
P. kairamoi (Vain.) Moberg 150
- Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. v. *aipolia* 150
P. caesia (Hoffm.) Fürnr. 150
P. dubia (Hoffm.) Lettau 150
Physconia grumosa Kashiw. et Poelt 150
P. muscigena (Ach.) Poelt 150
Placidium lachneum (Ach.) de Lesd. v. *lachneum* 151
Placopsis cribellans (Nyl.) Räsänen 151
P. gelida (L.) Nyl. 151
P. lambii Hertel et V. Wirth 151
Placynthiella dasaea (Stirt.) Tonsberg 151
P. icmalea (Ach.) Coppins et P. James 151
P. uliginosa (Schrad.) Coppins et P. James 151
Pleopsidium chlorophanum (Wahlenb.) Zopf 151
Porpidia flavocaerulescens (Hornem.) Hertel et A. J. Schwab 151
P. macrocarpa (DC.) Hertel et A.J. Schwab 151
P. tuberculosa (Sm.) Hertel et Knoph 151
Pronectria erythrinella (Nyl.) Lowen 151
Protomicarea limosa Ach. 151
Protopannaria pezizoides (Weber) P. M. Jorg. et S. Ekman 151
Protoparmelia badia (Hoffm.) Hafellner 152
Protothelenella sphinctrinoidella (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt 152
Pseudophebe minuscula (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw. 152
P. pubescens (L.) M. Choisy 152
Psilolechia leprosa Coppins et Purvis 152
P. lucida (Ach.) M. Choisy 152
Psoroma hypnorum (Vahl.) Gray v. *hypnorum* 152
Pycnora leucococca (R. Sant.) R. Sant. 152
Pyrhospora cinnabarina (Sommerf.) M. Choisy 153
- Ramalina roesleri* (Hochst. ex Schaer.) Hue 153
Ramboldia cinnabarina (Sommerf.) Kalb, Lumbsch et Elix 153
Rhizocarpon badioatrum (Flörke ex Spreng.) Th. Fr. 153
R. copelandii (Körb.) Th. Fr. 153
R. disporum (Naegeli ex Hepp.) Müll. Arg. 153
R. geographicum (L.) DC. s.l. 153
R. grande (Flörke) Arnold 153
R. hochstetteri (Körb.) Vain. 153
R. inarense (Vain.) Vain. 153
R. intersitum Arnold 153
R. lavatum (Fr.) Hazsl. 154

- R. leptolepis* Anzi 154
R. macrosporum Räsänen 154
R. obscuratum (Ach.) A. Massal. 154
R. polycarpum (Hepp) Th. Fr. 154
R. rittokense (Hellb.) Th. Fr. 154
Rhizoplaca chrysoleuca (Sm.) Zopf 154
R. melanophthalma (DC.) Leuckert et Poelt 154
Rinodina conradii Körb. 154
R. degeliana Coppins 154
R. septentrionalis Malme 154
R. turfacea (Wahlenb.) Körb. v. *cinereovirens* (Vain.) H. Mayrhofer 154
R. turfacea (Wahlenb.) Körb. v. *ecrustacea* (Vain.) H. Olivier 155
R. turfacea (Wahlenb.) Körb. v. *turfacea* 155
Ropalospora lugubris (Sommerf.) Poelt 155
- Sarcosagium campestre* (Fr.) Poetsch et Schied. 155
Sarea resiniae (Fr.: Fr.) Kuntze 155
Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda 155
S. umbrinum (Ach.) Arnold 155
Solorina bispora Nyl. 155
S. crocea (L.) Ach. 155
S. spongiosa (Ach.) Anzi 155
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers. 155
S. globosus (Huds.) Vain. 156
Steinia geophana (Nyl.) Stein 156
Stereocaulon alpinum Laurer 156
S. condensatum Hoffm 156
S. glareosum (Savicz) H. Magn. 156
S. grande (H. Magn.) H. Magn. 156
S. paschale (L.) Hoffm. 156
S. saviczii DR. 156
S. subcoralloides (Nyl.) Nyl. 156
S. symphycheilum I. M. Lamb 156
S. tomentosum Fr. 156
S. vesuvianum Pers. 156
Stigmidium cf. *squamariae* (de Lesd.) Cl. Roux & Triebel 157
- Thamnomia vermicularis* (Sw.) Schaer. v. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer. 157
T. vermicularis (Sw.) Schaer. v. *vermicularis* 157
Thelocarpon epibolum Nyl. 157
T. impressellum Nyl. 157
Thrombium epigaeum (Pers.) Wallr. 157
Trapelia obtegens (Th. Fr.) Hertel 157
Trapeliopsis flexuosa (Fr.) Coppins et P. James 157
T. granulosa (Hoffm.) Lumbsch 157
Tremolecia atrata (Ach.) Hertel 157
Tuckermannopsis ciliaris (Ach.) Gyeln. 158
T. inermis (Nyl.) Kärnefelt 158
- Umbilicaria aprina* Nyl. 158
U. arctica (Ach.) Nyl. 158
U. cinereorufescens (Schaer.) Frey 158
U. cylindrica (L.) Delise ex Duby 158
U. hyperborea (Ach.) Hoffm. var. *hyperborea* 158
U. hyperborea (Ach.) Hoffm. var. *radicula* (J.E. Zetterst.) Hasselrot 158
U. krascheninnikovii (Savicz) Zahlbr. 158
U. proboscidea (L.) Schrad. 158
U. torrefacta (Lightf.) Schrad. 158
U. vellea (L.) Hoffm. 158
- Vulpicida juniperinus* (L.) J.-E. Mattson et M.J. Lai 158
V. pinastri (Scop.) J.-E. Mattson et M.J. Lai 159
- Xanthoparmelia somloensis* (Gyeln.) Hale 159
X. stenophylla (Ach.) Ahti et D. Hawksw. 159
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. 159
X. elegans (Link) Th. Fr. 159
X. sorediata (Vain.) Poelt 159
X. ulophyllodes Räsänen 159
Xylographa opegraphella Nyl. ex Rothr. 159
X. parallela (Ach.: Fr.) Fr. 159
X. vitiligo (Ach.) J. R. Laundon 159

Приложение

Таблица 1

Распределение таксонов печеночников во флоре Толбачинского дола по основным типам местообитаний и субстратов

Виды	Типы местообитаний					Типы субстратов					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Aneura pinguis</i>	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Anthelia juratzkana</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Barbilophozia barbata</i>	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>B. hatcheri</i>	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. lycopodioides</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>Calypogeia integristipula</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>C. pleniceps</i>	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>Cephalozia arctogena</i>	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-
<i>C. divaricata</i>	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>C. rubella</i>	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>C. elegans</i>	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diplophyllum albicans</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>D. obtusifolium</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>D. taxifolium</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Marsupella apiculata</i>	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-
<i>Gymnomitrium concinnum</i>	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>G. corralloides</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Isopaches bicrenatus</i>	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Leiocolea heterocolpos</i>	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Lophozia longidens</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>L. excisa</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>L. excisa</i> var. <i>elegans</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>L. propagulifera</i>	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Pseudolophozia sudetica</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-
<i>Lophozia silvicola</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>L. ventricosa</i>	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>L. wenzelii</i> var. <i>groenlandica</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>L. wenzelii</i> var. <i>litoralis</i>	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Gymnomitrium commutatum</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Marchantia polymorpha</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Marsupella sprucei</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-
<i>Nardia geosecyphus</i>	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>N. scalaris</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Plagiochila arctica</i>	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-

Окончание табл. 2

Виды	Лесные экотопы					Лавовые потоки		
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Gymnomitrium concinnatum</i>	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>G. corralloides</i>	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Isopaches bicrenatus</i>	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>Leiocolea heterocolpos</i>	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Lophozia longidens</i>	+	+	–	+	+	–	–	–
<i>L. excisa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. propagulifera</i>	–	+	+	+	+	–	–	–
<i>Pseudolophozia sudetica</i>	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>Lophozia silvicola</i>	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>L. ventricosa</i>	–	–	–	–	+	–	+	–
<i>L. wenzelii</i> var. <i>groenlandica</i>	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>L. wenzelii</i> var. <i>litoralis</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Gymnomitrium commutatum</i>	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>Marchantia polymorpha</i>	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Marsupella sprucei</i>	–	–	–	–	–	+	+	+
<i>Nardia geoscyphus</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Pleurocladula albescens</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Ptilidium ciliare</i>	–	–	–	+	–	–	+	–
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	+	–	+	+	+	–	–	–
<i>Scapania curta</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>S. mucronata</i>	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>S. obcordata</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Schistochilopsis incisa</i>	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>S. opacifolia</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Solenostoma sphaerocarpum</i>	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Sphenolobus minutus</i>	–	–	–	+	–	+	+	–
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	–	–	–	+	+	–	+	–

Примечание. 1 — каменноберезняки; 2 — ольховники; 3 — тополевые редколесья; 4 — лиственничные редколесья; 5 — лиственничники; 6 — лавовый поток Клешня; 7 — лавовый поток 1941г.; 8 — лавовый поток Северный прорыв.

Таблица 3

Таксационные показатели древесного яруса в сообществах лесного пояса плато Толбачинский дол

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} , см	H, см	G, м ²		M, м ³		
						на п.п.	на га				на п.п.	на га	на п.п.	на га	
Еловые леса															
10-43	Piceetum ajanensis hylocomiosum subass. panoherbosum	0,4	1	<i>Picea ajanensis</i>	8,7	24	600	120	25	12	0,544	13,6	2,652	66,3	
				<i>Larix sibirica</i>	0,5	3	75		16	13	0,029	0,7	0,149	3,7	
				<i>Betula ermani</i>	0,8	4	100		16	11	0,052	1,3	0,246	6,2	
				<i>Salix caprea</i>	Ед.	1	25		4	4	0,001	0,0	0,002	0,1	
				<i>Sorbus sibirica</i>	Ед.	5	125		4	5	0,005	0,1	0,009	0,2	
				Сухостой и валеж	10									3,058	76,5
				<i>Picea ajanensis</i>		5	125		40	18	0,345	8,6	2,625	65,6	
				<i>Larix sibirica</i>		4	100		51	23	0,717	17,9	6,979	174,5	
				<i>Betula ermani</i>		9	225		29	14	0,248	6,2	1,453	36,3	
Лиственничные леса															
937	Laricetum sibiricum fruticoso-varioherbosum var. oligoherbosum	0,4	1	<i>Larix sibirica</i>	10	20	500	54	19	15	0,447	11,2	2,705	67,6	
					10								2,705	67,6	
			0,25	2	<i>Larix sibirica</i>	6,6	7	175	34	11	9	0,055	1,4	0,202	5,0
					<i>Larix sibirica</i>	0,6	6	150	17	5	4	0,011	0,3	0,019	0,5
					<i>Betula ermani</i>	2,8	13	325	22	8	6	0,035	0,9	0,086	2,1
					10									0,307	7,7
1130	Laricetum sibiricum fruticoso-varioherbosum var. oligoherbosum	0,4	1	<i>Larix sibirica</i>	10	15	375	50	26	11	0,718	18,0	3,436	85,9	
				<i>Larix sibirica</i>	Ед.	2	50	15	6	4	0,005	0,1	0,008	0,2	
					10									3,444	86,1
					Сухостой										
				<i>Larix sibirica</i>		1	25		28	10,5	0,062	1,5	0,274	6,9	

Продолжение табл. 3

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	Н, см	G, м ²		M, м ³	
						на п.п.	на га				на п.п.	на га		
1136		0,3	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,9	8	200		47	20	1,032	25,8	8,413	210,3
				<i>Betula plathyphylla</i>	Ед.	2	50		5	6	0,004	0,1	0,010	0,3
				<i>Salix bebbiana</i>	0,1	12	300		5	6	0,023	0,6	0,053	1,3
				Сухостой	10								8,477	211,9
	Laricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum var. oligoherbosum			Сухостой										
				<i>Larix cajanderi</i>		1	25		31	16,5	0,075	1,9	0,529	13,2
				<i>Betula plathyphylla</i>		2	50		23	13	0,083	2,1	0,443	11,1
				Валеж										
				<i>Larix cajanderi</i>		5	125		37	17	0,408	10,2	2,973	74,3
10-61		0,6	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,7	21	525	0	35	26	1,708	42,7	18,803	470,1
	Laricetum cajanderi juniperosum			<i>Sorbus sibirica</i>	0	1	25		9	10	0,006	0,2	0,027	0,7
				<i>Betula plathyphylla</i>	0,3	40	1000	0	16	15	0,098	2,5	0,584	14,6
					10								19,414	485,3
10-71		0,4	1	<i>Larix cajanderi</i>	8,6	5	125		26	16	0,208	5,2	1,389	34,7
	Laricetum cajanderi ledosum			<i>Betula plathyphylla</i>	1,4	5	125		15	12	0,051	1,3	0,228	5,7
					10								1,617	40,4
				Сухостой										
				<i>Betula plathyphylla</i>		5	125		12	9	0,047	1,2	0,177	4,4
08040		0,8	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	20	500	171	26	20	0,963	24,1	7,882	197,0
			2	<i>Larix cajanderi</i>	8,3	7	175	63	16	12	0,122	3,1	0,634	15,9
				<i>Betula ermanii</i>	0,2	2	50	25	6	6	0,005	0,1	0,013	0,3
				<i>Salix caprea</i>	1,5	4	100	23	13	8	0,036	0,9	0,117	2,9
	Laricetum cajanderi ledosum subass. vacillans				10								8,646	216,2
				Сухостой										
				<i>Larix cajanderi</i>		26	650		13	12	0,213	5,3	0,995	24,9
				<i>Betula ermanii</i>		2	50		9	7	0,011	0,3	0,032	0,8
				Валеж										
				<i>Larix cajanderi</i>		7	175		9	9	0,031	0,8	0,106	2,6
				<i>Betula ermanii</i>		7	175		14	8	0,076	1,9	0,248	6,2

Продолжение табл. 3

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	Н, см	G, м ²		M, м ³		
						на п.п.	на га				на п.п.	на га			
1118	Laricetum cajanderi uliginosi vaccinosum	0,5	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,7	12	300	127	29	16	0,702	17,5	4,646	116,1	
				<i>Larix cajanderi</i>	0,3	4	100	45	14	7	0,044	1,1	0,129	3,2	
				Сухостой	10				35	19	1,447	36,2	4,775	119,4	
				<i>Larix cajanderi</i>			6	150		41	18	0,500	12,5	3,735	93,4
			Валеж												
			<i>Larix cajanderi</i>			5	125		25	14	0,164	4,1	0,976	24,4	
1135	Laricetum cajanderi uliginosi vaccinosum	0,5	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	14	350	230	44	21	1,781	44,5	15,414	385,4	
				Сухостой											
				<i>Larix cajanderi</i>			2	50		34	19	0,161	4,0	1,296	32,4
				Валеж											
08037	Laricetum cajanderi uliginosi vaccinosum			<i>Larix cajanderi</i>		1	25		48	21	0,181	4,5	1,631	40,8	
			0,4	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	13	325	263	15	0,718	18,0	4,553	113,8	
					Сухостой										
				<i>Larix cajanderi</i>			6	150		27	15	0,256	6,4	1,507	37,7
			Валеж												
927	Laricetum oligoherbosum var. variobryosum	0,45	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	14	350		19	14	0,048	1,2	0,283	7,1	
				<i>Larix cajanderi</i>	10				23	15	0,538	13,5	3,295	82,4	
				Сухостой	10									3,295	82,4
				<i>Larix cajanderi</i>			6	150		34	17	0,315	7,9	2,185	54,6
1086	Laricetum oligoherbosum var. variobryosum	0,25	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	13	325	49	20	10	0,332	8,3	1,359	34,0	
			0,15	2	<i>Larix cajanderi</i>	7,6	13	325	23	11	0,106	2,7	0,276	6,9	
					<i>Populus suaveolens</i>	1,9	4	100	12	9	0,024	0,6	0,070	1,8	
					<i>Sorbus sibirica</i>	0,4	3	75	10	6	0,008	0,2	0,016	0,4	
	Laricetum oligoherbosum var. lichenosum				10								0,363	9,1	
				Сухостой											
				<i>Larix cajanderi</i>		2	50		22	10	0,028	0,7	0,229	5,7	

Продолжение табл. 3

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	Н, см	G, м ²		M, м ³	
						на п.п.	на га				на п.п.	на га		
1139		0,7	1	<i>Larix cajanderi</i>	3,3	3	75	47	22	22	0,498	12,5	4,555	113,9
				<i>Larix cajanderi</i>	6,6	18	450	30	18	18	1,165	29,1	9,035	225,9
				<i>Betula ermani</i>	Ед.	2	50	5	6	6	0,004	0,1	0,009	0,2
					10								13,599	340,0
	<i>Laricetum racomitriosum</i>			Сухостой										
	var. <i>varibryosum</i>			<i>Larix cajanderi</i>		22	550	21	12	12	0,335	8,4	1,703	42,6
				<i>Betula ermani</i>		2	50	14	8	8	0,029	0,7	0,095	2,4
				Валеж										
				<i>Larix cajanderi</i>		1	25	7	7	7	0,004	0,1	0,011	0,3
				<i>Betula ermani</i>		1	25	16	8	8	0,020	0,5	0,069	1,7
1133		0,3	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	13	325	30	14	14	0,813	20,3	4,859	121,5
				<i>Betula ermani</i>	Ед.	1	25	5	3	3	0,002	0,0	0,002	0,1
				<i>Salix bebbiana</i>	0,1	1	25	9	4	4	0,006	0,2	0,009	0,2
					10								4,871	121,8
	<i>Laricetum racomitriosum</i>			Сухостой										
	var. <i>varibryosum</i>			<i>Larix cajanderi</i>		37	925	18	11	11	0,576	14,4	2,475	61,9
				<i>Betula ermani</i>		1	25	6	5	5	0,003	0,1	0,006	0,2
				Валеж										
				<i>Larix cajanderi</i>		13	325	13	9	9	0,142	3,6	0,534	13,3
				<i>Betula ermani</i>		3	75	10	7	7	0,021	0,5	0,059	1,5
Лиственничные редколесья														
08038		0,2	1	<i>Larix cajanderi</i>	8,8	7	175	232	58	23	0,828	20,7	7,998	200,0
				<i>Betula ermani</i>	0,6	19	475	28	14	10	0,141	3,5	0,562	14,0
				<i>Picea ajanensis</i>	0,6	5	125	87	29	12	0,113	2,8	0,516	12,9
					10								9,075	226,9
				Сухостой										
	<i>Sublaricetum cajanderi</i>			<i>Picea ajanensis</i>		3	75	24	9	9	0,062	1,5	0,224	5,6
	fruticoso-varioherbosum			<i>Betula ermani</i>		1	25	50	11	11	0,196	4,9	0,890	22,3
				Валеж										
				<i>Larix cajanderi</i>		3	75	49	21	21	0,213	5,3	1,831	45,8
				<i>Betula ermani</i>		8	200	24	9	9	0,261	6,5	0,986	24,7

Продолжение табл. 3

№ описа- ния	Ассоциация	Сомк- нутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р см	Н, см	G, м ²		M, м ³	
						на п.п.	на га				на п.п.	на га	на п.п.	на га
10-40		0,15	1	<i>Larix cajanderi</i>	8,7	50	1250	119	44	19	0,487	12,2	3,456	86,4
				<i>Betula plathyphylla</i>	0,2	8	200	15	6	9	0,023	0,6	0,086	2,2
	Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum			<i>Populus suaveolens</i>	0,8	4	100	32	20	12	0,059	1,5	0,300	7,5
				<i>Salix bebbiana</i>	0,3	18	450	16	6	8	0,042	1,1	0,131	3,3
				Сухостой и валеж	10								3,973	99,3
				<i>Larix cajanderi</i>	10,5	3	75		44	19	0,280	7,0	2,174	54,4
10-72	Sublaricetum cajanderi ledosum	0,2	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,7	18	450		22	11	0,323	8,1	1,375	34,4
				<i>Betula plathyphylla</i>	0,3	1	25		5	2	0,009	0,2	0,038	1,0
					10								1,414	35,3
10-44	Sublaricetum cajanderi	0,2	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,3	8	200		31	18	0,431	10,8	3,171	79,3
				<i>Picea ajanensis</i>	0,4	6	150		12	9	0,038	1,0	0,141	3,5
				<i>Salix caprea</i>	0,3	5	125		12	7	0,029	0,7	0,089	2,2
	Sublaricetum cajanderi uliginosi vaccinosum			Сухостой и валеж	10								3,401	85,0
				<i>Larix cajanderi</i>		10	250		31	17	0,656	16,4	4,825	120,6
				<i>Picea ajanensis</i>		3	75		21	15	0,091	2,3	0,575	14,4
				<i>Betula ermanii</i>		1	25		7	6	0,004	0,1	0,010	0,2
914	Sublaricetum cajanderi	0,1	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,9	9	225		25	14	0,402	10,0	2,301	57,5
	Sublaricetum cajanderi pumilae pinosum			<i>Salix caprea</i>	0,1	5	125	11	5	5	0,011	0,3	0,021	0,5
					10								2,323	58,1
				Сухостой										
				<i>Larix cajanderi</i>		7	175		23	13	0,106	2,6	0,591	14,8
08058	Sublaricetum cajanderi	0,1	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,9	3	75	127	34	14	0,215	5,4	1,238	30,9
	Sublaricetum cajanderi pumilae pinosum			<i>Betula ermanii</i>	0,1	2	50	19	8	6	0,006	0,2	0,015	0,4
					10								1,253	31,3

Продолжение табл. 3

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	Н, см	G, м ²		M, м ³	
						на п.п.	на га				на п.п.	на га		
934		0,1–0,15	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,4	6	150	97	19	11	0,157	3,9	0,745	18,6
				<i>Larix cajanderi</i>	0,1	2	50	20	6	5	0,005	0,1	0,010	0,3
	Sublaricetum cajanderi leymoso interiori- uliginosi vacciniosum var. typicum			<i>Salix bebbiana</i>	0,5	14	350	11	6	4	0,022	0,5	0,038	1,0
				Сухостой	10								0,793	19,8
				<i>Larix cajanderi</i>		5	125		27	8	0,210	5,3	1,454	36,3
				Валеж										
				<i>Larix cajanderi</i>		4	100		22	15	0,118	2,9	0,744	18,6
08036		0,2	1	<i>Larix cajanderi</i>	9	4	100	125	34	15	0,327	8,2	2,056	51,4
	Sublaricetum cajanderi leymoso interiori- uliginosi vacciniosum var. typicum			<i>Larix cajanderi</i>	1	2	50	40	17	12	0,046	1,1	0,222	5,6
				Сухостой	10								2,278	57,0
				<i>Larix cajanderi</i>		7	175		28	13	0,165	4,1	0,837	20,9
				<i>Betula ermanii</i>		1	25		5	7	0,002	0,0	0,006	0,1
921		0,1	1	<i>Larix cajanderi</i>	9,8	2	50	210	31	15	0,132	3,3	0,863	21,6
	Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae			<i>Betula ermanii</i>	0,2	1	25	30	9	8	0,006	0,2	0,020	0,5
				Сухостой	10								0,884	22,1
				<i>Larix cajanderi</i>		9	225		26	16	0,398	10,0	2,672	66,8
				<i>Picea ajanensis</i>		1	25		13	11	0,013	0,3	0,062	1,5
936		0,25	1	<i>Larix cajanderi</i>	8,8	8	200	27	14	7	0,109	2,7	0,328	8,2
	Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae			<i>Larix cajanderi</i>	0,3	3	75	14	5	5	0,005	0,1	0,011	0,3
				<i>Populus suaveolens</i>	0,9	10	250	15	5	5	0,019	0,5	0,036	0,9
				Сухостой	10								0,375	9,4
				<i>Larix cajanderi</i>		3	75		11	7	0,016	0,4	0,044	1,1

Продолжение табл. 3

№ описа- ния	Ассоциация	Сомк- нутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р см	Н, см	G, м ²		M, м ³		
						на п.п.	на га				на п.п.	на га			
08032	Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae	0,2	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	6	150	316	34	13	0,513	12,8	2,641	66,0	
				Сухостой	10								2,641	66,0	
					<i>Larix cajanderi</i>		2	50		31	10	0,108	2,7	0,439	11,0
					Валеж										
08075	Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae	0,2	1	<i>Larix cajanderi</i>	6,7	4	100	52	25	13	0,172	4,3	0,907	22,7	
				<i>Larix cajanderi</i>	0,1	2	50	18	7	5	0,008	0,2	0,017	0,4	
					<i>Populus suaveolens</i>	3,2	17	425	27	13	8	0,135	3,4	0,431	10,8
						10								1,355	33,9
919	Sublaricetum oligoherbosum var. variobryosum	0,1-0,2	1	<i>Larix cajanderi</i>	10	4	100	133	29	14	0,244	6,1	1,432	35,8	
			2	<i>Larix cajanderi</i>	8,6	3	75	27	8	6	0,011	0,3	0,028	0,7	
					<i>Salix bebbiana</i>	1,4	1	25	15	5	6	0,002	0,0	0,005	0,1
					Сухостой	10								1,465	36,6
	Sublaricetum oligoherbosum var. variobryosum			<i>Larix cajanderi</i>		5	125		33	13	0,289	7,2	1,532	38,3	
				<i>Betula ermanii</i>		4	100		15	7	0,057	1,4	0,161	4,0	
1055			1	<i>Larix cajanderi</i>	8,7	2	50	95	27	13	0,104	2,6	0,548	13,7	
					<i>Salix bebbiana</i>	1,3	8	200	15	8	5	0,040	1,0	0,085	2,1
	Sublaricetum oligoherbosum var. variobryosum			Сухостой	10								0,633	15,8	
				<i>Larix cajanderi</i>		13	325		22	13	0,406	10,1	2,244	56,1	
1123			1	<i>Larix cajanderi</i>	9,6	20	500	18	7	5	0,056	1,4	0,116	2,9	
					<i>Salix capreae</i>	0,2	1	25	10	5	4	0,002	0,0	0,003	0,1
	Sublaricetum oligoherbosum var. variobryosum			<i>Betula plathyphylla</i>	0,2	1	25	10	4	4	0,001	0,0	0,002	0,0	
				Сухостой	10								0,121	3,0	
				<i>Larix cajanderi</i>		18	450		30	16	1,018	25,5	6,948	173,7	
				Валеж											
	Sublaricetum oligoherbosum var. variobryosum			<i>Larix cajanderi</i>		2	50		28	11	0,124	3,1	0,597	14,9	
				<i>Betula plathyphylla</i>		7	175		19	7	0,178	4,4	0,555	13,9	

Продолжение табл. 3

№ описа- ния	Ассоциация	Сомк- нутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р см	Н, см	G, м ²		M, м ³		
						на п.п.	на га				на п.п.	на га			
10-37		0,25	1	<i>Larix sajanderi</i>	5,5	14	350	184	46	13	0,233	5,8	1,279	32,0	
				<i>Picea ajanensis</i>	0,3	1	25	50	16	8	0,020	0,5	0,064	1,6	
				<i>Betula ermanii</i>	1,5	19	475	20	9	9	0,093	2,3	0,345	8,6	
	Sublaricetum racomitriosum var. polytrichosum			<i>Salix caprea</i>	2,7	91	2275	17	6	6	0,236	5,9	0,626	15,7	
				Сухостой	10								2,314	57,9	
				<i>Larix sajanderi</i>		3	75		34	18	0,260	6,5	1,953	48,8	
				<i>Betula ermanii</i>		1	25		35	14	0,096	2,4	0,572	14,3	
10-38		0,2	1	<i>Larix sajanderi</i>	7,7	20	500	273	41	15	0,306	7,6	1,822	45,5	
				<i>Picea ajanensis</i>	0,1	2	50	33	9	6	0,011	0,3	0,028	0,7	
				<i>Salix bebbiana</i>	2,2	43	1075	23	9	7	0,173	4,3	0,517	12,9	
	Sublaricetum racomitriosum var. fruticosum			Сухостой	10								2,366	59,2	
				<i>Larix sajanderi</i>		4	100	8	47	22	0,315	7,9	2,827	70,7	
				<i>Betula ermanii</i>		2	50	154	19	13	0,038	0,9	0,206	5,1	
				<i>Salix bebbiana</i>		24	600	1288	6	5	0,068	1,7	0,144	3,6	
10-41		0,1	1	<i>Larix sajanderi</i>	7,5	16	400	123	27	13	0,120	3,0	0,608	15,2	
				<i>Salix caprea</i>	2,5	28	700	19	7	6	0,085	2,1	0,204	5,1	
	Sublaricetum racomitriosum var. polytrichosum			Сухостой и валеж	10								0,812	20,3	
				<i>Larix sajanderi</i>		3	75		35	18	0,169	4,2	1,216	30,4	
Каменноберезовые леса															
918		0,8	1	<i>Betula ermanii</i>	9,9	25	625	117	34	12	1,128	28,2	5,839	146,0	
	Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum subass. oligoherbosum			<i>Sorbus sibirica</i>	0,1	2	50		9	8	0,013	0,3	0,043	1,1	
				<i>Crataegus chlorosarca</i>	Ед.	2	50		8	6	0,010	0,3	0,026	0,6	
					10								5,907	147,7	

Продолжение табл. 3

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	H, см	G, м ²		M, м ³																			
						на п.п.	на га				на п.п.	на га	на п.п.	на га																		
1057	Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum subass. oligoherbosum	0,55	1	<i>Betula ermanii</i>	7,8	58	1450	30	12	9	0,656	16,4	2,366	59,2																		
															1	25	153	33	18	0,085	2,1	0,653	16,3									
																								1	25	25	10	7	0,008	0,2	0,023	0,6
1092	Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum subass. oligoherbosum	0,55	1	<i>Betula ermanii</i>	7,7	73	1825	26	10	6	0,408	10,2	1,053	26,3																		
															1,6	22	550	9	5	0,116	2,9	0,224	5,6									
																								0,5	7	175	9	5	0,035	0,9	0,075	1,9
				10																												
08057	Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae	0,4	1	<i>Betula ermanii</i>	10	19	475	196	44	11	0,897	22,4	4,063	101,6																		
															10	2	50	36	18	0,181	4,5	1,401	35,0									
																								1	25	22	10	0,038	0,9	0,157	3,9	
																																4
933	Subbetuletum ermanii fruticoso-varioherbosum subass. oligoherbosum	0,1	1	<i>Betula ermanii</i>	10	37	925	22	9	6	0,147	3,7	0,351	8,8																		
															10	10	26	9	0,241	6,0	0,931	23,3										
																							5	125	33	18	0,312	7,8	2,341	58,5		
																															1	25
				<i>Larix cajanderi</i>		3	75		32	18	0,241	6,0	1,836	45,9																		

Каменноберезовые редколесья

Продолжение табл. 3

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	Н, см	G, м ²		M, м ³	
						на п.п.	на га				на п.п.	на га		
1073	Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae	0,25	1	<i>Betula ermanii</i>	8,4	20	500	30	9	6	0,113	2,8	0,273	6,8
				<i>Sorbus sibirica</i>	1,6	4	100	30	9	5	0,025	0,6	0,054	1,4
				Сухостой	10									0,327
960	Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae			<i>Larix cajanderi</i>		1	25		32	9	0,104	2,6	0,405	10,1
		0,15	1	<i>Betula ermanii</i>	9,9	14	350	77	32	8	0,797	19,9	2,594	64,9
				<i>Sorbus sibirica</i>	0,1	1	25	25	10	5	0,008	0,2	0,015	0,4
				10									2,609	65,2
				Валеж										
961	Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae			<i>Betula ermanii</i>		1	25		15	8	0,018	0,4	0,057	1,4
		0,15	1	<i>Betula ermanii</i>	9,9	8	200	127	42	10	0,921	23,0	3,936	98,4
				<i>Betula ermanii</i>	0,1	2	50	29	15	6	0,023	0,6	0,055	1,4
				10									3,991	99,8
				Сухостой										
				<i>Betula ermanii</i>		5	125		34	10	0,317	7,9	1,276	31,9
				<i>Larix cajanderi</i>		3	75		24	9	0,116	2,9	0,463	11,6
08083	Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae var. oligoherbosum	0,25	1	<i>Betula ermanii</i>	5,6	10	250	23	8	10	0,050	1,3	0,213	5,3
				<i>Sorbus sibirica</i>	4,4	37	925	20	5	6	0,073	1,8	0,170	4,2
				10										0,383
1126	Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae var. oligoherbosum	0,1	1	<i>Betula ermanii</i>	5,3	23	575	26	10	7	0,140	3,5	0,405	10,1
				<i>Populus suaveolens</i>	0,5	2	50	20	9	7	0,013	0,3	0,038	0,9
				<i>Sorbus sibirica</i>	4,2	68	1700	23	6	5	0,168	4,2	0,320	8,0
				10									0,763	19,1

Продолжение табл. 3

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	H, см	G, м ²		M, м ³	
						на п.п.	на га				на п.п.	на га		
1065		0,1	1	<i>Betula ermanii</i>	8,3	12	300	23	12	6	0,089	2,2	0,277	6,9
				<i>Sorbus sibirica</i>	1,1	3	75	15	8	6	0,015	0,4	0,038	1,0
				<i>Salix bebbiana</i>	0,4	7	175	10	4	4	0,009	0,2	0,015	0,4
	Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae var. oligoherbosum			<i>Salix udensis</i>	0,2	1	25	10	6	5	0,003	0,1	0,006	0,2
				Сухостой	10								0,336	8,4
				<i>Betula ermanii</i>		4	100		40	9	0,376	9,4	1,450	36,2
				Валеж										
				<i>Betula ermanii</i>		3	75		27	8	0,165	4,1	0,573	14,3
Белоберезовые леса														
10-64		0,4	1	<i>Betula platyphylla</i>	10	17	425		29	21	0,916	22,9	8,181	204,5
				Сухостой										
	Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum			<i>Betula platyphylla</i>		4	100		34	23	0,301	7,5	2,850	71,3
				Валеж										
				<i>Larix cajanderi</i>		2	50		16	12	0,034	0,8	0,173	4,3
Основные леса														
10-70		0,6	1	<i>Populus tremula</i>	7,5	62	1550	87	33	25	1,769	44,2	17,896	447,4
				<i>Betula platyphylla</i>	2,5	71	1775	70	30	22	0,636	15,9	5,940	148,5
	Populetum tremulae fruticosum			<i>Sorbus sibirica</i>	Ед.	72	1800	15	5	5	0,002	0,0	0,004	0,1
					10								29,779	744,5
1124		0,3	1	<i>Populus tremula</i>	7	7	175	48	39	13	0,542	13,6	2,975	74,4
				<i>Larix cajanderi</i>	2,8	16	400	84	29	13	0,239	6,0	1,169	29,2
				<i>Betula platyphylla</i>	0,1	5	125	20	8	7	0,022	0,6	0,061	1,5
	Populetum tremulae alnosum kamtschaticae			<i>Salix bebbiana</i>	0,1	9	225	15	5	5	0,018	0,4	0,038	0,9
					10								4,243	106,1
				Сухостой										
				<i>Larix cajanderi</i>		8	200		39	15	0,799	20,0	5,010	125,2

№ описания	Ассоциация	Сомкнутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} ^р , см	Н, см	G, м ²		M, м ³		
						на п.п.	на га				на п.п.	на га			
Топольные редколесья															
1070	Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae	0,3	1	<i>Populus suaveolens</i>	10	19	475	60	16	12	0,382	9,5	1,946	48,6	
			2	<i>Sorbus sibirica</i>	3,2	1	25	10	5	5	0,002	0,0	0,004	0,1	
					<i>Salix bebbiana</i>	4,1	3	75	10	4	3	0,004	0,1	0,005	0,1
					<i>Betula ermanii</i>	2,7	2	50	10	4	3	0,003	0,1	0,003	0,1
					Сухостой	10								0,012	0,3
				<i>Larix cajanderi</i>		2	50		20	9	0,058	1,5	0,213	5,3	
1090	Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae	0,15	1	<i>Populus suaveolens</i>	9,9	16	400	60	27	12	0,576	14,4	2,945	73,6	
				<i>Salix bebbiana</i>	0,1	3	75	15	6	5	0,008	0,2	0,016	0,4	
					10									2,962	74,0
					Сухостой										
					<i>Populus suaveolens</i>		1	25		3	3	0,001	0,0	0,001	0,0
				Валеж											
1068	Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae	0,1	1	<i>Larix cajanderi</i>	8,8	2	50	148	43	12	0,283	7,1	1,406	35,2	
				<i>Populus suaveolens</i>	0,9	12	300	18	11	7	0,054	1,3	0,150	3,7	
					<i>Betula ermanii</i>	0,3	6	150	20	9	5	0,025	0,6	0,048	1,2
					<i>Sorbus sibirica</i>	Ед.	1	25	8	4	4	0,001	0,0	0,002	0,1
					10									1,606	40,2
				Сухостой											
				<i>Betula ermanii</i>		7	175		21	8	0,177	4,4	0,573	14,3	
942	Subpopuletum suaveo- lentis oligoherbosum var. leymosum interiori	0,1	1	<i>Populus suaveolens</i>	10	32	800	15	5	4	0,051	1,3	0,076	1,9	
					10								0,076	1,9	
943	Subpopuletum suaveo- lentis oligoherbosum var. leymosum interiori	0,1	1	<i>Populus suaveolens</i>	10	19	475	20	8	6	0,061	1,5	0,141	3,5	
					10								0,141	3,5	

Окончание табл. 3

№ описа- ния	Ассоциация	Сомк- нутость	Ярус	Порода	Доля в составе	Количество стволов		А, лет	D _{1,3} [*] см	Н, см	G, м ²		M, м ³	
						на п.п.	на га				на п.п.	на га		
1067		0,1	1	<i>Populus suaveolens</i>	10	10	250	68	22	7	0,337	8,4	0,930	23,3
	<i>Subpopuletum suaveo- lentis oligoherbosum var. leuomosum intertiori</i>			Сухостой	10								0,930	23,3
				<i>Larix cajanderi</i>		2	50		19	8	0,038	0,9	0,122	3,1
				<i>Populus suaveolens</i>		1	25		9	4	0,006	0,2	0,011	0,3
1125		0,25	1	<i>Populus suaveolens</i>	8,3	1	25	70	40	12	0,126	3,1	0,613	15,3
	<i>Subpopuletum suaveo- lentis oligoherbosum var. fruticosum</i>			<i>Populus suaveolens</i>	1,7	26	650	17	6	4	0,073	1,8	0,125	3,1
					10								0,738	18,5
08074		0,2	1	<i>Populus suaveolens</i>	7,9	10	250	36	16	8	0,130	3,3	0,427	10,7
	<i>Subpopuletum suaveo- lentis oligoherbosum var. variobryosum</i>			<i>Populus suaveolens</i>	1,3	15	375	13	6	5	0,033	0,8	0,071	1,8
				<i>Larix cajanderi</i>	0,5	1	25	30	10	8	0,008	0,2	0,025	0,6
				<i>Sorbus sibirica</i>	0,3	8	200	10	4	4	0,010	0,3	0,017	0,4
					10								0,540	13,5
10-30		0,15	1	<i>Populus suaveolens</i>	8	11	275	12	10	8	0,051	1,3	0,159	4,0
	<i>Subpopuletum suaveo- lentis oligoherbosum var. lichenosum</i>			<i>Betula ermannii</i>	1,7	2	50	30	11	8	0,010	0,3	0,033	0,8
				<i>Sorbus sibirica</i>	0,3	1	25	25	9	3	0,006	0,2	0,007	0,2
					10								0,199	5,0
930		0,1	1	<i>Populus suaveolens</i>	7,6	2	50	87	35	11	0,198	4,9	0,876	21,9
	<i>Subpopuletum suaveo- lentis racomitriosum var. typicum</i>			<i>Populus suaveolens</i>	1,8	12	300	26	11	8	0,065	1,6	0,212	5,3
				<i>Betula ermannii</i>	0,3	7	175	29	6	5	0,015	0,4	0,033	0,8
				<i>Sorbus sibirica</i>	0,3	7	175	25	6	4	0,020	0,5	0,034	0,8
					10								1,155	28,9

Примечание. D_{1,3} — средний по запасу диаметр стволов на высоте 1,3 м, см; H — средняя по запасу высота древостоя, м; G — сумма площадей сечения, м²; M — запас, м³; A — средний по запасу возраст, лет.

Таблица 4

Геоботаническая характеристика сообществ еловых лесов
плато Толбачинский дол

Ярусы и виды	Асс. <i>Piceetum ajanensis hylocomiosum</i>
Количество описаний	1
Древесный ярус, сомкнутость	0,4
<i>Picea ajanensis</i>	8,7
<i>Betula ermanii</i>	0,8
<i>Larix cajanderi</i>	0,5
<i>Sorbus sibirica</i>	Ед.
<i>Salix caprea</i>	Ед.
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	513
<i>Picea ajanensis</i>	242
<i>Betula ermanii</i>	184
<i>Salix caprea</i>	49
<i>Larix cajanderi</i>	31
<i>Sorbus sibirica</i>	7
Подлесок, сомкнутость	0,3
<i>Spiraea beauverdiana</i>	10
<i>Ribes triste</i>	7
<i>Rosa acicularis</i>	7
<i>R. amblyotis</i>	3
<i>Alnus fruticosa</i>	2
<i>Lonicera caerulea</i>	1
<i>Juniperus sibirica</i>	<1
<i>Pinus pumila</i>	<1
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	15
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsdoeffii</i>	3
<i>Carex pallida</i>	3
<i>Linnaea borealis</i>	3
<i>Chamerion angustifolium</i>	2
<i>Equisetum arvense</i>	1
<i>E. pratense</i>	1
<i>Poa malacantha</i>	1
<i>Atragene ochotensis</i>	<1
<i>Equisetum variegatum</i>	<1
<i>Moehringia lateriflora</i>	<1
<i>Orthilia secunda</i>	<1
<i>Solidago spiraeifolia</i>	<1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<1
<i>Maianthemum bifolium</i>	+
<i>Pyrola minor</i>	+
<i>Vaccinium uliginosum</i>	+

Окончание табл. 4

Ярусы и виды	Асс. <i>Piceetum ajanensis hylocomiosum</i>
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	16
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	60
Моховой подъярус, покрытие (%)	60
<i>Sanionia uncinata</i>	20
<i>Polytrichum commune</i>	15
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	10
<i>S. starkei</i>	10
<i>Pleurozium schreberi</i>	5
<i>Brachythecium sp.</i>	1
<i>Aulacomnium palustre</i>	<1
<i>Hylocomium splendens</i>	<1
<i>Polytrichum juniperinum</i>	<1
<i>Dicranum majus</i>	+
<i>D. fragilifolium</i>	+
<i>D. montanum</i>	+
<i>Lophozia sp.</i>	+
<i>Plagiothecium sp.</i>	+
<i>Pohlia cruda</i>	+
<i>P. nutans</i>	+
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	+
<i>Tetraphis pellucida</i>	+
Печеночники	+
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	1
<i>Peltigera aphthosa</i>	<1
<i>P. canina</i>	<1
<i>P. leucophlebia</i>	<1
<i>P. extenuata</i>	+
<i>P. neopolydactyla</i>	+

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности.

Таблица 5

Геоботаническая характеристика сообществ лиственных лесов

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Larix cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Larix cajanderi</i> junpurosam	<i>Larix cajanderi</i> ledosam	<i>Larix cajanderi</i> vascinoso- hylocomiosum	<i>Larix cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>Larix cajanderi</i> ledoso-pumilae- pinosum	<i>Larix cajanderi</i> nigrosi vascinosum	<i>Larix cajanderi</i> oligoherbosum	<i>Larix cajanderi</i> racomitriosum	
Количество описаний	6	1	1	1	2	1	7	4	9	
Древесный ярус, сомкнутость	0,45	0,6	0,4	0,85	0,3	0,5	0,5	0,4	0,45	
<i>Larix cajanderi</i>	7,2	V	9,7	10	9,7	10	10,0	V	9,4	V
<i>Betula ermani</i>	0,8	III		Ед.			Ед.	I	0,2	III
<i>Populus suaveolens</i>	Ед.	I					Ед.	I	0,1	III
<i>Salix bebbiana</i>	Ед.	II					Ед.	I	0,1	II
<i>Betula platyphylla</i>	0,4	II	1,2		0,3				Ед.	II
<i>Sorbus sibirica</i>					Ед.				Ед.	II
<i>Salix caprea</i>									Ед.	II
<i>Picea ajanensis</i>					Ед.				Ед.	II
<i>Salix idensis</i>					Ед.				Ед.	II
Возобновление, кол-во экз. на п.л.	221	25	6	214	71	8	231	294	201	
<i>Larix cajanderi</i>	123	V		205		6	208	V	252	V
<i>Pinus pumila</i>	25	V				2	15	III	12	IV
<i>Betula ermani</i>	14	IV			2		7	III	8	II
<i>Populus suaveolens</i>	7	III							7	V
<i>Sorbus sibirica</i>	1	II		4					3	II
<i>Salix caprea</i>	1	I		5					11	II
<i>Betula platyphylla</i>	48	II	6							
<i>Salix pulchra</i>	1	I							1	II
<i>Picea ajanensis</i>					1					I
<i>Salix bebbiana</i>					5					I

Продолжение табл. 5

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Laricetum cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricetum cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricetum cajanderi</i> ledosum	<i>Laricetum cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricetum cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>ledoso-pumilae- pinosum</i>	<i>Laricetum cajanderi</i> vaccinosum	<i>Laricetum</i> oligoherbosum	<i>Laricetum</i> rasomitiosum	
<i>S. idensis</i>					64				1	I
<i>Spiraea beauverdiana</i>									1	I
<i>Lonicera caerulea</i>	1	I								
Подлесок, сомкнутость	0,4		0,5	0,3	0,5	0,3	0,2	0,2		0,1
<i>Pinus pumila</i>	6	V	1	15	40	+	4	V	+	<1
<i>Ribes triste</i>	+	IV	+	+	<1	10	+	IV	+	IV
<i>Lonicera caerulea</i>	8	IV	5		<1	+	7	V	+	IV
<i>Spiraea beauverdiana</i>	3	III	5	<1	3	+	2	III	+	III
<i>Salix bebbiana</i>	+	III				+	+	III	+	III
<i>Rosa ambylotis</i>	3	II	<1		<1		3	III	+	II
<i>Spiraea media</i>	2	III			+		<1	I	+	II
<i>Juniperus sibirica</i>	<1	II	40	5	10		<1	II	+	II
<i>Alnus fruticosa</i>	4	IV			3	10	+	I	1	III
<i>Rosa acicularis</i>	11	IV	+	+			<1	II	+	III
<i>Salix pulchra</i>								II	+	II
<i>S. caprea</i>	+	I					+	I	+	I
<i>Lonicera chamissoi</i>	+	I				+			+	I
<i>Potentilla fruticosa</i>									+	II
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	+	I						I	I	
<i>Spiraea salicifolia</i>								<1	II	
<i>Rhododendron aureum</i>						10				
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	26		25	75	1	35	58	3	15	

Ярусы и виды	Ассоциации											
	<i>Laricetum cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricetum cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricetum cajanderi</i> ledosum	<i>Laricetum cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricetum cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>Ledoso-pumilae- pinosum</i>	<i>Laricetum cajanderi</i> uliginosum vaccinosum	<i>Laricetum</i> oligoherbosum	<i>Laricetum</i> acomitriosum			
<i>Ledum palustre</i> ssp. <i>decumbens</i>	+	10	25	5	+	20	6	V	+	IV	<1	IV
<i>Vaccinium uliginosum</i>	6	<1		8	+	+	40	V	1	V	8	V
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsdorffii</i>	3	<1	+	3	+	10	<1	III	+	V	<1	IV
<i>Chamerion angustifolium</i>	3	+		2	+	+	<1	III	+	V	1	IV
<i>Orthilia secunda</i>	+	1		2	+	+	+	V			+	III
<i>Atragene ochotensis</i>	+		<1	+	+	+	+	III	+	II	+	III
<i>Linnaea borealis</i>	4	3	3	2	<1		4	III			+	IV
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<1	3	60	15		+	+	V	+	II	1	IV
<i>Pyrola incarnata</i>	2	10	<1	5			<1	IV			+	III
<i>Moehringia lateriflora</i>	+						+	II			+	III
<i>Saussurea pseudo-filicii</i>	+						+	III				
<i>Equisetum variegatum</i>							2	III	+	II	<1	IV
<i>Empetrum nigrum</i>	+		10			+	7	III	+	II	<1	III
<i>Carex pallida</i>	<1						<1	III	+	II	+	I
<i>Trientalis europaea</i> ssp. <i>arctica</i>	+						+	III			+	II
<i>Goodyera repens</i>					+	+	+	III				
<i>Dryopteris fragrans</i>			+		+	+						I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>			+		+							
<i>Rubus idaeus</i> ssp. <i>melanolasius</i>	+				+							
<i>Leymus interior</i>	+						<1	I	+	II	2	III
<i>Festuca altaica</i>	+					+	+	I	+	III	+	III
<i>Poa malacantha</i>	+					+	+	II	+	III	+	III

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Laricetum cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricetum cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricetum cajanderi</i> ledosum	<i>Laricetum cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricetum cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>Ledoso-pumilae- pinosum</i>	<i>Laricetum cajanderi</i> vliginosi vaccinosum	<i>Laricetum</i> oligoherbosum	<i>Laricetum</i> vaccinosum	
Моховой подъярус, покрытие (%)	19	<1	40	80	50	15	51	23	56	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	7	+	+	20	13	5	15	11	29	V
<i>Pleurozium schreberi</i>	6	V	25	20	23	<1	13	+	7	V
<i>Santonia uncinata</i>	3	V	10	10	3	5	5	+	2	V
<i>Dicranum majus</i>	+	+	+	+	+		2	+	1	V
<i>Aulacomnium palustre</i>	<1	IV	<1	1	5	+	+	+	3	V
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	III	+		2	<1	<1	IV	3	IV
<i>Pohlia nutans</i>	<1	IV	+	1	+	+	<1	+	2	IV
<i>Racomitrium lamiginosum</i>	+	IV		1		<1	4	III	4	III
<i>Dicranum fuscens</i>	+	III	+		+		+	+	+	III
<i>D. fragilifolium</i>	+	III		1	+		+	+	+	II
<i>Hylocomium splendens</i>			<1		3	<1	4	III	+	II
<i>Pogonatum urnigerum</i>	+	II				+	+	+	<1	I
<i>Niphotrichum canescens</i>	+	II					1	III	4	V
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	II				2	1	III	2	V
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+	II			+		<1	III	+	IV
<i>Sciuroidium reflexum</i>	+	I		3	+		+	III	+	II
<i>Rhytidium rugosum</i>	+	I	+				+	II	+	II
<i>Brachythecium salebrosum</i>	+	I	+		3		+	I	+	II
<i>Cynodontium strumiferum</i>	+	I		+			+	I	+	II
<i>Sciuroidium starkei</i>	+	I		2			+	I	+	II
<i>Bryum</i> sp.	+	I					+	I	+	I

Продолжение табл. 5

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Laricetum cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricetum cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricetum cajanderi</i> ledosum	<i>Laricetum cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricetum cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>ledoso-pumilae- pinosum</i>	<i>Laricetum cajanderi</i> vaccinosi	<i>Laricetum</i> oligoherbosum	<i>Laricetum</i> racomitriosum	
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	II		+	+		II		+	II
<i>Polytrichum commune</i>	+	I					II		+	I
<i>Helodium blandowii</i>	+	I		+			II		+	I
<i>Dicranum spadicaceum</i>	+	I					II		+	I
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	+	II					I			
<i>Dicranum flexicaule</i>	+	I		I			I			
<i>D. scoparium</i>	+	I					I		+	II
<i>D. acutifolium</i>	+	II		+			I		+	I
<i>Stereodon plicatulus</i>	+	I		3	+	+			+	II
<i>Plagiothecium laetum</i>	+	I								I
<i>Campylidium hispidulum</i>	+	I							+	II
<i>Ptilium crista-castrensis</i>				5	+	<1	II			
<i>Brachythecium</i> sp.							II		+	III
<i>Dicranum polysetum</i>				I			II		+	III
<i>Ptilidium ciliare</i>				<1			II		+	I
<i>Cynodontium tenellum</i>							I		+	I
<i>Polytrichum hyperboreum</i>							I		+	I
<i>Dicranum bonjeanii</i>				I			<1		+	I
<i>Pohlia cruda</i>						+	I		+	I
<i>Dicranum undulatum</i>					+		I		+	II
<i>Climacium dendroides</i>							I		+	I
<i>Tetraplodon angustatus</i>							I		+	I

Ярусы и виды	Ассоциации								
	<i>Laricium cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricium cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricium cajanderi</i> ledosum	<i>Laricium cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricium cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>Laricium cajanderi</i> ledoso-pumilae- pinosum	<i>Laricium cajanderi</i> vaccinosum	<i>Laricium</i> oligoherbosum	<i>Laricium</i> racomitriosum
<i>Hypnum</i> sp.			5					+	II
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>			+					+	I
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>		+	+					+	II
<i>Dicranum</i> sp.			+	<1				+	I
<i>Abietinella abietina</i>			+					+	I
<i>Lophozia</i> sp.			+					+	I
<i>Arctoa fulvella</i>								+	II
<i>Bryum moravicum</i>								+	II
<i>Cyntrichia ruralis</i>								+	II
<i>Grimmia longirostris</i>			+			+		+	II
<i>Plagiothecium</i> sp.								+	II
<i>Tomentopnum nitens</i>				5					
<i>Stereodon holmenii</i>				2					
<i>Polytrichum strictum</i>				2					
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	1		1	<1	8	5	2	10	7
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>	+	V	<1	<1	<1	<1	+	2	V
<i>C. rangiferina</i>	+	III	<1				+	+	IV
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>cornuta</i>	+	III					+	+	IV
<i>Peltigera extenuata</i>	+	IV					+	+	IV
<i>Cladonia rei</i>	+	IV					+	+	III
<i>C. botrytes</i>	+	II					+	+	IV
<i>C. chlorophaea</i> s. l.	+	IV					+	+	II

Продолжение табл. 5

Ярусы и виды	Ассоциации										
	<i>Laricium cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricium cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricium cajanderi</i> ledosum	<i>Laricium cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricium cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>Ledoso-pumilae- pinosum</i>	<i>Laricium cajanderi</i> uliginos- vaccinosum	<i>Laricium</i> oligoherbosum	<i>Laricium</i> vaccinosum		
<i>C. phyllophora</i>	+	II			+	+	+	IV	III	<1	III
<i>C. amaurocræa</i>	+	II			>1	+	+	III	III	+	III
<i>C. cyanipes</i>	+	III			+	>1	+	IV	II	+	II
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>turbinata</i>	+	I			+	+	+	III	III	+	III
<i>C. fimbriata</i>	+	III			+	+	+	II	III	+	III
<i>Stereocaulon paschale</i>	+	II	>1		2	+	+	IV	I	+	II
<i>Cladonia verticillata</i>	+	I				+	+	IV	III	+	I
<i>Peltigera leucophlebia</i>	+	II			+	>1	>1	II	III	+	II
<i>Cladonia uncialis</i> ssp. <i>uncialis</i>							+	III	III	+	III
<i>C. pleurota</i>					+	+	+	IV	I	+	II
<i>C. deformis</i>					+		+	III	I	+	III
<i>C. uncialis</i> ssp. <i>biuncialis</i>	+	I			+	+	+	III	II	+	I
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>vulnerata</i>	+	I				+	+		III	+	III
<i>C. furcata</i>					+	+	+	II	III	+	II
<i>C. cenotea</i>					+		+	III	III	+	II
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>groenlandica</i>	+	I					+	II	I	2	III
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i>	+	I					+	II	I	+	III
<i>C. scabriuscula</i>	+	II			+		+		III	+	II
<i>C. maxima</i>	+	I			+		+	III	II	+	
<i>C. stricta</i>	+	I					+	II	II	+	II
<i>C. pyxidata</i>	+	I			+		+	III	I	+	I
<i>C. bacilliformis</i>					+		+	III	II	+	I

Продолжение табл. 5

Ярусы и виды	Ассоциации								
	<i>Laricium cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricium cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricium cajanderi</i> ledosum	<i>Laricium cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricium cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>Ledoso-pumilae- pinosum</i>	<i>Laricium cajanderi</i> uliginos- vaccinosum	<i>Laricium</i> oligoherbosum	<i>Laricium</i> racomitriosum
<i>Peltigera didactyla</i>	+					<1		+	II
<i>Cladonia sulphurina</i>	+						+	+	II
<i>Stereocaulon alpinum</i>	+						+	+	II
<i>Cladonia crispata</i> var. <i>crispata</i>	+						+	+	II
<i>C. uliginosa</i>	+						+	+	II
<i>Trapetopsis gramulosa</i>	+				+			+	II
<i>Cladonia cervicornis</i>	+					<1	+	+	II
<i>C. squamosa</i>							+	+	I
<i>C. coniocraea</i>	+				+		+		
<i>C. macilenta</i>							+		
<i>Peltigera neopolydactyla</i>	+				+		+	+	I
<i>Cladonia crispata</i> var. <i>cetrariiformis</i>							+	+	II
<i>C. coccifera</i>								+	I
<i>Vulpicida pinastri</i>	+				+		+	+	I
<i>Peltigera aphthosa</i>	+				+	<1	+		
<i>Cladonia borealis</i>	+					+		+	I
<i>C. macroceras</i>	+							+	I
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	+							+	I
<i>Flavocetraria minuscula</i>	+							+	I
<i>Cladonia carneola</i>	+				+	<1	+		I
<i>C. ochrochlora</i>	+				+			+	II
<i>Stereocaulon vesuvianum</i>	+				<1	+		<1	II

Ярусы и виды	Ассоциации								
	<i>Laricium cajanderi</i> fruticoso- varioherbosum	<i>Laricium cajanderi</i> juniperosum	<i>Laricium cajanderi</i> ledosum	<i>Laricium cajanderi</i> vaccinoso- hylocomiosum	<i>Laricium cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>ledoso-pumilae- pinosum</i>	<i>Laricium cajanderi</i> uliginosum	<i>Laricium</i> oligoherbosum	<i>Laricium</i> vaccinitiosum
<i>Placynthiella uliginosa</i>								+	
<i>Stereocaulon saviczii</i>								<	II
<i>Lecanora</i> spp.							+		II
<i>Melanella disjuncta</i>							+		II
<i>Porpidia macrocarpa</i>							+		II
<i>Pseudephebe pubescens</i>									
<i>Rhizocarpon</i> spp.									II
<i>Umbilicaria torrefacta</i>								<	II
<i>Peltigera lepidophora</i>								+	II
<i>P. malacea</i>							+		I
							+		I

Примечание. Римскими цифрами указан класс постоянности. С классом постоянности I единично отмечены также (в скобках) указано проективное покрытие, %): **Laricium cajanderi fruticoso-varioherbosum**: *Maianthemum bifolium* (<1), *Carex lyngbyei* ssp. *cryptocarpa* (<1), *Thalictrum minus* (+), *Carex reventa* (+), *Melica nutans* (+), *Boschniakia rossica* (+), *Equisetum scirpoides* (+), *Lathyrus pilosus* (+), *Orthilia obtusata* (+), *Vaccinium minus* (+), *Viola sachalinensis* (+), *Hymenoloma crispulum* (+), *Plagiothecium denticulatum* (+), *Cladonia digitata* (+); **Laricium cajanderi juniperosum**: *Carex podocarpa* (+), *Pylaisia polyantha* (+), *Orthotrichum sordidum* (+); **Laricium cajanderi ledosum**: *Dicranum eranelia* sp. (+); **Laricium cajanderi vaccinoso-hylocomiosum**: *Sphagnum girgensohnii* (1); **Laricium cajanderi pumilae pinosum**: *Dicranum elongatum* (+), *Cladonia farinacea* (+), *Peltigera membranacea* (+), *Xanthoparmelia* sp. (+); **Ledoso-pumilae-pinosum**: *Allium shoenooprasum* (+), *Pyrola minor* (+), *Brachytheciastrum trachypodium* (+), *Distichium capillaceum* (+), *Hypnum cupressiforme* (+), *Isopterygiopsis muelleriana* (+), *I. alpicola* (+), *Mnium thomsonii* (+), *Plagiothecium cavifolium* (+), *Saellania glaucescens* (+), *Schistidium* sp. (+), *Cladonia cariosa* (+), *Placynthiella dasaea* (+); **Laricium cajanderi uliginosum**: *Betula exilis* (+), *Salix reticulata* (+), *Sorbus sibirica* f. *fruticosa* (+), *Bistorta vivipara* (+), *Carex* sp. (+), *Calamagrostis sesquiflora* (+), *Hedysarum hedsyaroides* (+), *Cynodontium* sp. (+), *Leptobryum pyriforme* (+), *Rhytidadelphus squarrosus* (+), *Pohlia* sp. (+), *Cetraria ericetorum* (+), *Lecanora intricata* (+), *Melanella* spp. (+), *Ophioparma ventosa* (+), *O. sp.* (+), *Umbilicaria cilindrica* (+); **Laricium racomitriosum**: *Carex koraginensis* (+), *Coptis trifolia* (+), *Equisetum hyemale* (+), *Brachythecium erythrotrichon* (+), *Dicranum montanum* (+), *D. spadicum* var. *subscabrifolium* (+), *Cetraria kamczatica* (+), *Cladonia straminea* (+).

Таблица 6

Геоботаническая характеристика сообществ лиственных редколесий

Ярусы и виды	Ассоциации							
	<i>Sublarix cajanderi</i> fruticoso-variantibus	<i>Sublarix cajanderi</i> ledosum	<i>Sublarix cajanderi</i> uliginosi vascinosum	<i>Sublarix cajanderi</i> lymso interort-	<i>Sublarix cajanderi</i> pumilae pinosum	<i>Sublarix cajanderi</i> alnosum kamtschaticae	<i>Sublarix cajanderi</i> oligoherbosum	<i>Sublarix cajanderi</i> racomitriosum
Количество описаний	2	1	4	2	3	4	4	5
Древесный ярус, сомкнутость	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2
<i>Larix cajanderi</i>	8,8	9,7	9,8	9,5	8,7	V	8,8	V
<i>Betula ermanii</i>	0,3				0,1	II	0,1	II
<i>Betula platyphylla</i>	Ед.	0,3	Ед.		1,2	II	Ед.	II
<i>Salix caprea</i>			0,1		Ед.	II	0,1	II
<i>Sorbus sibirica</i>					0,1	II		
<i>Populus suaveolens</i>	0,4						1,1	III
<i>Picea ajanensis</i>	0,3		0,1			III		0,1
<i>Salix bebbiana</i>	0,2			0,5			0,6	IV
<i>S. idensis</i>								0,1
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	122	3	17	265	40	17	17	88
<i>Larix cajanderi</i>	97	3	13	253	9	II	4	V
<i>Pinus pumila</i>	3		I	4	11	IV	2	III
<i>Sorbus sibirica</i>	1		I	1			1	III
<i>Betula ermanii</i>	18		I	4	14	II		
<i>Picea ajanensis</i>	4		I					
<i>Salix caprea</i>			I		3	II	1	II
<i>Populus suaveolens</i>				2			5	III

Ярусы и виды	Ассоциации								
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginoso interio-ri-</i>	<i>Sublaricetum cajanderi punifae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>	
<i>Salix arctica</i>				1					
<i>S. udensis</i>				3					
<i>Populus tremula</i>				1			11	II	
<i>Salix bebbiana</i>					1	II	5	IV	1
<i>Alnus fruticosa</i>					1	II	2	III	
<i>Ribes triste</i>							1	II	
<i>Betula platyphylla</i>									
<i>Lonicera caerulea</i>							2	II	
<i>Salix pulchra</i>							1	II	
Подлесок, сомкнутость	0,3	0,2	0,25	0,1	0,5	0,35	<0,1		0,1
<i>Pinus pumila</i>	<1	5	7	+	23	1	<1	IV	1
<i>Ribes triste</i>	3	+		+	+	+	+	IV	<1
<i>Alnus fruticosa</i>			+	3	4	24	+	III	
<i>Juniperus sibirica</i>		15	<1	+	12	+			+
<i>Lonicera caerulea</i>	6		5	5	<1	<1	+	II	+
<i>Spiraea beauverdiana</i>	3	1	+	+	2	1	+	IV	2
<i>Rosa amblyotis</i>			<1		+	4	+	II	7
<i>Spiraea media</i>			+		+	4	+	II	1
<i>Salix reticulata</i>			+	5	3				+
<i>Lonicera chamissoi</i>				+	+	+	1	III	+

Продолжение табл. 6

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vascitosum leymoso interio-</i>	<i>Sublaricetum cajanderi puniiae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>		
<i>Salix caprea</i>				+	1	II		<1	IV	
<i>S. bebbiana</i>					+	II	+	<1	IV	1
<i>S. pulchra</i>			11	III			+	+	III	+
<i>Sorbaria sorbifolia</i>					1.7	II				
<i>Rosa acicularis</i>	23	+	+	II	+			+	II	+
<i>Potentilla fruticosa</i>	2	+	+	II				+	II	
<i>Betula exilis</i>			+	II						
<i>Salix udensis</i>					+		+	+	II	+
<i>S. arctica</i>					+					
<i>Spiraea salicifolia</i>								+	II	
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	18	50	60		33	24	8	8		3
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsdorffii</i>	10	+	<1	IV	<1	<1	4	+	III	<1
<i>Chamerion angustifolium</i>	3	+	+	V	<1	3	2	2	V	2
<i>Atragene ochotensis</i>	+	+	+	II	+	+	<1	+	IV	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3		45	V	12	2	<1	+		<1
<i>Linnaea borealis</i>	+		2	V	+	4			IV	
<i>Festuca altaica</i>			<1	V	+	+			IV	
<i>F. rubra</i>					+	+			IV	
<i>Goodyera repens</i>					+	+			IV	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	+	+	II		2			IV	+

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>ledosum</i>	7	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>leymoso interiori-</i> <i>uliginosi vasciosum</i>	2	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>pumiliae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>alnosum kamtschaticaе</i>	<i>Sublaricetum cajanderi</i> <i>oligoherbosum</i>
<i>Ledum palustre</i> ssp. <i>decumbens</i>		40	7	III	2	2	IV	+	II	+
<i>Empetrum nigrum</i>		10	<1	IV	+	3	IV	+	II	+
<i>Pyrola incarnata</i>			+	IV		3	II	+	II	+
<i>Saussurea pseudo-filesii</i>			+	III		2	II	+	III	+
<i>Rubus arcticus</i>			+	III		+	II			
<i>Lathyrus pilosus</i>			+	IV						
<i>Vaccinium minus</i>			8	IV						
<i>Geranium erianthum</i>			+	III						
<i>Carex canescens</i>			3	III						
<i>Galium boreale</i>			+	III						
<i>Equisetum pratense</i>			<1	III						+
<i>E. arvense</i>	+		<1	IV		<1	II		+	+
<i>Saxifraga cherlerioides</i>						+	II	+	IV	+
<i>S. funstonii</i>						+	II	+	III	+
<i>Trisetum spicatum</i>						+	II	+	III	+
<i>Dryopteris fragrans</i>		<1				+	II	+	III	
<i>Sedum telephium</i> var. <i>purpureum</i>						+	II	+	III	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>						+	II	+	II	
<i>Leymus interior</i>					18	1	II		5	III
<i>Poa malacantha</i>			+	II	+	+	II	+	<1	IV

Продолжение табл. 6

Ярусы и виды	Ассоциации													
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi leymoso interio- -uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi puniatae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>						
<i>Equisetum variegatum</i>			+	II					+	II	+	III	+	
<i>Carex pallida</i>	+		+	II					+	II	+	II	+	
<i>Rubus idaeus ssp. melanolasius</i>			+	II					+	II	+	II		
<i>Anemone narcissiflora ssp. sibirica</i>			+	II					+	II				
<i>Arctous alpina</i>			+	II					+	II				
<i>Carex koraginensis</i>			+	II					+	II				
<i>C. sp.</i>			+	II					+	II				
<i>Salix sphenophylla</i>			+	II					+	II				
<i>Trientalis europaea ssp. arctica</i>			+	II					+	II				
<i>Orithia secunda</i>	+		+	II					+	II				
<i>Moehringia lateriflora</i>			+	II					+	II				
<i>Polemonium boreale</i>									+	II				
<i>Campanula lasiocarpa</i>									+	II				
<i>Veratrum oxysepalum</i>									+	II				
<i>Artemisia arctica</i>									+	II				
<i>Bistorta vivipara</i>									+	II				
<i>Solidago spiraeifolia</i>									2	II				
<i>Aster sibiricus</i>									+	II				
<i>Bromopsis pumpelliana</i>									+	II				
<i>Carex longirostrata</i>									2	II				

Продолжение табл. 6

Ярусы и виды	Ассоциации							
	<i>Sublaricetum cajanteri fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri uliginosi vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri uliginoso interio- -lymoso vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri puniatae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanteri oligoherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri racomitriosum</i>
<i>Festuca</i> sp.						+	II	
<i>F. brevissima</i>						+	II	
<i>Pyrola minor</i>						+	II	
<i>Ermania parvoides</i>							+	II
<i>Lagedium sibiricum</i>							+	II
<i>Papaver microcarpum</i>							+	II
<i>Trisetum spicatum</i> ssp. <i>molle</i>							+	II
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	6	6	19	8	20	10	8	5
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	35	50	54	34	39	36	27	67
Моховой подъярус, покрытие (%)	30	25	54	28	36	23	22	50
<i>Sanionia uncinata</i>	3	20	2	3	10	+	+	3
<i>Pohlia nutans</i>	1	+	+	+	+	+	+	<1
<i>Polytrichum juniperinum</i>	10	<1	3	8	7	7	7	36
<i>Ceratodon purpureus</i>	1	+	+	<1	+	+	+	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	8	5	30	+	9	+	+	+
<i>Aulacomnium palustre</i>	<1	<1	<1	+	+	+	+	+
<i>Polytrichum piliferum</i>	5			3	+	2	3	4
<i>Racomitrium lanuginosum</i>		+		12	+	7	2	+
<i>Hepaticae</i>		+			+	+	+	+
<i>Dicranum bonjeanii</i>		+	+	+	<1	+	+	+

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioberosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vasciosum leymoso interort-</i>	<i>Sublaricetum cajanderi punifae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoberosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>		
<i>Ptilidium ciliare</i>			+	II	+	<I	IV			
<i>Stereodon plicatulus</i>						+	IV			
<i>Niphotrichum canescens</i>	+					+	II	2	IV	6
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	<I		+	V		<I	II	+	II	+
<i>Dicranum majus</i>			3	IV	+	2	II	+	III	
<i>D. polysetum</i>	+		5	IV						
<i>Hylacomium splendens</i>			9	IV						
<i>Abietinella abietina</i>	<I		+	III		+	II			
<i>Dicranum montanum</i>			+	III		+	II			
<i>Aulacomnium turgidum</i>			+	II		+	II			
<i>Dicranum sp.</i>			+	II		+	II	+	II	
<i>Brachythecium salebrosum</i>			+	II		<I	II	+	II	+
<i>Dicranum fuscescens</i>			+	II		<I	II			
<i>Rhytidium rugosum</i>			1	II		+	II			
<i>Grimmia longistrotris</i>						+	II	<I	II	
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>						+	II	+	II	+
<i>Hypnum cupressiforme</i>						+	II	+	II	
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	<I					<I	II			+
<i>Dicranum acutifolium</i>						<I	II			+
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>						+	II			

Продолжение табл. 6

Ярусы и виды	Ассоциации							
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioberosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi leymoso interort- uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi puniatae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoberosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>
<i>Ditrichum</i> sp.						+	II	
<i>Isopterygopsis pulchella</i>						+	II	
<i>Timmia austriaca</i>						+	II	
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	+							1
<i>Cynodontium asperifolium</i>	+							+
<i>Amblystegium serpens</i>	+						II	+
<i>Tetraplodon angustatus</i>		+					II	
<i>Cynodontium tenellum</i>							II	
<i>Polytrichastrum alpinum</i>							II	
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	5	25	<1	6	3	13		17
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>	1	<1	+	+	<1	1	V	2
<i>C. rangiferina</i>	+	+	+	+	<1	+	III	+
<i>Peltigera extenuata</i>	+	+			+	+	IV	+
<i>Cladonia botrytes</i>	+			<1	+	+	V	+
<i>C. phylophora</i>	<1	+		+	+	1	IV	<1
<i>Peltigera didactyla</i>	+			+	+	+	V	+
<i>Cladonia rei</i>				+	<1	+	IV	+
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>cornuta</i>	+			2	<1	2	V	3
<i>C. chlorophaea</i> s. l.	+			1	+	+	V	+
<i>C. ataurorata</i>				+	+	+	IV	+

Продолжение табл. 6

Ярусы и виды	Ассоциации									
	<i>Sublaricetum cajanteri fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri uliginosi vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri leymoso interort-leymoso vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri punitiae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanteri oligoherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanteri racomitriosum</i>		
<i>C. pleurota</i>				+	IV	+	V	+	III	+
<i>Stereocaulon alpinum</i>				+	II	I	V	+	III	+
<i>Trapiopsis granulosa</i>				I	IV	+	IV	+	III	+
<i>Cladonia carneola</i>				+	IV	+	IV	+	IV	+
<i>C. pyxidata</i>				+	IV	+	IV	+	IV	+
<i>Stereocaulon paschale</i>				<1	IV	+	IV	+	III	+
<i>Cladonia cornuta</i> ssp. <i>groenlandica</i>	3	+	III			+	II	+	III	8
<i>C. verticillata</i>	+			+	II	+	V	+	III	+
<i>C. fimbriata</i>	+			+	II	+	IV	+	III	+
<i>Peltigera leucophlebia</i>		<1	III	+	II	+		+	II	+
<i>Stereocaulon vesuvianum</i>		10		+	IV	I	IV	+	II	
<i>Cladonia cyanipes</i>	+			<1	II	+	III	+	III	+
<i>C. cenotea</i>				+	II	+	III	+	III	+
<i>C. borealis</i>				+	II	+	IV	+	II	+
<i>Peltigera rufescens</i>	+	+		+	II	+	III	+	III	+
<i>Cladonia gracilis</i> s. l.		+	III		II			+	III	<1
<i>C. squamosa</i>				+	IV	+	II	+	II	+
<i>C. crispata</i> var. <i>crispata</i>				+	II	+	III	+	II	+
<i>Stereocaulon glareosum</i>				+	II	I	IV	+	II	+
<i>Peltigera canina</i>		+	III			+	II	+	II	+

Ярусы и виды	Ассоциации							
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi leymoso interio- -uliginosi vascitosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi puniatae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>
<i>Cladonia gracilis</i> ssp. <i>vulnerata</i>	+			+	IV	+	II	+
<i>C. cervicornis</i>					IV	+	IV	
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>turbinata</i>	+			+	II	+	III	+
<i>C. deformis</i>				+	II	+	III	+
<i>C. sulphurina</i>				+	II	+	III	+
<i>C. subulata</i>				+	II	+	II	+
<i>C. uliginosa</i>					II	+	II	+
<i>Stereocaulon tomentosum</i>				+	II	+	III	+
<i>Cladonia stygia</i>			+		II	+	III	+
<i>C. uncialis</i> ssp. <i>biuncialis</i>						+	IV	+
<i>Stereocaulon condensatum</i>						+	III	+
<i>Cladonia uncialis</i> ssp. <i>uncialis</i>		<1		+	II	+	II	+
<i>C. stellaris</i>				+	II	+	II	+
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i>				<1		+	III	+
<i>C. coniocraea</i>	+					+	II	+
<i>C. macilenta</i>				+		+	III	+
<i>C. macroceras</i>				+		+	III	+
<i>Peltigera aphthosa</i>		<1	+		II			
<i>Cladonia</i> sp.	1	2						1
<i>Placynthiella icmalea</i>					II	+	II	+

Продолжение табл. 6

Ярусы и виды	Ассоциации							
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-varioberosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi leymoso interio- -uliginosi vasciosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi puniiae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoberosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>
<i>Cladonia crispata</i> var. <i>cetrariformis</i>				+		+	III	+
<i>Ochrolechia androgyna</i> s. l.						+	III	+
<i>Stereocaulon symphycheilum</i>		10		+		+	II	+
<i>Cladonia gracilis</i> ssp. <i>elongata</i>	+				+	+	II	+
<i>Vulpicida pinastri</i>					+	+	II	
<i>Cladonia coccifera</i>				+		+	II	+
<i>C. bacilliformis</i>	+			+		+	III	
<i>C. stricta</i>				+		+	II	+
<i>C. furcata</i>						+	II	+
<i>Thamnomelia vermicularis</i> var. <i>vermicularis</i>			+					
<i>Melanelia</i> spp.		>1			+		II	
<i>Baeomyces carneus</i>					+		II	
<i>Cetraria kamczatica</i>					+		II	
<i>Cystocoleus ebenus</i>					+		II	
<i>Flavocetraria cucullata</i>					+		II	
<i>Peltigera lepidophora</i>		+				+	II	
<i>Flavocetraria minuscula</i>				+		+	II	+
<i>Arthrorhaphis citrinella</i>						+	II	
<i>Cetraria nigricans</i>						+	II	
<i>Cladonia crispata</i> s. l.						+	II	

Ярусы и виды	Ассоциации							
	<i>Sublaricetum cajanderi fruticoso-variobosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi ledosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi uliginosi vacuosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi leymoso interiori- uliginosi vacuosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi punifoliae pinosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi alnosum kamtschaticae</i>	<i>Sublaricetum cajanderi oligoherbosum</i>	<i>Sublaricetum cajanderi racomitriosum</i>
<i>C. floerkeana</i>						+	II	
<i>C. macrophylla</i>						+	II	
<i>C. scabriuscula</i>						+	II	
<i>C. turgida</i>						+	II	
<i>Melanella stygia</i>						+	II	
<i>Pertusaria panyuga</i>						+	II	
<i>Pseudephebe</i> spp.						+	II	

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках) как указано проективное покрытие, %): **Sublaricetum cajanderi fruticoso-variobosum**: *Dicranum flagellare* (+); **Sublaricetum cajanderi ledosum**: *Dicranella* sp. (+), *Eurhynchium* sp. (+), *Pohlia cruda* (+), *Arctoparmelia separate* (+), *Asahinea chrysantha* (+), *Lecanora* spp. (+), *Ophioparma ventosum* (+), *Peltigera malacea* (+), *Pertusaria dactylina* (+), *Rhizocarpon* spp. (<I), *Xanthoparmelia* sp. (<I); **Sublaricetum cajanderi leymoso interiori-uliginosi vacuosum**: *Syntrichia ruralis* (+), *Cetraria ericetorum* (+), *Flavocetraria nivalis* (+); **Sublaricetum racomitriosum**: *Hieracium umbellatum* (+), *Dicranum scoparium*(+), *Dicranum undulatum* (+), *Lophozia longidens* (+), *Orthotrichum* sp. (+), *Baeomyces rufus* (+), *Peltigera collina* (+).

Таблица 7

Геоботаническая характеристика сообществ каменноберезовых лесов
и редколесий

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Betuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Betuletum ermanii</i> <i>alnusum kamtschaticae</i>		<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>alnusum kamtschaticae</i>	
Количество описаний	2	4		1	6	
Древесный ярус, сомкнутость	0,7	0,6		0,1	0,2	
<i>Betula ermanii</i>	9,0	7,4	V	10	6,4	V
<i>Sorbus sibirica</i>	Ед.	1,1	IV		2,0	V
<i>Populus suaveolens</i>		0,3	III		0,1	I
<i>Larix cajanderi</i>	1,0	0,3	II		1,4	I
<i>Salix bebbiana</i>		0,8	II		0,1	I
<i>S. udensis</i>		0,1	II		Ед.	I
<i>S. caprea</i>		Ед.	II			
<i>Crataegus chlorosarca</i>	Ед.					
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	36	242		4	62	
<i>Betula ermanii</i>	29	96	IV		37	V
<i>Sorbus sibirica</i>	1	16	IV	1	4	III
<i>Larix cajanderi</i>	6	20	III	1		
<i>Lonicera caerulea</i>		1	II			
<i>Salix bebbiana</i>		3	II			
<i>S. udensis</i>		63	II			
<i>Populus suaveolens</i>		43	II		12	II
<i>Salix caprea</i>		1	II		1	I
<i>Alnus fruticosa</i>					8	II
Подлесок, сомкнутость	0,5	0,5		0,65	0,4	
<i>Ribes triste</i>	6	7	V	1	3	IV
<i>Lonicera caerulea</i>	25	<1	IV		+	IV
<i>Alnus fruticosa</i>	+	33	V	15	33	V
<i>Pinus pumila</i>	+	<1	V		<1	IV
<i>Salix bebbiana</i>		<1	III		<1	III
<i>Rosa amblyotis</i>	23	+	III		+	I
<i>Spiraea beauverdiana</i>		<1	III	+	+	II
<i>Juniperus sibirica</i>		+	III			
<i>Spiraea media</i>					<1	IV
<i>Rhododendron aureum</i>		1	II		+	II

Продолжение табл. 7

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subbetuletum ermanii fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae</i>		
<i>Salix pulchra</i>		+	II		+	I
<i>S. reticulata</i>		+	II		+	I
<i>S. udensis</i>		+	II		+	I
<i>Lonicera chamissoi</i>				10	+	I
<i>Rosa acicularis</i>				40		
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	25	18		5	26	
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsдорffii</i>	10	11	V	2	13	V
<i>Chamerion angustifolium</i>	5	<1	V	3	5	V
<i>Atragene ochotensis</i>	+	<1	III	<1	+	V
<i>Poa malacantha</i>		<1	III		<1	IV
<i>Saxifraga funstonii</i>		+	II	+	<1	IV
<i>Moehringia lateriflora</i>	2	<1	II	+	1	III
<i>Solidago spiraeifolia</i>		+	II		+	III
<i>Poa platyantha</i>	+				+	III
<i>Lagedium sibiricum</i>		+	II		+	III
<i>Pyrola incarnata</i>		2	III	+	<1	II
<i>Trientalis europaea</i> ssp. <i>arctica</i>	+	<1	II		<1	II
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	+	1	II		<1	II
<i>Veratrum oxysepalum</i>		<1	II		<1	II
<i>Linnaea borealis</i>		2	II	+	2	II
<i>Orthilia secunda</i>		+	II	+	+	II
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		+	II	+	+	II
<i>Aruncus dioicus</i>		+	II		<1	II
<i>Artemisia arctica</i>		+	II		+	II
<i>Boschniakia rossica</i>		+	II		+	II
<i>Saxifraga cherlerioides</i>		+	II		+	II
<i>Festuca altaica</i>	+	+	II	+	+	I
<i>Geranium erianthum</i>		+	II	+	+	I
<i>Festuca brevissima</i>		+	II		+	I
<i>Leymus interior</i>		+	II		<1	I
<i>Mertensia pubescens</i>		+	II		+	I
<i>Carex longirostrata</i>		+	II			
<i>Pyrola minor</i>		+	II			
<i>Equisetum arvense</i>		+	II			

Продолжение табл. 7

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Betuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Betuletum ermanii</i> <i>alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>alnosum kamtschaticae</i>		
<i>Carex koraginensis</i>				+		II
<i>Vaccinium uliginosum</i>				+	+	II
<i>Bromopsis pumpelliana</i>					+	II
<i>Ermania parryoides</i>					+	II
<i>Hieracium umbellatum</i>					+	II
<i>Sedum telephium</i> var. <i>purpureum</i>					+	II
<i>Trisetum spicatum</i>					+	II
<i>Equisetum hyemale</i>	8					
<i>Carex pallida</i>	1			+		
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	9,5	9,0		14	15,2	
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	7	24		25	15	
Моховой подъярус, покрытие (%)	6	21		25	15	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	<1	2	V	5	1	V
<i>Sanionia uncinata</i>	1	2	V	1	<1	V
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	1	III	1	3	V
<i>Pohlia nutans</i>	+	1	V	+	+	III
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	+	1	V	<1	<1	V
<i>Pleurozium schreberi</i>	<1	2	IV	+	+	III
<i>Aulacomnium palustre</i>	+	+	IV		+	II
<i>Pylaisia polyantha</i>	+	+	IV			
<i>Orthotrichum sordidum</i>	+	+	III			
<i>Brachythecium erythrorrhizon</i>		+	III			
<i>Pogonatum urnigerum</i>		+	II		1	V
<i>Brachythecium salebrosum</i>	<1	<1	III		+	IV
<i>Bryum</i> sp.	+	+	II		+	IV
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	+	<1	II		<1	IV
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	+	II	+	2	IV
<i>Dicranum fuscescens</i>	+	+	III		+	III
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	+	III		+	II
<i>Brachythecium</i> sp.	3	+	II		+	II
<i>Dicranum majus</i>	+	<1	II		+	III
<i>Cynodontium strumiferum</i>		+	II		+	III
<i>Niphotrichum canescens</i>		9	II	5	4	III

Продолжение табл. 7

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Betuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Betuletum ermanii</i> <i>alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>alnosum kamtschaticae</i>		
<i>Racomitrium lanuginosum</i>		+	II	15	1	II
<i>Hypnum cupressiforme</i>		+	II		+	II
<i>Stereodon plicatulus</i>	+	+	II		+	I
<i>Dicranum montanum</i>	+	+	II			
<i>Sciuro-hypnum plumosum</i>		+	II			
<i>Climacium japonicum</i>		+	II			
<i>Cynodontium asperifolium</i>		+	II			
<i>Grimmia longirostris</i>		+	II			
<i>Leptobryum pyriforme</i>		+	II			
<i>Pohlia longicollis</i>		+	II			
<i>Polytrichastrum alpinum</i>		<1	II		+	I
<i>Pohlia filum</i>		+	II		+	I
<i>Amblystegium serpens</i>		+	II		+	I
<i>Dicranum fragilifolium</i>		+	II		+	I
<i>Cynodontium</i> sp.		+	II			
<i>Pohlia cruda</i>					+	II
<i>Climacium dendroides</i>					+	II
<i>Dicranum</i> sp.					+	II
<i>Plagiothecium denticulatum</i>					+	II
<i>Polytrichum commune</i>					+	II
<i>Ptilidium pulcherimum</i>					+	II
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	1	4		<1	<1	
<i>Cladonia rei</i>		<1	II	+	+	IV
<i>C. arbuscula</i> s. l.		+	III	+	+	II
<i>C. pyxidata</i>		+	III	+	+	II
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>cornuta</i>	<1	+	II	+	+	III
<i>C. chlorophaea</i> s. l.		<1	II	+	+	III
<i>C. cervicornis</i>		+	II		+	III
<i>Peltigera canina</i>	+	+	III	+	+	I
<i>Cladonia phyllophora</i>		+	III	+	+	I
<i>C. rangiferina</i>		+	III	+	+	I
<i>Peltigera extenuata</i>		+	III	+	+	I
<i>P. leucophlebia</i>	+	+	II	+	+	II
<i>Cladonia amaurocraea</i>		+	II	+	+	II

Продолжение табл. 7

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Betuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Betuletum ermanii</i> <i>alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Subbetuletum ermanii</i> <i>alnosum kamtschaticae</i>		
<i>C. botrytes</i>		+	II		+	II
<i>C. fimbriata</i>		+	II		+	II
<i>C. pleurota</i>		+	II		+	II
<i>Stereocaulon alpinum</i>		+	II	+	+	III
<i>Cladonia furcata</i>		+	III			
<i>Peltigera didactyla</i>	+	+	II	+	+	I
<i>Cladonia coccifera</i>		+	II	+	+	I
<i>C. borealis</i>				+	+	II
<i>C. deformis</i>				+	+	II
<i>Stereocaulon glareosum</i>		+	II	+	+	I
<i>S. symphycheilum</i>		+	II	+	+	I
<i>S. vesuvianum</i>		+	II	+	+	I
<i>Peltigera rufescens</i>		+	II		+	I
<i>Stereocaulon saviczii</i>		+	II		+	I
<i>Cladonia verticillata</i>		+	II	+		
<i>Asahinea chrysantha</i>		+	II			
<i>Cladonia cariosa</i>		+	II			
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>groenlandica</i>		+	II			
<i>C. crispata</i> var. <i>cetrariiformis</i>		+	II			
<i>C. crispata</i> var. <i>crispata</i>		+	II			
<i>C. gracilis</i> s. l.		+	II			
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>turbinata</i>		+	II			
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>vulnerata</i>		+	II			
<i>C. scabriuscula</i>		+	II			
<i>Melanelia commixta</i>		+	II			
<i>M. hepatizon</i>		+	II			
<i>M. panniformis</i>		+	II			
<i>M. stygia</i>		+	II			
<i>Ochrolechia frigida</i>		+	II			
<i>Amygdalaria</i> sp.		+	II			
<i>Arctoparmelia centrifuga</i>		+	II			
<i>Lecanora</i> spp.		+	II			
<i>Melanelia</i> spp.		+	II			

Окончание табл. 7

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Betuletum ermanii alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subbetuletum ermanii fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae</i>		
<i>Ophioparma</i> sp.		+	II			
<i>Cladonia carneola</i>				+	+	I
<i>C. cenotea</i>				+	+	I
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i>				+	+	I
<i>C. uncialis</i> ssp. <i>biuncialis</i>				+	+	I
<i>Vulpicida pinastri</i>		+	II			
<i>Porpidia macrocarpa</i>		+	II			
<i>Pseudephebe minuscula</i>		+	II			
<i>P. pubescens</i>		+	II			
<i>Rhizocarpon</i> spp.		+	II			
<i>Umbilicaria</i> spp.		+	II			
<i>U. hyperborea</i>		+	II			
<i>U. krasheninnicovii</i>		+	II			
<i>U. proboscidea</i>		+	II			
<i>U. torrefacta</i>		+	II			
<i>Cladonia uliginosa</i>	+			+		

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): ***Betuletum ermanii fruticoso-varioherbosum***: *Salix caprea* (+), *Galium boreale* (<1), *Thalictrum minus* (+), *Lathyrus pilosus* (+), *Cacalia hastata* (+), *Equisetum pratense* (<1), *Plagiomnium* sp. (+), *Brachythecium rotaezanum* (+), *Campylidium hispidulum* (+), *Cynodontium tenellum* (+), *Hylocomium splendens* (+), *Pylaisia* sp. (+), *Peltigera neopolydactyla* (+); ***Subbetuletum ermanii fruticoso-varioherbosum***: *Lonicera chamissoi* (1), *Ribes triste* (1), *Pedicularis resupinata* (+), *Baeomyces rufus* (+), *Cladonia coniocraea* (+), *C. cyanipes* (+), *C. macilenta* (+), *C. uncialis* ssp. *uncialis* (+), *Ochrolechia androgyna* s. l. (+), *Stereocaulon tomentosum* (+), *Trapeliopsis granulosa* (+); ***Subbetuletum ermanii alnosum kamtschaticae***: *Pinus pumila* (1), *Rubus arcticus* (<1), *Artemisia glomerata* (+), *Campanula lasiocarpa* (+), *Cardaminopsis lyrata* (+), *Dianthus repens* (+), *Dryopteris expansa* (+), *D. fragrans* (+), *Eritrichium villosum* (+), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (+), *Lycopodium annotinum* (+), *Minuartia verna* (+), *Papaver microcarpum* (+), *Rubus idaeus* ssp. *melanolasius* (+), *Stellaria eschscholtziana* (+), *Abietinella abietina* (+), *Bartramia ithyphylla* (+), *Ptilium crista-castrensis* (+), *Plagiothecium* sp. (+), *Pohlia crudoides* (+), *Distichium capillaceum* (+), *Orthotrichum obtusifolium* (+), *Plagiomnium cuspidatum* (+), *Plagiothecium cavifolium* (+), *Rhytidiadelphus squarrosus* (+), *Saelania glaucescens* (+), *Cladonia bacilliformis* (+), *C. crispata* s. l. (+), *Placynthiella uliginosa* (+), *Stereocaulon condensatum* (+).

Таблица 8

Геоботаническая характеристика сообществ белоберезовых лесов

Ярусы и виды	Акц. <i>Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum</i>
Количество описаний	2
Древесный ярус, сомкнутость	0,5
<i>Betula platyphylla</i>	9,0
<i>Larix cajanderi</i>	1,0
<i>Crataegus chlorosarca</i>	Ед.
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	0,5
<i>Betula platyphylla</i>	0,5
Подлесок, сомкнутость	0,65
<i>Spiraea beauverdiana</i>	18
<i>Juniperus sibirica</i>	15
<i>Rosa amblyotis</i>	15
<i>Lonicera caerulea</i>	13
<i>Rosa acicularis</i>	6
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	<1
<i>Ribes triste</i>	+
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	28
<i>Pyrola incarnata</i>	15
<i>Rubus arcticus</i>	6
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsdoeffii</i>	3
<i>Orthilia secunda</i>	2
<i>Maianthemum bifolium</i>	2
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1
<i>Atragene ochotensis</i>	<1
<i>Galium boreale</i>	<1
<i>Carex pallida</i>	+
<i>C. podocarpa</i>	+
<i>Chamerion angustifolium</i>	+
<i>Equisetum arvense</i>	+
<i>Lathyrus pilosus</i>	+
<i>Linnaea borealis</i>	+
<i>Pyrola minor</i>	+
<i>Rubus idaeus</i> ssp. <i>melanolasius</i>	+
<i>Solidago spiraeifolia</i>	+
<i>Thalictrum minus</i>	+
<i>Trientalis europaea</i> ssp. <i>arctica</i>	+
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	13
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	<1
Моховой подъярус, покрытие (%)	<1
<i>Hylocomium splendens</i>	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	+

Окончание табл. 8

Ярусы и виды	Асс. <i>Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum</i>
<i>Sanionia uncinata</i>	+
<i>Brachythecium salebrosum</i>	+
<i>Bryum</i> sp.	+
<i>Ceratodon purpureus</i>	+
<i>Dicranum fragilifolium</i>	+
<i>D. fuscescens</i>	+
<i>D. montanum</i>	+
<i>Lophozia</i> sp.	+
<i>Orthotrichum sordidum</i>	+
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	+
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	+
<i>Pylaisia polyantha</i>	+
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	+
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	+
<i>Peltigera aphthosa</i>	+

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности.

Таблица 9

Геоботаническая характеристика сообществ осинового леса

Ярусы и виды	Ассоциации	
	<i>Populetum tremulae fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Populetum tremulae alnosum kamtschaticae</i>
Количество описаний	1	1
Древесный ярус, сомкнутость	0,6	0,3
<i>Populus tremula</i>	7,5	6,9
<i>Betula platyphylla</i>	2,5	0,2
<i>Larix cajanderi</i>		2,8
<i>Salix bebbiana</i>		0,1
<i>Sorbus sibirica</i>	Ед.	
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	160	108
<i>Populus tremula</i>	160	22
<i>Pinus pumila</i>		54
<i>Sorbus sibirica</i>		20
<i>Salix caprea</i>		7
<i>Populus suaveolens</i>		3
<i>Betula platyphylla</i>		2
Подлесок, сомкнутость	0,7	0,25
<i>Rosa amblyotis</i>	30	
<i>Lonicera caerulea</i>	20	

Окончание табл. 9

Ярусы и виды	Ассоциации	
	<i>Populetum tremulae fruticoso-varioherbosum</i>	<i>Populetum tremulae alnosum kamschaticae</i>
<i>Ribes triste</i>	10	
<i>Rosa acicularis</i>	5	
<i>Spiraea beauverdiana</i>	5	
<i>Alnus fruticosa</i>		20
<i>Pinus pumila</i>		5
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	5	2
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsдорffii</i>	<1	1
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	<1
<i>Equisetum hyemale</i>	3	
<i>Pyrola incarnata</i>	2	
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	14	13
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	+	2
Моховой подъярус, покрытие (%)	+	1
<i>Polytrichum juniperinum</i>		1
<i>P. piliferum</i>		<1
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	+	1
<i>Peltigera extenuata</i>	+	<1
<i>P. didactyla</i>		<1
<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l.	+	+
<i>Peltigera rufescens</i>	+	+

Примечание. Единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): ***Populetum tremulae fruticoso-varioherbosum***: *Atragene ochotensis* (<1), *Maianthemum bifolium* (<1), *Rubus arcticus* (<1), *Trientalis europaea* ssp. *arctica* (<1), *Carex* sp. (+), *Equisetum arvense* (+), *Galium boreale* (+), *Lathyrus pilosus* (+), *Linnaea borealis* (+), *Orthilia secunda* (+), *Brachythecium erythrorrhizon* (+), *Hypnum cupressiforme* (+), *Plagiomnium cuspidatum* (+), *Pylaisia polyantha* (+), *Brachythecium albicans* (+), *Cladonia farinacea* (+); ***Populetum tremulae alnosum kamschaticae***: *Salix caprea* (<1), *Spiraea media* (<1), *Poa malacantha* (<1), *Sedum telephium* var. *purpureum* (<1), *Trisetum spicatum* (<1), *Draba* sp. (+), *Hieracium umbellatum* (+), *Lagedium sibiricum* (+), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (+), *Minuartia verna* (+), *Phragmites australis* (+), *Saxifraga cherlerioides* (+), *Taraxacum* sp. (+), *Ceratodon purpureus* (+), *Pohlia nutans* (+), *Niphotrichum canescens* (+), *Cladonia arbuscula* (+), *C. botrytes* (+), *C. coniocraea* (+), *C. fimbriata* (+), *C. gracilis* (+), *C. pyxidata* (+), *C. rangiferina* (+), *C. rei* (+), *C. uncialis* ssp. *uncialis* (+), *C. verticillata* (+).

Таблица 10

Геоботаническая характеристика сообществ тополевых редколесий

Ярусы и виды	Ассоциации		
	<i>Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subpopuletum suaveolentis oligoherbosum</i>	<i>Subpopuletum suaveolentis racomitriosum</i>
Количество описаний	2	6	2
Древесный ярус, сомкнутость	0,2	0,15	0,1
<i>Populus suaveolens</i>	9,7	9,5	V
<i>Betula ermanii</i>	0,2	0,3	I
<i>Sorbus sibirica</i>	0,0	0,1	II
<i>Salix bebbiana</i>	0,1		
<i>Larix cajanderi</i>		0,1	I
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	28	88	90
<i>Populus suaveolens</i>	17	73	V
<i>Pinus pumila</i>	3	6	V
<i>Salix bebbiana</i>	6	0	I
<i>Betula ermanii</i>	1	3	I
<i>Salix udensis</i>	+		
<i>Larix cajanderi</i>		4	III
<i>Populus tremula</i>		1	II
<i>Alnus fruticosa</i>		1	II
<i>Sorbus sibirica</i>		0	I
Подлесок, сомкнутость	0,3	<0,1	0,15
<i>Alnus fruticosa</i>	23	<1	IV
<i>Pinus pumila</i>	2	2	IV
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	+	+	III
<i>Salix bebbiana</i>		1	IV
<i>Lonicera caerulea</i>	<1	+	I
<i>Ribes triste</i>		+	II
<i>Salix reticulata</i>		<1	II
<i>Spiraea beauverdiana</i>		+	II
<i>Rosa amblyotis</i>		+	I
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	9	8	<1
<i>Chamerion angustifolium</i>	3	1	V
<i>Poa malacantha</i>	+	+	V
<i>Polemonium boreale</i>	+	+	III
<i>Leymus interior</i>	5	5	III
<i>Calamagrostis purpurea ssp. langsdorffii</i>	+	+	III
<i>Saxifraga funstonii</i>	+	+	III
<i>Papaver microcarpum</i>	+	+	II
<i>Saxifraga cherlerioides</i>	+	+	IV
<i>Silene repens</i>		+	IV

Продолжение табл. 10

Ярусы и виды	Ассоциации			
	<i>Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subpopuletum suaveolentis oligoherbosum</i>	<i>Subpopuletum suaveolentis racomitriosum</i>	
<i>Dianthus repens</i>		+	III	+
<i>Stellaria eschscholtziana</i>	+	+	III	+
<i>Lagedium sibiricum</i>	+	+	III	
<i>Oxytropis kamtschatica</i>		+	III	
<i>Trisetum spicatum</i>		+	II	+
<i>Orthilia secunda</i>		+	I	+
<i>Atragene ochotensis</i>	+	+	II	<1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	+	+	I	
<i>Eritrichium villosum</i>	+	+	II	
<i>Campanula lasiocarpa</i>		+	II	
<i>Mertensia pubescens</i>		+	II	
<i>Aster sibiricus</i>	+	<1	II	
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>		+	II	
<i>Salix sphenophylla</i>		+	II	
<i>Artemisia arctica</i>		+	II	
<i>Carex koraginensis</i>		+	II	
<i>Ermania parryoides</i>		+	II	
<i>Hedysarum hedysaroides</i>		+	II	
<i>Hieracium umbellatum</i>		+	II	
<i>Minuartia arctica</i>		+	II	
<i>M. verna</i>		+	II	
<i>Sedum telephium</i> var. <i>purpureum</i>		+	II	
<i>Artemisia furcata</i>	+	+	I	
<i>Pulsatilla nuttalliana</i>	+	+	I	
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	14,3	17,0		18
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	21	22		74
Моховой подъярус, покрытие (%)	16	15		70
<i>Niphotrichum canescens</i>	9	3	V	60
<i>Ceratodon purpureus</i>	3	2	V	2
<i>Polytrichum piliferum</i>	2	2	V	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+	6	IV	2
<i>Pogonatum urnigerum</i>	3	<1	IV	<1
<i>Pohlia nutans</i>	+	+	IV	<1
<i>Sanionia uncinata</i>	+	+	III	+
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	1	II	5
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	+	+	I	+
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	+	+	I	+
<i>Pyloisia polyantha</i>	+	+	I	+

Продолжение табл. 10

Ярусы и виды	Ассоциации			
	<i>Subpopuletum suaveolentis alnosum kamtschaticae</i>	<i>Subpopuletum suaveolentis oligoherbosum</i>	<i>Subpopuletum suaveolentis racomitriosum</i>	
<i>Brachythecium</i> sp.	+	+	I	
<i>Abietinella abietina</i>	+	+	I	
<i>Dicranum majus</i>		+	III	
<i>Aulacomnium palustre</i>		+	II	+
<i>A. turgidum</i>		+	I	+
<i>Brachythecium salebrosum</i>		+	I	+
<i>Pohlia filum</i>	+	+	I	+
<i>Bryum</i> sp.	<1	+	II	
<i>Leptobryum pyriforme</i>	+	+	I	
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	5	8		4
<i>Cladonia rei</i>	2	+	III	1
<i>Stereocaulon condensatum</i>	<1	2	I	
<i>S. glareosum</i>	1	+	IV	+
<i>Cladonia cornuta</i> ssp. <i>groenlandica</i>		2	I	
<i>C. chlorophaea</i> s. l.	1	+	III	+
<i>C. fimbriata</i>	+	+	III	1
<i>C. cornuta</i> ssp.		+	II	1
<i>C. carneola</i>		<1	III	+
<i>Peltigera leucophlebia</i>	+	+	III	<1
<i>Stereocaulon alpinum</i>	<1	+	IV	+
<i>Peltigera didactyla</i>		+	IV	<1
<i>Stereocaulon vesuvianum.</i>		<1	II	
<i>Trapeliopsis granulosa</i>		+	III	
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>		+	IV	+
<i>C. botrytes</i>		+	III	+
<i>Peltigera canina</i>	+	+	I	
<i>Cladonia cenotea</i>	+			+
<i>C. sp.</i>	+	+	II	
<i>C. pyxidata</i>		+	III	
<i>Peltigera extenuata</i>	+	+	II	+
<i>Cladonia pleurota</i>	+	+	III	
<i>Stereocaulon paschale</i>		+	II	
<i>Cladonia amaurocraea</i>		+	III	+
<i>Peltigera neopolydactyla</i>	+			+
<i>P. rufescens</i>		+	III	+
<i>Baeomyces rufus</i>		+	I	+
<i>Cladonia gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i>		+	I	+
<i>C. phyllophora</i>		+	I	+

Окончание табл. 10

Ярусы и виды	Ассоциации			
	<i>Subpopule- tum suaveolentis alnosum kamschaticae</i>	<i>Subpopule- tum suaveolentis oligoherbosum</i>		<i>Subpopule- tum suaveolentis racomitriosum</i>
<i>C. uliginosa</i>		+	I	+
<i>C. scabriuscula</i>	+			+
<i>C. furcata</i>	+	+	I	
<i>C. verticillata</i>	+	+	I	
<i>Peltigera lepidophora</i>	+	+	I	
<i>Cladonia borealis</i>		+	II	
<i>C. rangiferina</i>		+	II	
<i>C. uncialis. ssp. biuncialis</i>		+	II	
<i>Dibaeis baeomyces</i>		+	II	

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): **Subpopule-
tum suaveolentis alnosum kamschaticae**: *Potentilla fruticosa* (+), *Salix pseudopentandra* (+), *Spiraea media* (+), *Cardaminopsis lyrata* (+), *Moehringia lateriflora* (+), *Sciuro-hypnum starkei* (+), *Amblystegium serpens* (+), *Bryum argenteum* (+), *Cladonia cyanipes* (+), *Syntrichia ruralis* (+), *Dicranum fuscescens* (+); **Subpopule-
tum suaveolentis oligoherbosum**: *Salix udensis* (+), *Populus suaveolens* f. *fruticosa* (+), *Salix caprea* (+), *Bromopsis pumPELLIANA* (+), *Festuca altaica* (+), *Minuartia macrocarpa* (+), *Potentilla vulcanicola* (+), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (+), *Agrostis kudoii* (+), *Artemisia glomerata* (+), *Bistorta vivipara* (+), *Cardaminopsis* sp.(+), *Crepis chrysantha* (+), *Dryopteris fragrans* (+), *Festuca brevissima* (+), *Gymnocarpium dryopteris* (+), *Moneses uniflora* (+), *Oxytropis pumilio* (+), *Parnassia palustris* (+), *Polemonium acutiflorum* (+), *Rubus idaeus* ssp. *melanolasius* (+), *Salix tschuktschorum* (+), *Trisetum spicatum* ssp. *molle* (+), *Vaccinium vitis-idaea* (+), *Grimmia longirostris* (<1), *Andreaea rupestris* s. l. (+), *Cynodontium strumiferum* (+), *Dicranella* sp. (+), *Distichium capillaceum* (+), *Oncophorus wahlenbergii* (+), *Pleurozium schreberi* (+), *Pohlia* sp. (+), *Stereocaulon symphycheilum* (+), *Cladonia cervicornis* (+), *C. crispata* var. *crispate* (+), *Umbilicaria* spp. (<1), *Baeomyces carneus* (+), *Cetraria muricata* (+), *C. nigricans* (+), *Cladonia bacilliformis* (+), *C. macilenta* (+), *C. macroceras* (+), *C. stricta* (+), *C. trassii* (+), *C. uncialis* ssp. *uncialis* (+), *Flavocetraria cucullata* (+), *F. minuscula* (+), *F. nivalis* (+), *Lepraria* sp. (+), *Lichenomphalia umbellifera* (+), *Placynthiella icmalea* (+), *Protothelenella sphinctrinoidella* (+), *Thamnotia vermicularis* var. *vermicularis* (+), *Lecanora polytropa* (+); **Subpopule-
tum suaveolentis racomitriosum**: *Pyrola incarnata* (+), *Boschniakia rossica* (+), *Poa malacantha* var. *vivipara* (+), *Saxifraga purpurascens* (+), *Peltigera polydactylon* (+), *P. venosa* (+), *Stereocaulon subcoralloides* (+), *Cladonia cariosa* (+), *C. gracilis* ssp. *turbinata* (+), *C. squamosa* (+), *C. stygia* (+), *Leptogium teretiusculum* (+).

Таблица 11

Геоботаническая характеристика сообществ кедрового стланика

Ярусы и виды	Ассоциации				
	<i>Pinetum pumilae juniperosum</i>		<i>Pinetum pumilae stereocauletosum</i>	<i>Pinetum pumilae racomitriosum</i>	
Количество описаний	3		1	3	
Древесный полог, сомкнутость	<0,1	I		<0,1	I
<i>Larix cajanderi</i>	5,2	IV		9,5	IV
<i>Betula platyphylla</i>	4,9	IV			
<i>B. ermanii</i>				0,4	II
<i>Populus suaveolens</i>				0,1	II
<i>Salix caprea</i>				0,1	II
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	4		3	55	
<i>Populus suaveolens</i>				8	V
<i>Pinus pumila</i>				4	V
<i>Larix cajanderi</i>				4	IV
<i>Betula ermanii</i>				28	II
<i>Sorbus sibirica</i>	1	IV	3	1	II
<i>Betula platyphylla</i>	2	IV			
<i>Spiraea beauverdiana</i>	1	II			
<i>Lonicera caerulea</i>				10	II
<i>Alnus fruticosa</i>				1	II
Кустарниковый ярус, сомкнутость	0,6		0,2	0,3	
<i>Pinus pumila</i>	42	V	15	22	V
<i>Juniperus sibirica</i>	17	V	2	1	IV
<i>Spiraea beauverdiana</i>	2	IV	2	<1	II
<i>Alnus fruticosa</i>	2	II		4	IV
<i>Ribes triste</i>	+	II		+	II
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	<1		<1	15	
<i>Dryopteris fragrans</i>	<1	V	<1	<1	IV
<i>Ledum palustre</i> ssp. <i>decumbens</i>	+	IV	+	<1	V
<i>Pulsatilla nuttalliana</i>	+	V	+	+	II
<i>Saxifraga cherlerioides</i>	+	IV	+	+	II
<i>Atragene ochotensis</i>	+	II		+	V
<i>Sedum telephium</i> var. <i>purpureum</i>	+	II		+	IV
<i>Festuca altaica</i>	+	II		+	II
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+	II		+	II
<i>Rubus idaeus</i> ssp. <i>melanolasius</i>	+	II		+	II
<i>Trisetum spicatum</i> ssp. <i>molle</i>	+	IV			
<i>Poa malacantha</i>			+	+	V
<i>Orthilia secunda</i>			+	+	IV
<i>Chamerion angustifolium</i>				1	V

Продолжение табл. 11

Ярусы и виды	Ассоциации				
	<i>Pinetum pumilae juniperosum</i>		<i>Pinetum pumilae stereocaulatosum</i>	<i>Pinetum pumilae racomitriosum</i>	
<i>Empetrum nigrum</i>				1	V
<i>Leymus interior</i>				8	IV
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsдорffii</i>				3	IV
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>				+	IV
<i>Salix tschuktschorum</i>				2	II
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	6		6	23	
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	42		50	63	
Моховой подъярус, покрытие (%)	12		10	42	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	3	V	7	13	II
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	V	3	3	II
<i>Pleurozium schreberi</i>	4	V		+	II
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	IV		7	II
<i>Sanionia uncinata</i>	2	IV		<1	II
<i>Hepaticae</i>	+	IV		2	II
<i>Grimmia longirostris</i>	+	IV		2	II
<i>Abietinella abietina</i>	+	IV		+	II
<i>Brachythecium</i> sp.	+	IV		+	II
<i>Saelania glaucescens</i>	+	IV		+	II
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	II		3	II
<i>Pogonatum urnigerum</i>	+	II		1	II
<i>Rhytidium rugosum</i>	+	II		+	II
<i>Bryum</i> sp.	+	II		+	II
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	+	II		+	II
<i>Lophozia</i> sp.	+	IV			
<i>Dicranella</i> sp.	+	IV			
<i>Polytrichum commune</i>	+	IV			
<i>Niphotrichum canescens</i>				10	II
<i>Tortella tortuosa</i>				2	II
<i>Dicranum elongatum</i>				+	V
<i>D. fuscescens</i>				+	V
<i>Distichium capillaceum</i>				+	V
<i>Isopterygiopsis pulchella</i>				+	V
<i>Mnium thomsonii</i>				+	IV
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>				+	IV
<i>Plagiothecium cavifolium</i>				+	V
<i>Pohlia prolifera</i>				+	IV
<i>Stereodon plicatulus</i>				+	V
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	30		40	22	

Продолжение табл. 11

Ярусы и виды	Ассоциации				
	<i>Pinetum pumilae juniperosum</i>		<i>Pinetum pumilae stereocauletosum</i>	<i>Pinetum pumilae racomitriosum</i>	
<i>Stereocaulon vesuvianum</i>	9	V	18	7	IV
<i>S. paschale</i>	12	V	7	<1	II
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>	+	V	1	3	II
<i>C. amaurocraea</i>	1	V	2	+	V
<i>C. uncialis</i> ssp. <i>uncialis</i>	2	V	1	+	
<i>Lecanora</i> spp.	2	IV	1		II
<i>Rhizocarpon</i> spp.	2	V	2	2	
<i>Melanelia</i> spp.	<1	II	1	+	IV
<i>Cladonia cornuta</i> ssp. <i>cornuta</i>	+	II		1	
<i>Stereocaulon glareosum</i>	+	IV	5	2	II
<i>Arctoparmelia</i> spp.			1		V
<i>Baeomyces carneus</i>				<1	IV
<i>Stereocaulon symphycheilum</i>	+	II		<1	IV
<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l.	+	IV		+	IV
<i>C. rei</i>	+	II		+	II
<i>Arctoparmelia separata</i>	+	II			
<i>Cladonia rangiferina</i>	+	IV		+	IV
<i>Peltigera leucophlebia</i>	+	V		+	II
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	+	II		+	II
<i>Xanthoparmelia</i> sp.	+	II	3		II
<i>Flavocetraria nivalis</i>	+	II		+	II
<i>Cladonia verticillata</i>	+	IV		+	II
<i>C. borealis</i>	+	IV		+	II
<i>C. pyxidata</i>	+	IV		+	II
<i>C. phyllophora</i>	+	II		+	V
<i>C. pleurota</i>				+	IV
<i>Peltigera extenuata</i>	+	II		+	IV
<i>P. lepidophora</i>	+	IV		+	V
<i>Cladonia cenotea</i>	+	II		+	V
<i>C. coniocraea</i>	+	II		+	II
<i>C. crispata</i> var. <i>crispata</i>	+	IV			
<i>C. deformis</i>				+	IV
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i>				+	V
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>vulnerata</i>				+	IV
<i>C. squamosa</i>	+	II		+	IV
<i>C. uliginosa</i>	+	II		+	II
<i>Peltigera didactyla</i>	+	II		+	IV
<i>P. rufescens</i>	+	II		+	IV

Окончание табл. 11

Ярусы и виды	Ассоциации				
	<i>Pinetum pumilae juniperosum</i>		<i>Pinetum pumilae stereocauletosum</i>	<i>Pinetum pumilae racomitriosum</i>	
<i>Stereocaulon saviczii</i>	+	II		+	IV
<i>Thamnia vermicularis</i> var. <i>vermicularis</i>	+	II		+	II
<i>Acarospora</i> sp.				+	V
<i>Cetraria nigricans</i>				+	V
<i>Cladonia cariosa</i>				+	V
<i>C. furcata</i>				+	V
<i>C. macilenta</i>				+	V
<i>C. stricta</i>				+	V
<i>C. sulphurina</i>				+	V
<i>Diploschistes scruposus</i>				+	V
<i>Pseudephebe minuscula</i>				+	V
<i>Cladonia bacilliformis</i>				+	IV
<i>C. crispata</i> var. <i>cetrariiformis</i>				+	IV
<i>C. macroceras</i>				+	IV
<i>C. maxima</i>				+	IV
<i>Pseudephebe pubescens</i>				+	IV
<i>Thamnia vermicularis</i> var. <i>subuliformis</i>				+	IV

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности II единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): ***Pinetum pumilae juniperosum***: *Anemone narcissiflora* ssp. *sibirica* (+), *Cystopteris fragilis* (+), *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (+), *Dicranum* sp. (+), *Encalypta* sp. (+), *Hypnum* sp. (+), *Marshallia* sp. (+), *Plagiothecium* sp. (+), *Pohlia cruda* (+), *P.* sp. (+), *Polytrichum hyperboreum* (+), *Ptilium crista-castrensis* (+), *Tortella tortuosa* (+), *Lepraria membranacea* (1), *Arctoparmelia incurva* (<1), *Cladonia* sp. (<1), *Xanthoparmelia stenophylla* (+), *Lichenomphalia umbellifera* (+), *Asahinea chrysantha* (+), *Cladonia cornuta* ssp. *groenlandica* (+), *Lepraria* sp. (+), *Peltigera malacea* (+), *P. polydactylon* (+), *P. venosa* (+), *Protopannaria pezizoides* (+), *Cladonia gracilis* ssp. *turbinata* (+); ***Pinetum pumilae stereocauletosum***: *Arctoparmelia* spp. (1); ***Pinetum pumilae racomitriosum***: *Populus suaveolens* f. *fruticosa* (+), *Spiraea media* (+), *Lonicera caerulea* (+), *Salix bebbiana* (+), *S. reticulata* (+), *Sorbaria sorbifolia* (+), *Moneses uniflora* (+), *Polemonium boreale* (+), *Saussurea pseudo-tilesii* (+), *Vaccinium uliginosum* (+), *Lagedium sibiricum* (+), *Linnaea borealis* (+), *Allium strictum* (+), *Artemisia arctica* (+), *A. borealis* (+), *A. glomerata* (+), *Aster sibiricus* (+), *Boschniakia rossica* (+), *Bromopsis pumpelliana* (+), *Campanula lasiocarpa* (+), *Cassiope lycopodioides* (+), *Diphasiastrum sitchense* (+), *Draba* sp. (+), *Dryas punctata* (+), *Erigeron kamtschaticus* (+), *Ermania parryoides* (+), *Festuca brevissima* (+), *F. rubra* (+), *Hedysarum hedysaroides* (+), *Kobresia myosuroides* (+), *Lloydia serotina* (+), *Minuartia arctica* (+), *Moehringia lateriflora* (+), *Oxytropis kamtschatica* (+), *O. pumilio* (+), *Potentilla vulcanicola* (+), *Pyrola incarnata* (+), *Salix sphenophylla* (+), *Saxifraga funstonii* (+), *Solidago spiraeifolia* (+), *Trisetum spicatum* (+), *Viola crassa* (+), *Dicranum majus* (+), *Aulacomnium palustre* (+), *Pohlia nutans* (+), *Hypnum cupressiforme* (+), *Hylocomium splendens* (+), *Polytrichastrum*

alpinum (+), *Amphidium lapponicum* (+), *Andreaea rupestris* s. l. (+), *Aulacomnium turgidum* (+), *Climacium dendroides* (+), *Cynodontium strumiferum* (+), *Dicranum bonjeanii* (+), *Lecanora polytropa* (1), *Stereocaulon tomentosum* (<1), *Baeomyces rufus* (<1), *Stereocaulon alpinum* (+), *S. condensatum* (+), *Cladonia carneola* (+), *C. cyanipes* (+), *C. uncialis* ssp. *biuncialis* (+), *C. cervicornis* (+), *C. botrytis* (+), *C. fimbriata* (+), *Lepraria neglecta* s. l. (+), *Melanelia panniformis* (+), *Peltigera neopolydactyla* (+).

Таблица 12

Геоботаническая характеристика сообществ ольхового стланика

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>calamagrostidosum</i> <i>langsdoiffii</i>		<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>oligoherbosum</i>		<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>chamertosum</i>	<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>racomitriosum</i>
Количество описаний	3		5		1	1
Древесный ярус, сомкнутость	<0,1		<0,1		<0,1	
<i>Sorbus sibirica</i>	4,2	IV	1,3	IV		
<i>Betula ermanii</i>	2,1	IV	2,3	IV		
<i>Populus suaveolens</i>			3,5	III		
<i>Salix udensis</i>			0,9	II		
<i>Larix cajanderi</i>	3,3	II	2,0	I		
<i>Salix bebbiana</i>	0,4	II				
<i>Populus tremula</i>					4,4	
<i>Betula platyphylla</i>					2,9	
<i>Picea ajanensis</i>					2,7	
Возобновление, кол-во экз. на п.п.	7		191		18	6
<i>Populus suaveolens</i>			24	IV	10	
<i>Sorbus sibirica</i>	5	IV	5	III	4	
<i>Betula ermanii</i>	1	IV	3	III	3	
<i>Salix bebbiana</i>	1	II	2	I		
<i>Alnus fruticosa</i>			148	II		
<i>Pinus pumila</i>			1	II		1
<i>Spiraea beauverdiana</i>						5
<i>Populus tremula</i>					1	
<i>Larix cajanderi</i>			5	I		
<i>Juniperus sibirica</i>			1	I		
<i>Spiraea media</i>			1	I		
Кустарниковый ярус, сомкнутость	0,7		0,6		0,25	0,2
<i>Alnus fruticosa</i>	63	V	53	V	15	20
<i>Ribes triste</i>	1	V	3	V	5	<1

Продолжение табл. 12

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsдорffii</i>		<i>Alnetum kamtschaticae oligoherbosum</i>		<i>Alnetum kamtschaticae chamertosum</i>	<i>Alnetum kamtschaticae racomitriosum</i>
<i>Lonicera caerulea</i>	<1	V	+	III		+
<i>Spiraea media</i>	+	V	+	I		
<i>Salix reticulata</i>	<1	II				
<i>Rosa amblyotis</i>	2	II	+	II		
<i>Pinus pumila</i>	1	II	4	III	<1	+
<i>Salix bebbiana</i>			+	III	2	
<i>S. caprea</i>			2	I	1	
<i>Spiraea beauverdiana</i>			+	I	<1	+
<i>Salix pulchra</i>			2	I		+
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	45		9		25	10
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsдорffii</i>	23	V	3	V	1	5
<i>Chamerion angustifolium</i>	6	V	3	V	20	1
<i>Atragene ochotensis</i>	+	V	+	IV	+	+
<i>Poa malacantha</i>	2	V	+	III	+	<1
<i>Leymus interior</i>	5	IV	2	III		5
<i>Moehringia lateriflora</i>	<1	V				+
<i>Vaccinium uliginosum</i>	+	IV				<1
<i>V. vitis-idaea</i>	+	IV	+	I		
<i>Pyrola incarnata</i>	+	IV	+	I		
<i>Boschniakia rossica</i>	+	IV	+	II		+
<i>Saxifraga funstonii</i>	+	II	+	III		+
<i>Polemonium boreale</i>	+	II	+	III		
<i>Campanula lasiocarpa</i>	+	II	+	III		
<i>Carex koraginensis</i>	3	II	+	I		
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	2	II	+	I		
<i>Linnaea borealis</i>	1	II	+	I		
<i>Mertensia pubescens</i>	1	II	+	I		
<i>Ledum palustre</i> ssp. <i>decumbens</i>	+	II	+	I		<1
<i>Lagedium sibiricum</i>	+	II	+	II	+	
<i>Rubus idaeus</i> ssp. <i>melanolasius</i>	+	II	+	II		
<i>Sedum telephium</i> var. <i>purpureum</i>	+	II	+	II		
<i>Empetrum nigrum</i>	+	II	+	I		
<i>Solidago spiraeifolia</i>	<1	II			+	
<i>Artemisia arctica</i>	+	II				

Продолжение табл. 12

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>catamagrostidosum</i> <i>langsdorffii</i>		<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>oligoherbosum</i>		<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>chamertosum</i>	<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>racomitriosum</i>
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>	+	II				
<i>Bistorta vivipara</i>	+	II				
<i>Bromopsis pumelliana</i>	+	II				
<i>Delphinium brachycentrum</i>	+	II				
<i>Geranium erianthum</i>	+	II				
<i>Moneses uniflora</i>	+	II				
<i>Trientalis europaea</i> ssp. <i>arctica</i>	+	II				
<i>Festuca altaica</i>			+	I	5	
<i>Hieracium umbellatum</i>			+	II	+	
<i>Poa malacantha</i> var. <i>vivipara</i>			+	II		
<i>P. platyantha</i>			+	II		
<i>Dianthus repens</i>			+	II		
<i>Eritrichium villosum</i>			+	II		
<i>Orthilia secunda</i>			+	II		
<i>Saxifraga cherlerioides</i>			+	II		
<i>Trisetum spicatum</i>			+	II		
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	15		14		10	
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	18		10		40	
Моховой подъярус, покрытие (%)	18		10		15	10
<i>Polytrichum juniperinum</i>	1	V	2	V	7	57
<i>Ceratodon purpureus</i>	2	V	1	V	5	50
<i>Sanionia uncinata</i>	3	V	+	IV	+	<1
<i>Niphotrichum canescens</i>	+	IV	3	V	<1	+
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	IV	<1	V	3	1
<i>Pohlia nutans</i>	1	V	+	IV	<1	10
<i>Pogonatum urnigerum</i>	1	IV	2	IV		+
<i>Aulacomnium palustre</i>	+	V	+	III		
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	3	IV	+	III		<1
<i>S. starkei</i>	<1	IV	+	III		
<i>Brachythecium salebrosum</i>	<1	IV	+	II		1
<i>Amblystegium serpens</i>	+	IV	+	I		1
<i>Stereodon plicatulus</i>	+	IV	+	I		+
<i>Pleurozium schreberi</i>	<1	V				
<i>Dicranum majus</i>	+	IV				+

Продолжение табл. 12

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Alnetum kamtschaticae calamagrostidosum langsdoiffii</i>		<i>Alnetum kamtschaticae oligoherbosum</i>		<i>Alnetum kamtschaticae chamertosum</i>	<i>Alnetum kamtschaticae racomitriosum</i>
<i>D. fuscescens</i>	+	IV				<1
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	IV				<1
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	+	IV				
<i>Brachythecium rotaeaeum</i>	5	IV				
<i>Calliergonella lindbergii</i>	+	II				
<i>Campylidium hispidulum</i>	+	II				
<i>Climacium dendroides</i>	+	II				
<i>Cynodontium asperifolium</i>	+	II				
<i>Dicranum flagellare</i>	+	II				
<i>D. fragilifolium</i>	+	II				
<i>Helodium blandowii</i>	+	II				
<i>Hylocomium splendens</i>	+	II				
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	+	II				
<i>Polytrichum commune</i>	+	II				
<i>Cynodontium strumiferum</i>	+	II	+	I		
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+	II	+	I		
<i>Brachythecium sp.</i>	+	II	+	II	+	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+	II	1	II	+	
<i>Abietinella abietina</i>	+	II	+	I		
<i>Bryum sp.</i>	+	II	+	III		35
<i>Pohlia filum</i>			+	III		<1
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	+		+		25	+
<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l.	+	IV	+	IV	5	
<i>C. rei</i>	+	II	+	IV	5	7
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>	+	II	+	III	<1	+
<i>C. cornuta</i>	+	II	+	III	15	+
<i>C. fimbriata</i>	+	IV	+	II		3
<i>C. botrytes</i>	+	II	+	III	+	
<i>Peltigera didactyla</i>	+	II	+	III		
<i>P. leucophlebia</i>	+	IV	+	I		
<i>Cladonia cenotea</i>	+	II	+	I		
<i>Peltigera rufescens</i>	+	II	+	I		
<i>Stereocaulon paschale</i>	+	II	+	I	+	
<i>Cladonia scabriuscula</i>	+	IV				

Окончание табл. 12

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>calamagrostidosum</i> <i>langsdorffii</i>		<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>oligoherbosum</i>		<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>chamertosum</i>	<i>Alnetum kamtschaticae</i> <i>racomitriosum</i>
<i>C. macilenta</i>	+	II				
<i>C. furcata</i>	+	II				+
<i>C. sulphurina</i>	+	II				
<i>Peltigera canina</i>	+	II				
<i>P. polydactylon</i>	+	II				
<i>Cladonia cyanipes</i>			+	I		
<i>C. pleurota</i>			+	I		+
<i>C. verticillata</i>			+	I		+
<i>C. rangiferina</i>			+	II		+
<i>Stereocaulon condensatum</i>			+	II	<1	+
<i>Cladonia coniocraea</i>			+	I		
<i>C. gracilis</i> s. l.			+	I		
<i>Peltigera extenuata</i>			+	I		
<i>Placynthiella uliginosa</i>			+	I		
<i>Stereocaulon alpinum</i>			+	I		

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): ***Alnetum kamtschaticae oligoherbosum***: *Lonicera chamissoi* (+), *Rosa acicularis* (+), *Artemisia furcata* (+), *Erित्रichium sericeum* (+), *Hierochloe alpina* (+), *Minuartia verna* (+), *Papaver microcarpum* (+), *Pyrola minor* (+), *Stellaria eschscholtziana* (+), *Funaria hygrometrica* (+), *Pohlia cruda* (+), *P. prolifera* (+), *Tomentypnum nitens* (+), *Cladonia crispata* var. *crispata* (+), *C. pyxidata* (+), *C. phyllophora* (+), *Stereocaulon vesuvianum* (+); ***Alnetum kamtschaticae chamertosum***: *Carex pallida* (+), *Trisetum spicatum* ssp. *molle* (+), *Polytrichum hyperboreum* (+); ***Alnetum kamtschaticae racomitriosum***: *Timmia austriaca* (+), *Rhytidium rugosum* (+), *Cladonia subulata* (+), *C. carneola* (+).

Таблица 13

Геоботаническая характеристика сообществ кустарничковых тундр плато Толбачинский дол

Ярусы, виды	Формации																			
	<i>Vaccinieta uliginosii</i>										<i>Saliceta arctica</i>									
	966	1048	967	1049	1141	1142	1050	1051	1052	8054	980	990	978a	723	1054	1055	676	968	976	
№№ описаний	1129	1191	1065	1095	1100	1083	1100	1111	1088	1206	1270	1282	1413	1304	1202	1260	1219	1117	1020	
Высота над ур. моря, м	70	70	75	60	60	45	65	60	80	40	50	60	40	70	30	60	60	60	55	
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	+	1	+	<1	3	+	<1	+	<1	2	10	1	10	1	+	+	+	+	5	
<i>Carex koraginensis</i>	+	5	<1	<1	5	3	<1	2		2	3	3	2	5	+	<1	+	+	10	
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>	+	+	+	+	2	+	+	+	<1	1	3	<1	+	1	<1	<1	+	<1	+	
<i>Poa malacantha</i>	+	+	+	<1	+	+	+	+		<1	+	<1	+	<1	<1	1	+	<1	1	
<i>Lloydia serotina</i>	+	<1	2	<1	1	1	+	+	<1	<1	+	1	+	+	+	1	+	+	+	
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>	+	1	+	<1	3	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	
<i>Agrostis kudoii</i>	+	+	+	<1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	1	<1	<1	+	+	2	
<i>Artemisia furcata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	<1	+	+	+	+	+	
<i>Bistorta vivipara</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Crepis chrysantha</i>	+	+	+	<1	+	+	+	+	<1	<1	<1	<1	+	+	+	<1	+	+	+	
<i>Hierochloa alpina</i>	3	10	+	3	3									3	1	5	15		+	
<i>Kobresia myosuroides</i>	5	<1	2	+	+	7	+	+	<1						<1	3		+	+	
<i>Rhododendron camtschaticum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	5	5	2	3	<1	<1	<1	<1	<1	
<i>Oxytropis pumilio</i>	<1	1	+	5	+	<1	<1			+	<1	<1	+	+	+	+	+	2	2	
<i>Loiseleuria procumbens</i>	+	<1	+	1	<1	+	+	+	3	2	1	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Saussurea pseudo-tillesii</i>	+	2	+	<1	+	+	+	<1		+	+	+	+	+	1				+	
<i>Oxytropis revoluta</i>	+	+	+	<1	+	+	+	+		+	+	<1	+	<1	+		<1	<1	+	
<i>Androsace chamaejasme</i> ssp. <i>capitata</i>	+	<1		<1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	<1			<1	+	
<i>Cassiope hypopodioides</i>	+	<1	+	+	+	+	+	+	<1	<1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Erigeron thunbergii</i>	+	<1	+	+	+	+	+	+	+	<1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Saussurea nuda</i>	+	<1	+	+	+	+	+	+	<1	<1	+	+	+	1	+	+	+	+	+	
<i>Vaccinium uliginosum</i> var. <i>vulcanorum</i>	30	30	30	25	20	20	15	20		10	3	15		10	1		1	5	+	
<i>Dryas punctata</i>	2	1	10	1	5	2	+	+	+	10	+	5		10	15	20	25	25	20	

Продолжение табл. 13

Ярусы, виды	Формации																			
	<i>Vaccinieta uliginosii</i>							<i>Saliceta arctica</i>							<i>Dryadeta punctatae</i>					
№№ описаний	966	1048	967	1049	1141	1142	1050	1051	1052	8054	980	990	978a	723	1054	1055	676	968	976	
<i>Rhodiola integrifolia</i>																				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> var. <i>minus</i>	+			+			+		<1		+		+							
<i>Saxifraga funstonii</i>	+								+		+		+							+
<i>Stellaria eschscholtziana</i>					+				+		+		+							+
<i>Pyrola incarnata</i>				+			+	10	<1				+							+
<i>Festuca altaica</i>				1			+	1	10							<1				
<i>Gentiana algida</i>							+				+		+							+
<i>Campanula lasiocarpa</i>										+		+	+		+					+
<i>Pedicularis lanata</i>				+							+	+			+					+
<i>Trisetum spicatum</i> ssp. <i>molle</i>									+			+								+
<i>Botrychium lunaria</i>									+					+						+
<i>Chamerion angustifolium</i>								<1			+									+
<i>Bistorta plumosa</i>		<1		+			<1	+												
<i>Claytonia arctica</i>											+		+							
<i>Oxygraphis glacialis</i>		+											+							
<i>Saxifraga nelsoniana</i>								+												
<i>Tilingia ajanensis</i>								+												+
<i>Pedicularis verticillata</i>		+		+			<1	+												+
<i>Luzula</i> sp.		+									+									+
<i>Silene repens</i>				+					+											
<i>Castilleja pallida</i>				+																+
<i>Mertensia pubescens</i>																				+
Кол-во видов сосудистых растений на п.л.	31	50	30	54	49	45	40	42	32	33	30	38	27	44	30	17	29	43	22	
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	13	27	21	60	42	18	60	75	53	25	18	50	20	18	75	40	20	7	45	
Моховой подъярус, покрытие (%)	10	20	20	20	40	15	50	60	50	15	15	50	20	15	40	10	15	5	40	

Ярусы, виды	Yaccinieta uliginosii										Saliceta arctica										Dryadeta punctatae					
	966	1048	967	1049	1141	1142	1050	1051	1052	8054	980	990	978a	723	1054	1055	676	968	976							
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+	15	+	10	10	5	1	1	1			25	5	35	10	10			15							
<i>Rhytidium rugosum</i>	+	5	+	5	1	5	+	10	5	+	+	+	1	3		3			7							
<i>Sanionia uncinata</i>	+	+	+	+	+	+	+	5	20	+	+	5	3	+	+	+			7							
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	+	+		1		+				+	+	+	+	+	+			+							
<i>Pogonatum urnigerum</i>	+	+				+	+	1			+	+	+	+	+	+			+							
<i>Niphoetichum canescens</i>	3	1		10	1	+	+			5	1	3				1			10							
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+	<1	1	+	1	5	10	3		1	1	+	+			+			1							
<i>Abietinella abietina</i>		<1	1	1	+	+	+	<1	10		+	+	3			+			+							
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	+	+	<1	1	+	+	+	+	5	1	1	+	+	+	+			+							
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+							
<i>Autocomnium palustre</i>		+	+	10	+	20	10				10	15	+													
<i>Hylacomium splendens</i> var. <i>obusifolium</i>		+	+	+	+	+	10	20	+	+	+	1														
<i>Climacium dendroides</i>		+	+	+	1	+	+	5	5	+	1															
<i>Dicranum acutifolium</i>		+	+	1	+	<1	5	+	+	+		+														
<i>D. bonjeanii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1		+													
<i>Hepaticae</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+																
<i>Pohlia nutans</i>	+	+	+							<1	+	+	+													
<i>Pleurozium schreberi</i>	+						+	<1	10	1									+							
<i>Andreaea rupestris</i> s. l.	+		+				+	+	+							+	+	+	+							
<i>Dicranum spadiceum</i>				1	+		+	+			10	+	+			1										
<i>Bryum</i> sp.			+	+	+	+	+	+	+	+																
<i>Dicranum majus</i>			1		+	+	1	+	+	+	5															
<i>Sciuro-hymnum starkei</i>		<1		<1			+	+	+																	
<i>Dicranum leioneuron</i>	3						5					1	+													
<i>Campylopus stellatum</i>					+		+																			
<i>Ditrichum gracile</i>		+	+	+		+	+	+	+	+																
<i>Pohlia</i> sp.		+	+	+		+	+	+	+	+																
<i>Sphenolobus minutus</i>		+	+	+		+	+	3								+										

Продолжение табл. 13

Ярусы, виды	Yuccinieta uliginosii												Saliceta arctica										Dryadeta punctatae				
	966	1048	967	1049	1141	1142	1050	1051	1052	8054	980	990	978a	723	1054	1055	676	968	976								
<i>Ptilidium ciliare</i>	+			1			+										+										
<i>Dicranum elongatum</i>			+				+																				
<i>Philonotis fontana</i>		+		+			+																				
<i>Tortella fragilis</i>		+		+			+																				
<i>Niphotrichum ericoides</i>	+																										
<i>Oncophorus compactus</i>			+				+																				
<i>Syntrichia ruralis</i>																											
<i>Tomentypnum nitens</i>							20					1															
<i>Hypnum cupressiforme</i>							+																				
<i>Polytrichastrum alpinum</i>																											
Лишайниковый подъярус, покрытые (%)	3	7	1	40	2	3	10	15	3	10	3	+	<1	3	35	30	5	2	5								
<i>Cetraria laevigata</i>		<1		1		+	<1	1	+		+			3	<1	5		+									
<i>Cladonia</i> spp.	1		+	1	<1	+	2	2		1				+	2				1								
<i>C. arbuscula</i>				30	+	+	3	1	+	1					10	5	1										
<i>Flavocetraria cucullata</i>		<1		1	<1		1	2	+	+					3		1										
<i>Stereocaulon alpinum</i>		<1		+			<1	3	+	1	+				5	1											
<i>Flavocetraria nivalis</i>		<1		1		+			+	+					1	5	1										
<i>Cladonia amarastraea</i>		<1		2			1		+	+					12	1											
<i>Thamnomelia vermicularis</i>		<1		1	+					3				+	1	1											
<i>Cetraria islandica</i>		<1		1		+	<1	<1	+	+		+			+												
<i>Stereocaulon paschale</i>		<1		+		<1	1	3	2	2									+								
<i>Peltigera leucophlebia</i>							1	3	2	2																	
<i>P. polydactylon</i>							+		+			+					1										
<i>Cladonia stygia</i>											+			+			+										
<i>Peltigera aphosa</i>										<1	1				1				+								
<i>Cetraria aculeata</i>							+				+				1	1	+										
<i>Stereocaulon glareosum</i>											+		+		1		1		1								

Ярусы, виды	Yuccinieta uliginosii										Saliceta arctica										Dryadeta punctatae			
	966	1048	967	1049	1141	1142	1050	1051	1052	8054	980	990	978a	723	1054	1055	676	968	976					
<i>Cladonia kanevskii</i>	+	1														1								
<i>Stereocaulon</i> sp.	+		+																1					
<i>Peltigera didactyla</i>				<1		<1	<1	<1		+														
<i>Psoroma hupnorum</i>	+													+										
<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l.	1			+						+														
<i>Peltigera extenuata</i>		+																						
<i>Cetraria kamtschatica</i>	1				+					+				<1										
<i>C. nigricans</i>				+								+				1								
<i>Cladonia gracilis</i>		+								+						1			+					
<i>C. rangiferina</i>		+			+												1							
<i>C. insularis</i>		+								+									+					
Накшпные лишайники	3			2														2		2				

Примечание. На пробных площадях отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): **966**: *Equisetum arvense* (15), *Arctoa fulvella* (+), *Codriophorus fascicularis* (+), *Grimmia elongata* (+), *G. longirostris* (+), *G. reflexidens* (+), *Cetraria ericetorum* (1), *Dibaeus baeomyces* (1), *Ochrolechia frigida* (+); **1048**: *Equisetum arvense* (1), *Juncus biglumis* (+), *Diplophyllum obtusifolium* (<1), *Riccia* sp. (<1); **967**: *Bucklandiella microcarpa* (+), *Entodon concinnus* (+), *Lobaria linita* (+); **1049**: *Aconogonon tripterocarpum* (+), *Bryanthus gmelinii* (+), *Cyripedium yatabeanum* (+), *Senecio atropurpureus* (+), *Dicranum* sp. (+), *Diplophyllum obtusifolium* (+); **1141**: *Oxytropis kamtschatica* (3), *Primula cuneifolia* (+), *Anomobryum julaceum* var. *concinatum* (+), *Dicranum* sp. (+), *Pohlia cruda* (+), *Flavocetraria minuscula* (<1), *Parmelia omphalodes* ssp. *omphalodes* (<1), *Umbilicaria* sp. (+); **1142**: *Lomatogonium carinthiacum* (+), *Oxytropis kamtschatica* (3), *Primula cuneifolia* (+), *Polytrichum* sp. (+), *Sciuro-hypnum reflexum* (+), *Cetraria nivalis* (+), *Peltigera* sp. (1); **1050**: *Equisetum pretense* (<1), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (+), *Salix pulchra* (<1), *Anastrophyllum* sp. (+), *Bucklandiella microcarpa* (+), *Ditrichum flexicaule* (+), *Loeskynnum badium* (+), *Lophozia excisa* (1), *Riccia* sp. (+), *Scorpidium cossonii* (+), *Sphagnum russowii* (+), *Warnstorfia sarmentosa* (+), *Asahinea chrysantha* (+); **1051**: *Aconogonon tripterocarpum* (+), *Astragalus alpinus* (+), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (+), *Senecio atropurpureus* (+), *Brachyeteium erythrorrhizon* (+), *B. salebrosum* (+), *Niphotrichum panschii* (+), *Stereodon plicatulus* (+), *Cladonia furcata* (1), *Flavocetraria minuscula* (1), *Lobaria linita* (<1); **1052**: *Astragalus alpinus* (<1), *Delphinium brachycentrum* (+), *Geranium erinanthum* (3), *Leymus interior* (<1), *Orthilia secunda* (+), *Polemonium boreale* (1), *Salix pulchra* (10), *Entodon concinnus* (+), *Grimmia elongata* (+), *Scorpidium cossonii* (+), *Cladonia cornuta* (+); **8054**: *Carex flavocuspis* ssp. *krascheninikovii* (+), *Salix erythrocarpa* (+), *Barbilophozia hutcherii* (+), *Lophozia excisa* (+), *Cetrariella delisei* (+), *Cladonia borealis* (+), *C. botrytis* (+),

C. cervicornis (+), *C. fimbriata* (+), *C. pyxidata* (+), *C. rei* (+), *C. stricta* (+), *C. uliginosa* (+), *Stereocaulon vesuvianum* (+); **980:** *Cladonia cornuta* (+); **990:** *Minuartia verna* (+), *Phyllodoce caerulea* (+), *Salix erythrocarpa* (+), *Salix tschuktschorum* (+), *Conostomum tetragonum* (+); **978a:** *Carex flavocuspis* ssp. *krascheninnikovii* (+), *Gastrolychnis brachypetala* (+), *Pedicularis sudetica* (+), *Brachythecium udum* (+), *Breidleria pratensis* (+), *Bryum amblyodon* (+), *B. pseudotriquetrum* (+), *Ditrichum flexicaule* (+), *Fissidens osmundoides* (+), *Meesia uliginosa* (+), *Myurella julacea* (+), *Oncophorus wahlenbergii* (+), *Philonotis tomentella* (+), *Scorpidium revolvens* (+), *Stereodon hamulosum* (+), *Tortella tortuosa* var. *fragilifolium* (+), *Warnstorfia sarmentosa* (+), *Cladonia phyllophora* (+); **723:** *Epipactis papillosa* (+), *Gentiana glauca* (+), *Lomatogonum carinthiacum* (+), *Bryum amblyodon* (+), *Codriophorus fascicularis* (+), *Meesia uliginosa* (+), *Peltigera* sp. (+), *Stereocaulon vesuvianum* (+); **1054:** *Viola cracca* (+), *Cetraria ericetorum* (+), *Cladonia pyxidata* (+); **1055:** *Ermania parryoides* (+), *Leymus interior* (<1), *Papaver microcarpum* (+), *Ochrolechia frigida* (3), *Pertusaria* sp. (2); **676:** *Bucklandiella vulconicola* (+), *Pohlia cruda* (+), *Cetraria nivalis* (+); *Dianthus repens* (+), *Papaver microcarpum* (+), *Polemonium boreale* (+), *Viola cracca* (+), *Amphidium lapponicum* (<1), *Distichium capillaceum* (<1), *Isopterygiopsis pulchella* (<1), *Plagiothecium cavifolium* (<1), *Platydictya jungermannioides* (<1); **976:** *Campylopus schimperi* (+), *Dicranum brevifolium* (+), *Cladonia phyllophora* (+).

Таблица 14

Геоботаническая характеристика луговых,
моховых и лишайниковых сообществ

Ярусы и виды	Ассоциации							
	<i>Leymetum interioris</i>	<i>Racomitriosum lanuginosii</i>	<i>Racomitriosum canescens</i>	<i>Stereocaulium vesuvianum</i>	<i>Stereocaulium vesuvianum</i> субасс. <i>racomitriosum</i>			
Количество описаний	2	4	2	5	3			
Возобновление, кол-во экз. на п.п.			16	1		1		
<i>Populus suaveolens</i>			8			II		
<i>Pinus pumila</i>			5					
<i>Betula ermanii</i>			3					
<i>Spiraea beauverdiana</i>				1	I			
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	7		+	<1		+		
<i>Dryopteris fragrans</i>			+	<1	V	+	II	
<i>Saxifraga cherlerioides</i>			+	+	II	+	II	
<i>Poa malacantha</i>	+		+	+	III			
<i>Pulsatilla nuttalliana</i>			+	+	III			
<i>Leymus interior</i>	7							
<i>Chamerion angustifolium</i>			+	+	I			
<i>Trisetum spicatum</i>			+	+	I			
<i>Draba</i> sp.			+	+	I			
<i>Rubus idaeus</i> ssp. <i>melanolasius</i>			+	+	I			
<i>Ermania parryoides</i>	+		+					
<i>Saxifraga funstonii</i>	+		+					
<i>Papaver microcarpum</i>	+		+					
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	6	0	12	4		1		
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	+	75	65	77		62		
Моховой подъярус, покрытие (%)	+	63	63	17		25		
<i>Racomitrium lanuginosum</i>		60	V	4	14	V	23	V
<i>Ceratodon purpureus</i>		+	IV	2	+	III	+	IV
<i>Polytrichum piliferum</i>	+			5	1	V	+	IV
<i>Pogonatum urnigerum</i>				+	+	II	+	IV
<i>Niphotrichum canescens</i>	+	2	II	50			+	II
<i>Bryum</i> sp.		+	II	5	+	I	+	II
<i>Grimmia longirostris</i>				+	<1	II	1	II
<i>Dicranella crispa</i>					+	II	+	II
<i>Saelania glaucescens</i>					+	II	+	II
<i>Pohlia nutans</i>		+	II	+			+	II

Продолжение табл. 14

Ярусы и виды	Ассоциации						
	<i>Leymetum interioris</i>	<i>Racomitriosum lamuginosii</i>	<i>Racomitriosum canescentis</i>	<i>Stereocaulium vesuvianum</i>	<i>Stereocaulium vesuvianum</i> субасс. <i>racomitriosum</i>		
<i>Sanionia uncinata</i>		+	II		+	I	
<i>Dicranella</i> sp.					+	II	
<i>Grimmia</i> sp.					+	II	
<i>Tortella fragilis</i>					+	II	
<i>Hepaticae</i>					+	II	
<i>Andreaea rupestris</i> s. l.							+ II
<i>Arctoa fulvella</i>							+ II
<i>Polytrichastrum alpinum</i> var. <i>fragile</i>							+ II
<i>Polytrichum hyperboreum</i>							+ II
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>							+ II
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>		+	II				
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)		13		3	60		37
<i>Stereocaulon vesuvianum</i>		11	V	+	40	V	23 V
<i>Rhizocarpon</i> spp.		+	II		11	IV	7 II
<i>Pseudophebe pubescens</i>		+	II		+	III	+ II
Накипные напочвенные лишайники		+	III		<1	I	3 II
<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l.		+	IV	+			+ II
<i>C. carneola</i>		+	IV	+			
<i>C. pleurota</i>		+	IV				
<i>C. botrytes</i>		+	III	+			
<i>C. rei</i>		+	III	+			
<i>Baeomyces rufus</i>		+	III				
<i>Cladonia cornuta</i> ssp. <i>cornuta</i>		+	II	3			
<i>Peltigera didactyla</i>		+	II	+			
<i>P. rufescens</i>		+	II	+			
<i>Alectoria ochroleuca</i>		+	II				
<i>Cladonia coniocraea</i>		+	II				
<i>Lecanora polytropia</i>		+	II				
<i>Peltigera leucophlebia</i>		+	II				
<i>Ropalospora lugubris</i>		+	II				
<i>Trapeliopsis granulosa</i>		+	II				
<i>Cladonia cyanipes</i>		+	II	+			+ II
<i>Stereocaulon symphycheilum</i>		1	II				3 II
<i>Cladonia amaurocraea</i>		+	II	+	2	II	
<i>C. pyxidata</i>		+	II	+	+	I	

Окончание табл. 14

Ярусы и виды	Ассоциации					
	<i>Leymetum interioris</i>	<i>Racomitriosum lamuginosii</i>	<i>Racomitriosum canescentis</i>	<i>Stereocaulletum vesuvianum</i>		<i>Stereocaulletum vesuvianum</i> субасс. <i>racomitriosum</i>
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>			+	1	II	
<i>Stereocaulon paschale</i>				1	IV	
<i>Cladonia uncialis</i> ssp. <i>uncialis</i>				2	II	
<i>Lecanora</i> spp.				1	II	
<i>Melanelia</i> spp.				<1	II	
<i>M. commixta</i>				+	II	+ II
<i>M. hepatizon</i>				+	II	+ II
<i>M. panniformis</i>				+	II	+ II
<i>M. stygia</i>				<1	II	+ II
<i>Pseudephebe minuscula</i>				+	I	+ II

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): **Leymetum interioris**: *Eritrichium sericeum* (+), *Festuca brevissima* (+), *Oxytropis kamtschatica* (+), *Poa malacantha* var. *vivipara* (+), *Silene repens* (+), *Stellaria eschscholtziana* (+); **Racomitriosum canescentis**: *Rosa amblyotis* (+), *Salix bebbiana* (+), *Cardaminopsis lyrata* (+), *Eritrichium villosum* (+), *Lagedium sibiricum* (+), *Minuartia macrocarpa* (+), *M. verna* (+), *Poa platyantha* (+), *Primula farinosa* (+), *Polytrichum juniperinum* (+), *Abietinella abietina* (+), *Ditrichum* sp. (+), *Eurhynchiastrum pulchellum* (+), *Cladonia cervicornis* (+), *C. fimbriata* (+), *C. gracilis* s. l. (+), *C. kanewskii* (+), *C. sulphurina* (+), *C. uncialis* ssp. *biuncialis* (+), *Hypogymnia subobscura* (+), *Stereocaulon alpinum* (+), *S. glareosum* (+), *Trapeliopsis flexuosa* (+); **Stereocaulletum vesuvianum**: *Spiraea beauverdiana* (1), *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii* (+), *Ledum palustre* ssp. *decumbens* (+), *Cynodontium* sp. (+), *Pohlia cruda* (+), *P.* sp. (+), *Schistidium* sp. (+), *Arctoparmelia* spp. (+), *Asahinea chrysantha* (+), *Cladonia borealis* (+), *C. phyllophora* (+), *C.* sp. (+), *C. verticillata* (+), *Flavocetraria nivalis* (+), *Lepraria membranacea* (+), *Ochrolechia androgyna* s. l. (+), *Porpidia macrocarpa* (+), *Psora* sp. (+), *Rhizoplaca* sp. (+), *Stereocaulon saviczii* (+), *Xanthoparmelia* sp. (+).

Таблица 15

Геоботаническая характеристика несомкнутых мохово-лишайниковых группировок

Ярусы и виды	Несомкнутые растительные группировки на лавах				Несомкнутые растительные группировки на тefре				
	моховые		мохово-лишайниковые		лишайниковые	моховые		мохово-лишайниковые	
Количество описаний	3		4		1	8		6	
Кустарники, сомкнутость	+				+	+		+	
<i>Salix udensis</i>	+	II							
<i>Pinus pumila</i>					+	+	I		
Возобновление, кол-во экз. на га	58		6		25	3		88	
<i>Populus suaveolens</i>	25	II	6	II				38	I
<i>Betula ermanii</i>	8	II							
<i>Populus tremula</i>	8	II							
<i>Salix bebbiana</i>	8	II							
<i>S. pulchra</i>	8	II							
<i>Pinus pumila</i>					25	3	I	42	I
<i>Larix cajanderi</i>								8	I
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	+		+		<1	<1		+	
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	II	+	II	+	+	II	+	II
<i>Saxifraga cherlerioides</i>	+	II	+	IV					
<i>Poa malacantha</i>	+	II				+	III	+	I
<i>Ermania parryoides</i>						+	IV	+	I
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsдорffii</i>	+	II	+	II		+	I		
<i>Saxifraga funstonii</i>	+	II	+	II					
<i>Dryopteris fragrans</i>	+	II							
<i>Festuca altaica</i>	+	II							
<i>Trisetum spicatum</i>	+	II							
<i>Leymus interior</i>						+	II		
<i>Artemisia glomerata</i>						+	II		
<i>Papaver microcarpum</i>						+	II		
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	3		2		2	3		<1	
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	5		11		2	1		11	
Моховой подъярус, покрытие (%)	4		6		<1	1		4	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	2	V	2	V	+	+	V	+	V
<i>Niphotrichum canescens</i>	+	IV	1	IV	<1	<1	V	1	V
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	IV	+	III	+	<1	V	2	IV
<i>Ceratodon purpureus</i>	<1	V	1	V	+	+	II	+	I
<i>Pohlia nutans</i>	+	V	+	V				+	I
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	II	1	IV		+	II	<1	II
<i>Pogonatum urnigerum</i>	+	II	+	IV					
<i>Abietinella abietina</i>	+	II							

Окончание табл. 15

Ярусы и виды	Несомкнутые растительные группировки на лавах				Несомкнутые растительные группировки на тefре				
	моховые		мохово-лишайниковые		лишайниковые	моховые		мохово-лишайниковые	
<i>Arctoa fulvella</i>	+	II							
<i>Bryum</i> sp.	+	II							
<i>Leptobryum pyriforme</i>	+	II							
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	II							
<i>Bryum creberrimum</i>			+	II					
<i>Cynodontium</i> sp.			+	II					
<i>Dicranum spadicum</i>			+	II					
<i>Pohlia</i> sp.						+	I	+	I
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	+		2		2	+		7	
<i>Cladonia carneola</i>	+	IV	<1	V	<1			+	I
<i>Stereocaulon vesuvianum</i>	1	II	3	V		+	II	+	II
<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l.	+	V	+	II				+	I
<i>C. rei</i>	+	V	+	II				+	I
<i>Stereocaulon symphycheilum</i>	+	IV	+	II		+	I	+	II
<i>Cladonia cervicornis</i>	+	II	+	III					
<i>Peltigera didactyla</i>	+	II	+	II					
<i>Cladonia pyxidata</i>	+	II							
<i>Peltigera rufescens</i>	+	II							
<i>Psilolechia leprosa</i>	+	II							
<i>Stereocaulon glareosum</i>	+	II						<1	III
<i>Cladonia</i> sp.								1	III
<i>Trapeliopsis granulosa</i>			+	II				<1	IV
<i>Cladonia cornuta</i> ssp. <i>cornuta</i>			+	II				2	I
<i>C. pleurota</i>			<1	II				+	I
<i>C. macilenta</i>			+	II					
<i>Lecanora polytropa</i>			+	II					
<i>Lecidea</i> cf. <i>plana</i>			+	II					
<i>Rhizocarpon</i> spp.			+	II					
<i>Stereocaulon condensatum</i>			+	II					
<i>Umbilicaria proboscidea</i>			+	II					
<i>U. torrefacta</i>			+	II					
<i>Cladonia botrytes</i>					<1	+	I	<1	I
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>groenlandica</i>					<1			+	I

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): **лишайниковые**: *Hieracium umbellatum* (+); **моховые**: *Salix bebbiana* (+), *Atragene ochotensis* (+), *Eritrichium sericeum* (+), *Pulsatilla nuttalliana* (+); **мохово-лишайниковые**: *Salix pulchra* (+), *Spiraea beauverdiana* (+), *Calamagrostis purpurea* (+), *Cladonia amaurocraea* (+), *C. arbuscula* ssp. *mitis* и/или ssp. *squarrosa* (+), *C. cyanipes* (+), *C. deformis* (+), *C. gracilis* ssp. *vulnerata* (+), *C. macroceras* (+), *C. stellaris* (+), *C. sulphurina* (+).

Таблица 16

Геоботаническая характеристика несомкнутых травяных и кустарниковых группировок

Ярусы и виды	Несомкнутые растительные группировки							
	травяные	лишайниково-кустарниковые	мохово-кустарниковые	травяно-кустарниковые	травяно-кедровостла-никовые	травяно-ольховниковые		
Количество описаний	13	2	1	5	2	1		
Кустарники, сомкнутость	+		<0,1	<0,1	+	0,15		
<i>Salix bebbiana</i>	+	I	+	1	III	+		
<i>S. pulchra</i>	+	I	2	1				
<i>Populus suaveolens</i> f. <i>fruticosa</i>	+	I		4	III			
<i>Salix udensis</i>	+	I		+	II			
<i>Spiraea beauverdiana</i>	+	I		+	I			
<i>Alnus fruticosa</i>				<1	III	+	15	
<i>Pinus pumila</i>			+	+	II	5	+	
<i>Salix caprea</i>			+	+	I			
<i>Juniperus sibirica</i>				+	I	+		
Возобновление, кол-во экз. на га	115		288	380		275	50	
<i>Populus suaveolens</i>	87	II	138	300	III	138		
<i>Salix bebbiana</i>	19	II		45	I	25		
<i>S. udensis</i>	8	II		15	I			
<i>S. pulchra</i>	2	I						
<i>Larix cajanderi</i>			13					
<i>Pinus pumila</i>			138	10	II	100		
<i>Juniperus sibirica</i>				5	I			
<i>Populus tremula</i>				5	I			
<i>Sorbus sibirica</i>						13	50	
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	4		<1	<1	7	8	10	
<i>Chamerion angustifolium</i>	<1	II	+	<1	2	IV	<1	5
<i>Poa malacantha</i>	+	IV	+		+	III	+	+
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsдорffii</i>	<1	II	+		2	III	5	3
<i>Papaver microcarpum</i>	+	V			+	V		
<i>Ermania parryoides</i>	<1	V			+	IV		
<i>Saxifraga cherlerioides</i>	+	III			<1	IV	+	
<i>S. funstonii</i>	<1	III			+	III	+	
<i>Leymus interior</i>	+	IV			+	II	+	+
<i>Campanula lasiocarpa</i>	+	II			+	III	+	

Продолжение табл. 16

Ярусы и виды	Несомкнутые растительные группировки							
	травяные		лишайниково-кустарниковые	мохово-кустарниковые	травяно-кустарниковые		травяно-кедровостла-никовые	травяно-ольховниковые
<i>Trisetum spicatum</i>	+	II			+	III	+	
<i>Empetrum nigrum</i>	+	I			+	II	3	
<i>Stellaria eschscholtziana</i>	+	III			+	I		
<i>Lagedium sibiricum</i>	+	I			<1	III		
<i>Silene repens</i>	+	II			+	II		
<i>Salix sphenophylla</i>	+	I			+	II		
<i>Artemisia glomerata</i>	+	II			+	I		
<i>Dianthus repens</i>	+	II			+	I		
<i>Mimuartia macrocarpa</i>	+	II			+	I		
<i>Potentilla vulcanicola</i>	+	II			+	I		
<i>Mimuartia arctica</i>	+	I			+	I		
<i>Oxytropis kamtschatica</i>	+	I			+	I		
<i>Taraxacum</i> sp.	+	I			+	I		
<i>Salix tschuktschorum</i>	+	I			+	I		
<i>Eritrichium villosum</i>	+	II						
<i>E. sericeum</i>	+	II						
<i>Polemonium boreale</i>	+	II						
<i>Rubus idaeus</i> ssp. <i>melanolasius</i>					+	II		
<i>Dryopteris fragrans</i>					+	II	+	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>					+	I	+	
<i>Ledum palustre</i> ssp. <i>decumbens</i>					+	I	+	
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	9		3	1	14		10	7
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	1		16	5	2		7	30
Моховой подъярус, покрытие (%)	+		<1	5	1		5	25
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	V	+	<1	+	III	1	10
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	III	+		+	IV	1	5
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+	IV	+	5	+	III	2	1
<i>Niphotrichum canescens</i>	+	III	+		<1	IV	2	<1
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	I	<1		+	I	+	7
<i>Pohlia nutans</i>	+	I	+		+	III	+	<1
<i>Grimmia</i> sp.	+	I	+		+	I	+	
<i>Bryum</i> sp.	+	II			+	II	+	+
<i>Pogonatum urnigerum</i>	+	II			+	III		
<i>Arctoa fulvella</i>	+	I			+	I	+	

Продолжение табл. 16

Ярусы и виды	Несомкнутые растительные группировки							
	травяные		лишайниково-кустарниковые	мохово-кустарниковые	травяно-кустарниковые		травяно-кедровостла-никовые	травяно-ольховниковые
<i>Andreaea rupestris</i> s. l.	+	II					+	
<i>Pohlia cruda</i>	+	I					+	
<i>P.</i> sp.	+	I					+	
<i>Bryum argenteum</i>	+	III						
<i>Grimmia longirostris</i>	+	I			+	II		
<i>Distichium capillaceum</i>	+	I			+	I		
<i>Ditrichum</i> sp.	+	I			+	I		
<i>Encalypta rhaptocharpa</i>	+	I			+	I		
<i>Aulacomnium palustre</i>					+	I		+
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	+			<1	+			5
<i>Cladonia carneola</i>	+	I	2		+	II	+	+
<i>Stereocaulon glareosum</i>	+	I	7		+	I		
<i>Cladonia rei</i>	+	I	+	+	+	III		+
<i>C. botrytes</i>			2	+	+	II	+	+
<i>C. cyanipes</i>			+	+			+	
<i>C. cornuta</i>			2				+	1
<i>Trapeliopsis granulosa</i>			2				+	
<i>Arctoparmelia incurva</i>	+	I					+	
<i>Stereocaulon vesuvianum</i>	<1	II			+	III	+	
<i>Lecanora polytropa</i>	+	I			+	II		
<i>Stereocaulon symphycheilum</i>	+	I			+	II		
<i>Umbilicaria</i> spp.	+	I			+	II		
Накипные напочвенные лишайники	+	I			+	II		
<i>Acarospora</i> sp.	+	I			+	II	+	
<i>Rhizocarpon</i> spp.	+	I			+	II	+	
<i>Cladonia borealis</i>	+	I			+	I	+	
<i>Stereocaulon condensatum</i>	+	I			+	I	+	
<i>Cladonia pyxidata</i>	+	I			+	I	+	+
<i>Peltigera didactyla</i>	+	I			+	I	+	+
<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l.	+	I		+	+	II	+	+
<i>C. amaurocraea</i>				+	+	II	+	+
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>					+	I	+	3
<i>Dibaeis baeomyces</i>					+	II		
<i>Cladonia cervicornis</i>					+	I	+	

Окончание табл. 16

Ярусы и виды	Несомкнутые растительные группировки					
	травяные	лишайниково-кустарниковые	мохово-кустарниковые	травяно-кустарниковые	травяно-кедровостланиковые	травяно-ольховниковые
<i>Stereocaulon alpinum</i>				+	II	+
<i>Umbilicaria proboscidea</i>				+	I	+
<i>Cladonia pleurota</i>				+	I	+
<i>C. gracilis</i> s. l.						+
<i>C. squamosa</i>						+
<i>C. verticillata</i>						+

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): **серийные травяные группировки:** *Allium strictum* (+), *Deschampsia* sp. (+), *Oxytropis pumilio* (+), *Pohlia filum* (+), *Tortella fragilis* (+), *Abietinella abietina* (+), *Distichium* sp. (+), *Hymenoloma crispulum* (+), *Rhytidium rugosum* (+), *Schistidium* sp. (+), *Syntrichia ruralis* (+), *Tortella alpica* (+), *Cladonia gracilis* ssp. *vulnerata* (+), *Lecanora fuscescens* (+), *Melanelia stygia* (+), *Peltigera rufescens* (+), *Pseudephebe* spp. (+); **лишайниково-кустарниковые:** *Hieracium umbellatum* (+), *Cladonia* sp. (1); **травяно-кустарниковые:** *Salix sphenophylla* (+), *Sorbaria sorbifolia* (+), *Artemisia furcata* (+), *Aster sibiricus* (+), *Festuca brevissima* (+), *Festuca rubra* (+), *Hierochloë alpina* (+), *Mertensia pubescens* (+), *Minuartia verna* (+), *Oxytropis revoluta* (+), *Polemonium acutiflorum* (+), *Pulsatilla nuttalliana* (+), *Saussurea pseudo-tilesii* (+), *Aulacomnium turgidum* (+), *Cladonia gracilis* ssp. *gracilis* (+), *C. uliginosa* (+), *C. uncialis* ssp. *biuncialis* (+), *Flavocetraria nivalis* (+), *Melanelia* spp. (+), *Umbilicaria krasheninnicovii* (+), *U. torrefacta* (+); **травяно-кедровостланиковые:** *Festuca altaica* (1), *Calamagrostis sesquiflora* (1), *Equisetum pretense* (+), *Trisetum spicatum* ssp. *molle* (+), *Vaccinium vitis-idaea* (+), *Cynodontium strumiferum* (+), *Eurhynchiastrum pulchellum* (+), *Polytrichastrum alpinum* (+), *P. sexangulare* (+), *Polytrichum hyperboreum* (+), *Stereodon plicatulus* (+), *Strumiferum* sp. (+), *Asahinea chrysantha* (+), *Cetraria nigricans* (+), *Lecanora* spp. (+), *Melanelia disjuncta* (+), *M. hepaticum* (+), *Ophioparma* sp. (+), *Peltigera leucophlebia* (+), *Porpidia macrocarpa* (+), *Pseudephebe pubescens* (+), *Stereocaulon saviczii* (+), *Thamnotia vermicularis* var. *vermicularis* (+); **травяно-ольховниковые:** *Salix reticulata* (+), *Spiraea media* (+), *Poa platyantha* (1), *Sedum telephium* var. *purpureum* (1), *Maianthemum bifolium* (+), *Cynodontium strumiferum* (+), *Dicranum* sp. (+), *Polytrichum strictum* (+), *Sanionia uncinata* (+), *Sciuro-hypnum starkei* (+), *Cladonia bacilliformis* (+), *C. cenotea* (+), *C. crispata* var. *crispata* (+), *C. deformis* (+), *C. macroceras* (+), *C. phyllophora* (+), *C. rangiferina* (+), *C. subulata* (+), *C. sulphurina* (+).

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки											
	кедровостлани- ково-осиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	кедровостлани- ково-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	ольховниково- лиственничные	кедровостлани- ково-листвен- ничные		
<i>Salix pulchra</i>									31	II	50	
<i>Ribes triste</i>									31	IV		
<i>Betula platyphylla</i>									19	III		
<i>Lonicera caerulea</i>									50	II		
<i>Spiraea media</i>									31	II		
<i>S. beauverdiana</i>					5	I						
Кустарники, сомкнутость	0,1	+	III	+	V	<0,1	V	<0,1	V	<0,1	V	<0,1
<i>Pinus pumila</i>	7		III	+	I	IV	8	V	+	V	<1	V
<i>Salix hebbiana</i>	2		II	+	III	III	+	IV	+	IV	<1	IV
<i>Spiraea beauverdiana</i>	<1			+	III	III	+	II			+	III
<i>Salix udensis</i>		<1		+	II	I		+	II			
<i>S. caprea</i>		<1	+	+	I	<1	II		+	+	+	II
<i>Alnus fruticosa</i>			+	+	II	III		8	V		7	IV
<i>Spiraea media</i>			+	+	II	I		+	IV	<1	+	III
<i>Lonicera caerulea</i>				+	I			+	IV	3	+	II
<i>Ribes triste</i>				+	II	+	II	+	IV	+	1	II
<i>Pinus pumila</i>				5	I	6	II	5	II		9	II
<i>Juniperus sibirica</i>				+	II	+	I	2	II			
<i>Sorbaria sorbifolia</i>				+	I	+	I					
<i>Alnus fruticosa</i>					6	I					10	II
<i>Salix pulchra</i>					+	II						
<i>S. reticulata</i>					<1	I			+	+		II

Продолжение табл. 17

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки												
	коровостлани- ково-осиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	коровостлани- ково-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	ольховниково- лиственничные	коровостлани- ково-листвен- ничные			
<i>Rosa amblyotis</i>								+	III				
<i>Spiraea salicifolia</i>								+	II				
Травяно-кустарничковый ярус, покрытые (%)	3	1	1	5	5	8	4	14	6	10			
<i>Chamerton angustifolium</i>	3	<1	V	2	V	5	3	2	V	2	V	2	V
<i>Calamagrostis purpurea</i> ssp. <i>langsdorffii</i>	+	+	III	<1	IV	+	<1	+	V	+	IV	+	IV
<i>Poa malacantha</i>		+	II	+	IV	+	+	+	IV	+	IV	+	IV
<i>Dryopteris fragrans</i>		+	III	+	III	+	+	+	V	+	IV	+	IV
<i>Saxifraga chertoides</i>		+	IV	+	III	+	+	+	IV	+	II	+	III
<i>Atragene ochotensis</i>	+			+	II	+	+	+	II	+	IV	+	IV
<i>Empetrum nigrum</i>		+		+	II	5	+	+	II	+	IV	+	III
<i>Saxifraga funstonii</i>		+		+	I	+	+	+	II	+	IV	+	II
<i>Vaccinium uliginosum</i>		+		+	II		+	+	IV	+	IV	+	II
<i>Ermania parryoides</i>		+	II	+	I							+	II
<i>Poa platyantha</i>		+	III										
<i>Orthilia secunda</i>		+	II				+		II			+	II
<i>Festuca rubra</i>		+	II				+		II				
<i>Trisetum spicatum</i>				+	III	+	+	+	IV	+	+	+	III
<i>Rubus idaeus</i> ssp. <i>melanolasius</i>				1	I	2	+	+	II	+	+	+	III
<i>Ledum palustre</i> ssp. <i>decumbens</i>				+	II	+	+	+	II	+	+	+	III
<i>Lagedium sibiricum</i>				+	I	+	+	+	IV	+	+	+	II

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки													
	крово-остланно-лишайниково-тополевые	лишайниково-тополевые	мохово-тополевые	травяно-тополевые	кустарниково-тополевые	крово-остланно-тополевые	ольховниково-тополевые	кустарниково-лиственничные	лиственничные-ольховниково-	лиственничные-крово-остланно-				
<i>Leymus interior</i>		<1	III	I	III	+		13	II	3	II	3	III	5
<i>Papaver microcarpum</i>		+	II	+	I	+	IV			+		+	II	+
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		+	I	+	I	+	II			+		+	II	
<i>Polemonium boreale</i>		+	I	+	I	+	II			+		+	II	
<i>Festuca altaica</i>		+	II	+	I		II			+		+	II	
<i>Silene repens</i>		+	I	+	I	+				+		+	III	+
<i>Pulsatilla nuttalliana</i>		+	I				II			+		+	II	
<i>Draba</i> sp.		+	I	+	I					+		+	II	
<i>Trisetum spicatum</i> ssp. <i>molle</i>		+	I									+		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		+	II	+	I									
<i>Stellaria eschscholtziana</i>		+	I	+	I									+
<i>Bromopsis pumpelliana</i>		+	I	+	I									+
<i>Draba lonchocarpa</i>		+	I	+	I									
<i>Minuartia arctica</i>		+	I	+	I									
<i>M. verna</i>		+	I	+	I									
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>				+	I							+	II	
<i>Eritrichium villosum</i>				+	I		IV			+		+	II	
<i>Cardaminopsis lyrata</i>				+	I		II			+				
<i>Dianthus repens</i>				+	I		II			+				+
<i>Campanula lasiocarpa</i>				+	II	+	II			+		+	III	+
<i>Sedum telephium</i> var. <i>purpureum</i>						+	II			+		+	III	

Продолжение табл. 17

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки										
	коровостлани- ково-осиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	коровостлани- ково-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	лиственничные ольховниково-	ольховниково- лиственничные	коровостлани- ково-листвен- ничные
<i>Equisetum variegatum</i>								+	IV	+	
<i>Hieracium umbellatum</i>					+	II	+	II			
<i>Cystopteris fragilis</i>							+	II			
<i>Primula farinosa</i>							+	II			
<i>Taraxacum</i> sp.							+	II			
<i>Viola crassa</i>							+	II			+
<i>Artemisia glomerata</i>					+	II					+
<i>Mertensia pubescens</i>					+	I					+
<i>Festuca brevissima</i>										+	II
<i>Calamagrostis purpurea</i>										+	II
<i>Diphysastrum alpinum</i>										+	II
<i>Pyrola incarnata</i>										+	II
<i>Salix tschuktschorum</i>											5
Кол-во видов сосудистых растений на п.п.	3	6	4	11	11	8	15	8	8	13	19
Мохово-лишайниковый ярус, покрытые (%)	1	9	9	6	15	12	11	25	23	20	20
Моховой подъярус, покрытые (%)	1	1	8	5	8	2	3	17	9	20	20
<i>Polytrichum piliferum</i>	<1	<1	+	IV	1	V	<1	V	+	V	3
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+	<1	3	V	3	III	<1	V	+	V	15
<i>Ceratodon purpureus</i>	<1	<1	+	IV	<1	V	+	IV	1	V	+
<i>Niphotrichum canescens</i>	+		5	IV	2	IV	+	II	<1	IV	+

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки															
	круповостлани- ково-осиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	круповостлани- ково-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	лиственничные ольховниково- лиственничные	круповостлани- ково-листвен- ничные						
<i>Pohlia nutans</i>	+		III	+	III	IV	+	V	+	IV	+	V	+	IV	+	
<i>Pogonatum urnigerum</i>			II	+	III	IV	+	IV	+	IV	+	II	+	V	+	
<i>Sanionia uncinata</i>			II	+		III	+	II	+	II	+	IV	+	II	+	
<i>Polytrichum juniperinum</i>	<1	+	II	+	II	<1	+	V	+	V	+	VI	+	III	+	2
<i>Grimmia longirostris</i>		+	II	+	II	I	+		+	V	+	II	+	III		
<i>Bryum</i> sp.				+	III	I	+		+		+	IV				
<i>Distichium capillaceum</i>		+												II	+	
<i>Arctoa fulvella</i>		+	II			I	+	IV		IV	+		+	II		+
<i>Andreaea rupestris</i> s. l.						I	+	IV	+	IV	+		+	II	+	+
<i>Oxystegus tenuirostris</i>		+	II			I	+	II		II						
<i>Tortella fragilis</i>		+	II				+	II		II		+				
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>						I	+		+		+	II	+	II	+	II
<i>Pleurozium schreberi</i>						II	+		+		+	II	+	II		
<i>Saelania glaucescens</i>		+	II	+	I		+	II		II						
<i>Bryum argenteum</i>				+	I		+	II		II						
<i>Aulacomnium palustre</i>				+	I		+					+	II	+	+	II
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>					I		+		+		+	II	+	II		
<i>Polytrichastrum alpinum</i>					I		+								+	+
<i>Isopachos bicrenatus</i>					I		+					+	III			
<i>Leptobryum pyriforme</i>					I		+	II		II						
<i>Pylaisia polyantha</i>					I		+		+		+	II				
<i>Aulacomnium turgidum</i>					I		+		+						+	II

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки									
	кедровостлани- ково-осиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	кедровостлани- ково-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	ольховниково- лиственничные	кедровостлани- ково-листвен- ничные
<i>Pohlia crudoides</i>								+	II	
<i>P. prolifera</i>								+	II	
<i>Schistidium</i> sp.								+	II	
<i>Hepaticae</i>								+	III	+
<i>Dicranum spadicum</i>										+
<i>Didymodon</i> sp.										+
<i>Dicranum</i> sp.					+	I				+
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	8	+	+	+	+	+	+	+	6	<1
<i>Peltigera didactyla</i>		+	II	+	+	IV	+	+	IV	+
<i>Cladonia rei</i>		+	III	+	+	IV	<1	+	IV	+
<i>C. carneola</i>		+	II	+	+	IV	+	+	IV	+
<i>C. pyxidata</i>				+	+	III	+	+	IV	+
<i>C. chlorophaea</i> s. l.		+	III	+	+	IV	+	+	IV	+
<i>C. botrytes</i>		+	III	+	+	III	+	+	V	+
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> и/или ssp. <i>squarrosa</i>		+	III	+	+	IV	+	1	IV	+
<i>C. fimbriata</i>		+	II		+	II	+	+	IV	+
<i>Stereocaulon condensatum</i>		<1	II	+	+	I	<1	IV	IV	
<i>S. vesuvianum</i>		<1	II	+	+	I	<1	IV	IV	
<i>S. symphycheilum</i>		1		+	<1	II	1	IV	IV	
<i>Umbilicaria</i> spp.		5				II	<1	IV	IV	

Продолжение табл. 17

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки															
	коровостлани- ковосиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	коровостлани- корово-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	ольховниково- лиственничные	коровостлани- корово-листвен- ничные						
<i>Cladonia amaurocrea</i>			+	I	+	II	+	IV	+	+	III	+	+	II	+	+
<i>C. deformis</i>			+	I	+	II	+	II	+	+	III	+	+	II	+	+
<i>C. cervicornis</i>					+	III	+	IV	+	+	IV	+	+	IV	+	+
<i>C. pleurota</i>				I	+	III	+	IV	+	+	III	+	+	III	+	+
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>cornuta</i>				I	+	III	+	<1	+	+	IV	+	+	III	+	+
<i>Peltigera extenuata</i>				I	+	I	+		+	+	V	+	+	IV	+	+
<i>Stereocaulon paschale</i>				I	+	II	+	5	+	+	II	+	+	IV	1	V
<i>Peltigera rufescens</i>				I	+	II	+		+	+	IV	+	+	III	+	+
<i>Cladonia borealis</i>				I	+	I	+	+	+	+	IV	+	+	III	+	+
<i>Ваеомыces carneus</i>					+	II	+	+	+	+	II	+	+	III	+	+
<i>Cladonia crispata</i> var. <i>crispata</i>				I	+	I	+	+	+	+	IV	+	+	III	+	+
<i>Melanelia stygia</i>				I	+	I	+	+	+	+	IV	1	+	II	<1	II
<i>Stereocaulon glareosum</i>				I	<1	IV	+	+	+	+	II	+	1	III	+	II
<i>Trapeilopsis granulosa</i>				I	1	III			+	+	II	1	1	IV	+	III
Накитные напочвенные лишайники				I	<1	I	+	+	2	+	II	+	+	II	+	III
<i>Cladonia phyllophora</i>				I	+	II	+	+	+	+	II	+	+	IV	+	III
<i>C. cenozea</i>				I					+	+	II	+	+	III		
<i>C. squamosa</i>				I	+	I	+	+	+	+	II	+	+	III		
<i>C. gracilis</i> ssp. <i>vulnerata</i>				I	+	I	+	+	+	+	II	+	+	III		
<i>Pseudephebe pubescens</i>				I	+		+	+	+	+	II	+	+	III		
<i>Cetraria islandica</i>				I	+		+	+	+	+	II	+	+	III		

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки											
	круповостлани- ково-осиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	кустарниково- тополевые	круповостлани- ково-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	кустарниково- лиственничные	ольховниково- лиственничные	круповостлани- ково-листвен- ничные
<i>Placythiella uliginosa</i>				+	II				+	III		
<i>Cladonia rangiferina</i>				+	I				+	III	∇	+
<i>C. cyanipes</i>			+	+	I				+	III	+	+
<i>C. cornuta</i> ssp. <i>groenlandica</i>			+		I		II					
<i>Stereocaulon alpinum</i>			+	+	I		II		+	II	∇	
<i>Cladonia coniocraea</i>			+		I		II					+
<i>C. verticillata</i>							II		+	III		+
<i>Ochrolechia androgyna</i> s. l.							II		+			
<i>Peltigera leucophlebia</i>							II		+	II		
<i>Cladonia bacilliformis</i>							I		+	III		
<i>C. coccifera</i>							I		+	II		
<i>Stereocaulon saviczii</i>				+	I				+			
<i>Cladonia gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i>				+	I				+	III	1	+
<i>Rhizocarpon</i> spp.				+	I				+	II	1	
<i>Pseudephebe minuscula</i>				+	I							
<i>Lecanora polytropa</i>				+	I						∇	
<i>Melanelia commixta</i>				+	I						+	
<i>Trapiopsis flexuosa</i>				+	I						+	
<i>Umbilicaria hyperborea</i>				+	I						+	
<i>U. krashenimicovii</i>				+	I						+	
<i>U. torrefacta</i>				+	I						+	
<i>Cladonia</i> sp.							II		∇			

Окончание табл. 17

Ярусы и виды	Серийные растительные группировки									
	кедровостлани- ково-осиновые	лишайниково- тополевые	мохово- тополевые	травяно- тополевые	кустарниково- тополевые	кедровостлани- ково-тополевые	ольховниково- тополевые	кустарниково- лиственничные	ольховниково- лиственничные	кедровостлани- ково-листвен- ничные
<i>Bryoria nitidula</i>									+	II
<i>Leparia lobifcans</i>									+	II
<i>L. neglecta</i> s. l.									+	II
<i>Melanella hepaticon</i>									+	II
<i>M. panniformis</i>									+	II
<i>Pertusaria coriacea</i>									+	II
<i>P. panyuga</i>									+	II
<i>Placynthiella dasaea</i>									+	II
<i>Thelecarpon epibolum</i>									+	II

Примечание. Римскими цифрами указан класс константности. С классом константности I единично отмечены также (в скобках указано проективное покрытие, %): **травяно-тополевые**: *Moehringia lateriflora* (+), *Poa malacantha* var. *vivipara* (+), *Ditrichum pallidum* (+), *Bryum caespitium* (+), *Funaria hygrometrica* (+), *Arthrorhaphis citrinella* (+), *Pertusaria oculata* (+), *Ropalospora lugubris* (+); **кустарниково-тополевые**: *Lonicera chamissoi* (+), *Potentilla fruticosa* (+), *Artemisia arctica* (+), *A. fuscata* (+), *Aster sibiricus* (+), *Carex koraginensis* (+), *Erigeron kamtschaticus* (+), *Moneses uniflora* (+), *Oxytropis kamtschatica* (+), *Potentilla vulcanicola* (+), *Primula nutans* (+), *Pyrola minor* (+), *Rubus arcticus* (+), *Salix sphenophylla* (+), *Saussurea pseudo-tilesii* (+), *Solidago spiraeifolia* (+), *Dicranum majus* (+), *Abietinella abietina* (+), *Brachythecium rotaceanum* (+), *Campyladelphus chrysophyllus* (+), *Dicranum acutifolium* (+) *D. fragilifolium* (+), *D. fuscescens* (+), *Hylacomium splendens* (+), *Hymenoloma crispulum* (+), *Hypnum cupressiforme* (+), *Pohlia drummondii* (+), *Polytrichastrum sexangulare* (+), *Rhytidium rugosum* (+), *Stereodon plicatulum* (+), *Peltigera lepidophora* (+), *Amygdalaria* sp. (+), *Arctoparmelia centrifuga* (+), *A. incurve* (+), *Cetraria muricata* (+), *Cetrariella delisei* (+), *Cladonia uliginosa* (+), *Dibaeis baeyomyces* (+), *Leptogium lichenoides* (+), *Melanella* spp. (+), *Ophioparma* sp. (+), *Peltigera polydactylon* (+), *P. venosa* (+), *Pertusaria dactylina* (+), *Psoroma hypnum* var. *hypnum* (+), *Sphaerophorus globosus* (+), *Thamnia vermicularis* var. *vermicularis* (+), **кедровостланиково-лиственничные**: *Eritrichium sericeum* (+), *Mimuartia macrocarpa* (+), *Sciuro-hypnum starkei* (+).

Таблица 18

Геоботаническая характеристика кобрезиевых сообществ в Ключевской группе вулканов

Показатели, ярусы и виды	Ассоциации													
	<i>Kobresietum saussureosum pseudo-tilesii</i>						<i>Kobresietum cladinosum</i>							
№№ описаний	236	259	252	213	211	81	С	Сред.	1	341	3	346	С	Сред.
Высота над уровнем моря, м	1180	987	994	1033	1040	1042	—	1047	1170	1245	1290	1325	—	1258
Экспозиция склона	Ю	Ю	Ю	ЮВ	ЮВ	СВ	—	162°	Ю	ЮВ	Ю	ЮВ	—	195°
Крутизна склона, градусы	25	20	15	20	25	10	—	20	20	25	25	25	—	24
Травно-кустарничковый ярус, покрытие (%)	40	45	50	45	40	60	—	46,6	35	30	30	25	—	30
<i>Kobresia myosuroides</i>	20	25	20	20	20	20	V	21,0	25	20	25	20	V	22,5
<i>Anemone narcissiflora</i> ssp. <i>sibirica</i>	2	2	3	1	<1	1	V	1,7	+	1	+		IV	0,6
<i>Carex rupestris</i>	2	2	<1	1	+	3	V	1,2	+	+	+		IV	0,2
<i>Bistorta vivipara</i>	+	1	+	<1	+	+	V	0,5	+	+	+		IV	0,2
<i>Erigeron thumbergii</i>	+	+	+	+	+	<1	V	0,3	1	1	2		IV	1,0
<i>Artemisia furecata</i>	+	+	+	+	+	<1	V	0,3		1	+		IV	0,6
<i>Agrostis kudoi</i>	+	+	+	+	+	+	V	0,3		+	+		IV	0,2
<i>Saussurea pseudo-tilesii</i>	10	5	3	3	10	10	V	7,0	3	+			III	0,8
<i>Salix sphenophylla</i>	3	4	7	5	10	10	V	6,5		5	5		III	2,5
<i>Oxytropis ochotensis</i>	3	+	+	2	1	1	V	1,2	2	1			III	0,8
<i>Carex koraginensis</i>	+	+	+	+	+	+	V	0,3		+	+		III	0,1
<i>Pulsatilla nuttalliana</i>	5	3	3	5	7	1	V	4,0	5				II	1,3
<i>Thalictrum alpinum</i>	+	+	1	3	3	1	V	1,5		3			II	0,8
<i>Androsace capitata</i>	+	5	1		<1	+	IV	1,4	+	1			III	0,3
<i>Bromopsis pumPELLIANA</i>	+	+	+	+	<1		V	0,4	1				II	0,3
<i>Lloydia serotina</i>	+	+	+	<1	+		IV	0,3		+	+		III	0,1
<i>Castilleja pallida</i>	+	+	+	+	+	+	IV	0,2		+	+		III	0,1
<i>Hierochloa alpina</i>	+	+	+	+	+	1	IV	0,2				1	II	0,3
<i>Potentilla vulcanicola</i>	+	+	+	+	+		IV	0,2	<1				II	0,2
<i>Tofieldia coccinea</i>	+	+	+	+	+	<1	IV	0,2		+			II	0,1
<i>Vaccinium uliginosum</i>			3		+	5	II	0,7		3	1		III	1,0
<i>Pedicularis lanata</i>	+	+	+	+	+	1	III	0,2			+		II	0,1

Продолжение табл. 18

Показатели, ярусы и виды	Ассоциации														
	Kobresietum saussureosum pseudo-filicii						Kobresietum cladinosum								
	№№ описаний	236	259	252	213	211	81	С	Сред.	1	341	3	346	С	Сред.
<i>Festuca altaica</i>	2	3	5	3	<1	5	V	3,0							
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	3	1	+	<1	+	V	1,2							
<i>Parnassia palustris</i>	+	1	+	<1	1	V	0,6								
<i>Pedicularis verticillata</i>	+	+	+	+	+	V	0,3								
<i>Equisetum arvense</i>	+		+	+	2	IV	0,6								
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	2	+	+	+	2	IV	0,6								
<i>Festuca brevissima</i>	+	1	+	+	+	IV	0,4								
<i>Aconogonon tripterocarpon</i>	+	+	+	+	1	IV	0,2								
<i>Allium strictum</i>	+	+	+	+	<1	IV	0,2								
<i>Crepis chrysantha</i>	+	+	+	+	+	IV	0,2								
<i>Lomatogonium carinthiacum</i>	+	+	+	+	+	IV	0,2								
<i>Primula farinosa</i>	+	+	+	+	+	IV	0,2								
<i>Senecio tundricola</i>	+	+	+	+	+	IV	0,2								
<i>Silene repens</i>	+	+	+	+	<1	IV	0,2								
<i>Betula exilis</i>			3	5	<1	5	III	1,8							
<i>Leontopodium kamtschaticum</i>	+	+	+	<1		III	0,3								
<i>Armeria maritima</i>	+		+	+		III	0,2								
<i>Bistorta plumosa</i>	+			+	1	III	0,2								
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>	+	+	+			III	0,2								
<i>Luzula multiflora</i>		+	+	+	+	III	0,2								
<i>Senecio resedifolius</i>		+		+	+	III	0,2								
<i>Oxytropis pumilio</i>										1	4	1	IV	1,5	
<i>Loiseleuria procumbens</i>										3	2		III	1,3	
<i>Diapensia obovata</i>										2		+	III	0,6	
<i>Empetrum nigrum</i>	+			+	<1	II	0,1			1			II	0,3	
<i>Poa malacantha</i>				+	+	II	0,1				+		II	0,1	

Показатели, ярусы и виды	Ассоциации													
	<i>Kobresietum saussureosum pseudo-filicii</i>						<i>Kobresietum cladinosum</i>							
№№ описаний	236	259	252	213	211	81	С	Сред.	1	341	3	346	С	Сред.
<i>Empetrum nigrum</i>	+				+	<1	II	0,1	1				II	0,3
<i>Poa malacantha</i>				+	+	+	II	0,1				+	II	0,1
<i>Salix pulchra</i>	2				<1	1	II	0,6						
<i>Campanula lasiocarpa</i>				+	+	+	II	0,1						
<i>Festuca rubra</i>	+	+					II	0,1						
<i>Galium boreale</i>		+	+				II	0,1						
<i>Pedicularis oederi</i>			+		+	+	II	0,1						
<i>Potentilla fruticosa</i>		+			+		II	0,1						
<i>Trisetum spicatum ssp. molle</i>				+	+	1	II	0,1						
<i>Valeriana capitata</i>	+			+		+	II	0,1						
<i>Larix cajanderi</i> (высота 0,5–1 м)					1	+	I	0,2						
<i>Rhodiola rosea</i>			+		+		II	0,1						
<i>Minuartia arctica</i>					+		I	0,1				+	I	0,0
<i>Pyrola rotundifolia</i>	R					1	I	0,0						
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> var. <i>minus</i>					+	2	I	0,1						
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие (%)	30	20	35	20	10	80	V	25	80	30	35	45	V	45
Моховой подъярус, покрытие (%)	25	15	15	10	8	70	V	25	+	2	1	4	V	2
<i>Rhytidium rugosum</i>	20	5	5	10		35	IV	12,5						
<i>Abietinella abietina</i>	+	5	5	+	5	20	V	6,0						
<i>Sanionia uncinata</i>	<1	2	1	+	+	+	V	0,9						
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	+	+	+	1	+	V	0,4				+	II	0,1
<i>Syntrichia ruralis</i>	+	+	+	+	+	+	V	0,3				+	II	0,1
<i>Bryum</i> sp.	+	+	+	+	+		IV	0,2				+	II	0,1
<i>Entodon concinnus</i>	+	+	+	+	+	+	IV	0,2						
<i>Racomitrium lanuginosum</i>			+	+		+	II	0,1		1	1	1	IV	0,8
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+		+			+	II	0,1	+	+		2	IV	0,6
<i>Dicranum spadicum</i>	+	3					II	0,7						

Продолжение табл. 18

Показатели, ярусы и виды	Ассоциации													
	<i>Kobresietum saussureosum pseudo-filices</i>						<i>Kobresietum cladinosum</i>							
№№ описаний	236	259	252	213	211	81	С	Сред.	1	341	3	346	С	Сред.
<i>Didymodon asperitifolius</i>	+	<1					II	0,2						
<i>Niphotrichum canescens</i>	<1		+				II	0,2						
<i>Сampylium chrysophyllum</i>	+	+					II	0,1						
<i>Dicranum elongatum</i>		+	+	+			II	0,1						
<i>Pogonatum urnigerum</i>		+	+		+	R	II	0,1						
<i>Ptilidium ciliare</i>		+	+	+		+	II	0,1						
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+				+	+	I	0,1		+			II	0,1
<i>Barbilophozia barbata</i>	+				+	+	I	0,1						
<i>Pohlia nutans</i>	+				+	+	I	0,1						
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	+				+	+	I	0,1						
<i>Thuidium philibertii</i>														
<i>Dicranum fuscescens</i>						15	I	2,5						
Лишайниковый подъярус, покрытие (%)	5	5	15	5	1	10	V	7	80	30	35	40	V	45
<i>Peltigera rufescens</i>	+	+	1				III	0,3						
<i>Stereocaulon paschale</i>		+	+	+	+		III	0,2						
<i>Cladonia macroceras</i>		+	+	+	+		III	0,2						
<i>C. arbuscula</i> s. l.	1	2	10	2		1	IV	2,7	60	5	20	2	V	21,8
<i>Flavocetraria cucullata</i>	1	+	1			2	III	0,5	5	6	1	20	V	8,0
<i>Thamnochloa vermicularis</i> s. l.	+	+	+	+	+	2	V	0,3	1	6	3	6	V	4,0
<i>Stereocaulon alpinum</i>	<1		+	+	+	+	III	0,3	10	+	3	5	V	4,6
<i>Cladonia uncialis</i>	<1	+	2	1	+	+	V	0,9	+	5	2		IV	1,8
<i>Cetraria ericetorum</i> + <i>C. laevigata</i>		+	+	+			III	0,2	+	1	+	1	V	0,6
<i>Cladonia rangiferina</i>		+	3	1			III	0,9	1	+	+		IV	0,4
<i>C. amaurocraea</i>		+	+	+	+		IV	0,2	+	+			III	0,1
<i>C. gracilis</i> s. l.		+	+	+	+		III	0,2		+	+		III	0,1
<i>Flavocetraria nivalis</i>			+			1	I	0,1	2	2	2	5	V	2,8
<i>Bryocaulon divergens</i>										+	+	+	IV	0,2
<i>Gowardia nigricans</i>										+	+	+	III	0,1

Показатели, ярусы и виды	Ассоциации														
	<i>Kobresietum saussureosum pseudo-tilesii</i>						<i>Kobresietum cladinosum</i>								
	№№ описаний	236	259	252	213	211	81	С	Сред.	1	341	3	346	С	Сред.
<i>Cladonia uliginosa</i>			+					I	0,1		+		I	0,0	
<i>Peltigera didactyla</i>	+							I	0,1						
<i>P. aphthosa</i>		+					I	I	0,1						

Примечание. С — класс константности; сред. — среднее покрытие (%); R — виды встречаются единично с проективным покрытием менее 0,1%. На пробных площадях также отмечены (указаны номер описания и покрытие вида): *Cirriphyllum cirrhosum* (236 – R), *Botrychium lunaria* (236 – R), *Geranium erianthum* (236 – 3), *Artemisia arctica* (236 – 2), *Shisidium* sp. (236 – +), *Salix chamissonis* (236 – +), *Peltigera leucophebia* (236 – +), *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (236 – +), *Cladonia ruхудata* (236 – +), *Cetraria islandica* (236 – +), *Brachythecium cf. albicans* (236 – +), *Cladonia chlorophaea* s. l. (259 – +), *Pleurozium schreberi* (252 – +), *Gentiana algida* (252 – +), *Campylopus subulatus* (252 – +), *Viola sachalinensis* (213 – <1), *Dianthus repens* (211 – R), *Cardaminopsis lyrata* (211 – R), *Saxifraga purpurascens* (211 – +), *Myurella julacea* (211 – +), *Encalypta rhoptocarpa* (211 – +), *Bryum argenteum* (211 – +), *Ledum decumbens* (81 – R), *Peltigera malacea* (81 – 1), *Mertensia pubescens* (81 – +), *Cladonia* sp. (81 – +), *Saussurea kamtschatica* (343 – +), *Cladonia fimbriata* (343 – +), *Bryanthus gmelinii* (1 – +), *Lobaria limitata* (341 – 1), *Stellaria eschscholtziana* (3 – +), *Cladonia borealis* (3 – +), *Cetraria nigricans* (3 – +), *C. aculeata* (3 – +), *Asahinea chrysantha* (3 – +), *Silene acaulis* (346 – +).

Таблица 19

Степень поражения видов-лесообразователей плаги Толбачинский дол

Номера описаний	Мощность тefры (см)	Группа мощности тefры	Степень поражения древостоя (%)					Категория поражения	
			<i>Larix sibirica</i>	<i>Betula ermani</i>	<i>Populus suaveolens</i>	<i>Picea obovatensis</i>	<i>Pinus pumila</i>	<i>Alnus fruticosa</i>	
911	20	2	-	-	-	-	-	2	-
912	30	3	-	-	-	-	-	2	-
913	20	2	-	-	-	-	-	2	-
914	20	2	46,67	-	-	-	-	1	-
916	20	2	-	-	-	-	-	2	-
917	20	2	-	-	-	-	-	2	-
918	15	2	-	0,00	-	-	-	-	-
919	56	6	55,56	100,00	-	-	-	2	-
920	52	6	75,00	100,00	-	-	-	2	-
921	43	5	81,82	-	-	100,00	-	1	-
922	55	6	100,00	100,00	-	-	-	2	-
923	95	10	100,00	-	-	-	-	2	-
924	55	6	-	-	-	-	-	2	-
925	55	6	100,00	-	-	-	-	2	-
927	36	4	30,00	-	-	-	-	-	-
928	70	7	100,00	-	-	-	-	2	-
930	20	2	-	-	0,00	-	-	-	1
931	25	3	100,00	-	25,00	-	-	-	1
932	25	3	-	-	-	-	-	2	-
933	19	2	100,00	100,00	-	-	-	-	1
934	8	1	60,00	-	-	-	-	-	1
936	17	2	100,00	-	-	-	-	-	-
937	20	2	0,00	-	-	-	-	-	-
942	12	2	-	-	-	-	-	2	-
943	6	1	-	-	-	-	-	2	-

Продолжение табл. 19

Номера описаний	Мощность тefры (см)	Группа мощности тefры	Степень поражения древостоя (%)				Категория поражения	
			<i>Larix sajanderei</i>	<i>Betula ermanii</i>	<i>Populus suaveolens</i>	<i>Picea ajanensis</i>	<i>Pinus ramila</i>	<i>Alnus fruticosa</i>
945	14	2	-	-	-	-	1	-
948	30	3	0,00	-	-	-	2	1
960	9	1	-	9,09	-	-	-	1
961	8	1	-	38,46	-	-	-	1
962	11	2	0,00	-	-	-	1	-
965	24	3	-	-	-	-	1	-
970	29	3	-	-	-	-	-	1
1055	19	2	86,67	-	-	-	-	-
1056	20	2	100,00	100,00	-	-	-	1
1057	28	3	0,00	100,00	-	-	-	-
1062	26	3	47,06	-	-	-	-	-
1063	29	3	15,63	-	-	-	-	-
1064	25	3	22,73	100,00	-	-	-	-
1065	60	6	-	100,00	-	-	-	1
1066	94	10	-	-	-	-	-	2
1067	21	3	100,00	-	11,11	-	-	-
1068	80	8	-	100,00	0,00	-	-	-
1069	54	6	100,00	-	50,00	-	-	2
1070	46	5	100,00	-	0,00	-	2	-
1071	60	6	100,00	100,00	100,00	-	-	2
1072	20	2	-	-	-	-	2	-
1073	31	4	100,00	-	-	-	2	1
1075	35	4	71,43	-	-	-	1	-
1076	28	3	50,00	-	-	-	1	-
1077	38	4	10,26	-	-	-	-	-
1079	43	5	-	-	-	-	2	-
1080	26	3	-	-	-	-	2	-

Продолжение табл. 19

Номера описаний	Мощность тefры (см)	Группа мощности тefры	Степень поражения древостоя (%)				Категория поражения	
			<i>Larix sajanderei</i>	<i>Betula ermanii</i>	<i>Populus suaveolens</i>	<i>Picea sibirica</i>	<i>Pinus ramila</i>	<i>Alnus fruticosa</i>
1083	80	8	-	-	-	-	2	-
1084	97	10	100,00	-	-	-	-	-
1086	30	3	13,33	-	-	-	-	-
1089	37	4	-	68,75	-	-	-	1
1091	14	2	100,00	-	0,00	-	-	-
1092	70	7	100,00	-	-	-	-	1
1093	27	3	-	-	-	-	2	-
1094	30	3	100,00	-	100,00	-	2	-
1095	21	3	100,00	-	-	-	2	-
1096	84	9	100,00	-	-	-	-	-
1100	65	7	-	-	-	-	2	-
1103	67	7	-	-	-	-	2	-
1112	80	8	100,00	-	-	-	2	-
1113	36	4	-	-	-	-	2	-
1116	21	3	100,00	100,00	-	-	2	-
1117	14	2	-	-	-	-	2	-
1118	29	3	42,31	-	-	-	-	-
1120	29	3	0,00	-	-	0,00	1	-
1121	25	3	-	-	-	-	2	-
1122	99	10	-	-	-	-	-	2
1123	111	11	100,00	100,00	-	-	2	-
1124	46	5	72,73	-	-	-	2	1
1125	85	9	-	-	0,00	-	2	-
1126	54	6	-	-	-	-	2	1
1127	31	4	0,00	-	-	-	2	-
1130	38	4	6,25	-	-	-	2	-
1131	48	5	-	-	-	-	2	-

Продолжение табл. 19

Номера описаний	Мощность тefры (см)	Группа мощности тefры	Степень поражения древостоя (%)				Категория поражения	
			<i>Larix sajanensis</i>	<i>Betula ermanii</i>	<i>Populus suaveolens</i>	<i>Picea ajanensis</i>	<i>Pinus pumila</i>	<i>Alnus fruticosa</i>
1132	45	5	75,00	—	—	—	—	1
1133	45	5	79,37	100,00	—	—	—	2
1134	45	5	90,91	—	—	—	—	—
1135	21	3	17,65	—	—	—	—	1
1136	25	3	42,86	100,00	—	—	—	1
1139	35	4	52,27	100,00	—	—	—	—
1140	70	7	100,00	—	—	—	—	2
08032	34	4	45,45	—	—	—	—	1
08033	32	4	64,52	100,00	—	—	—	2
08034	49	5	88,89	—	—	—	—	2
08036	39	4	58,33	100,00	—	—	—	2
08037	24	3	38,10	—	—	—	—	1
08038	26	3	42,86	100,00	—	42,86	—	1
08039	37	4	31,25	—	—	—	—	2
08040	36	4	55,93	100,00	—	—	—	2
08056	25	3	—	—	—	—	—	2
08057	23	3	—	20,83	—	—	—	1
08058	13	2	0,00	—	—	—	—	1
08066	36	4	—	—	—	—	—	2
08067	25	3	—	—	—	—	—	2
08068	26	3	0,00	100,00	—	—	—	2
08069	34	4	6,25	—	—	—	—	1
08073	22	3	—	—	—	—	—	2
08074	30	3	—	—	—	—	—	2
08075	28	3	0,00	—	—	—	—	2
08076	66	7	66,67	—	—	—	—	2
08077	52	6	66,67	—	—	—	—	2

Продолжение табл. 19

Номера описаний	Мощность тefры (см)	Группа мощности тefры	Степень поражения древостоя (%)				Категория поражения	
			<i>Larix sibirica</i>	<i>Betula ermanii</i>	<i>Populus suaveolens</i>	<i>Picea sibirica</i>	<i>Pinus ramila</i>	<i>Alnus fruticosa</i>
08082	46	5	75,00	-	-	-	2	1
08083	50	5	-	-	-	-	2	-
10-01	54	6	100,00	100,00	-	66,67	2	1
10-02	69	7	100,00	-	-	-	2	-
10-03	30	3	-	-	-	-	-	1
10-04	124	11	100,00	-	-	-	2	-
10-05	170	11	100,00	-	-	-	2	-
10-06	180	11	100,00	-	-	-	2	-
10-07	190	11	-	-	-	-	2	-
10-25	115	11	100,00	-	-	-	2	-
10-26	105	11	100,00	-	-	-	2	-
10-27	95	10	100,00	-	-	-	2	-
10-28	85	9	100,00	-	-	-	2	-
10-29	80	8	100,00	-	-	-	2	-
10-30	74	8	-	-	-	-	2	-
10-31	79	8	-	100,00	-	-	2	2
10-32	58	6	100,00	-	-	-	2	-
10-33	55	6	100,00	-	-	-	2	-
10-34	55	6	-	-	-	-	2	-
10-35	54	6	100,00	-	-	-	-	-
10-36	52	6	90,00	100,00	-	-	2	-
10-37	45	5	75,00	100,00	-	0,00	2	-
10-38	42	5	66,67	100,00	-	-	2	-
10-39	43	5	66,67	100,00	-	-	2	-
10-40	38	4	60,00	-	-	-	-	-
10-41	40	4	75,00	-	-	-	2	-
10-42	40	4	-	100,00	-	-	-	-

Окончание табл. 19

Номера описаний	Мощность тefры (см)	Группа мощности тefры	Степень поражения древостоя (%)				Категория поражения	
			<i>Larix sajanensis</i>	<i>Betula ermanii</i>	<i>Populus suaveolens</i>	<i>Picea ajanensis</i>	<i>Pinus pumila</i>	<i>Alnus fruticosa</i>
10-43	23	3	80,00	81,82	—	22,73	—	—
10-44	28	3	58,82	100,00	—	50,00	1	—
10-60	5	1	—	—	—	—	1	—
10-63	3	1	—	—	—	—	1	—
10-68	3	1	—	—	—	—	1	—
10-69	1	1	—	—	—	—	1	—
10-71	3	1	—	—	—	—	1	—
10-72	6	1	—	—	—	—	1	—
10-74	1	1	—	—	—	—	1	—
10-75	7	1	—	—	—	—	1	—

Примечание. Градации мощности тefры (см): 1 — 1–10, 2 — 11–20, 3 — 21–30, 4 — 31–40, 5 — 41–50, 6 — 51–60, 7 — 61–70, 8 — 71–80, 9 — 81–90, 10 — 91–100, 11 — свыше 101; категории поражения стланикового яруса: 1 — повреждение яруса, 2 — полное уничтожение яруса.

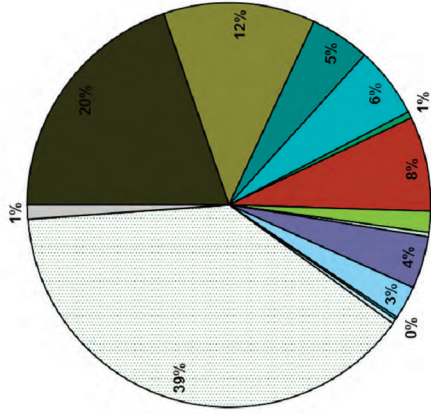
Оглавление

Введение	3
Глава 1. Природные условия района исследований (<i>В.Ю. Нешатаева, А.П. Кораблёв, В.Ю. Нешатаев</i>).....	6
1.1. Рельеф и геология	6
1.2. Новейший и современный вулканизм	10
1.3. Климат	14
1.4. Почвы	15
Глава 2. Методы сбора и обработки материалов (<i>А.П. Кораблёв, В.Ю. Нешатаева</i>) ..	21
2.1. Методы полевых исследований	21
2.2. Методы камеральных исследований	23
2.3. Методы картографирования растительного покрова вулканогенных местообитаний.....	24
2.4. Методы изучения динамики растительности под воздействием вулканогенных факторов	27
Глава 3. Флора вулканических плато Ушковский дол и Толбачинский дол	30
3.1. Сосудистые растения (<i>В.В. Якубов</i>).....	30
3.2. Мхи (<i>И.В. Чернядьева, Е.Ю. Кузьмина</i>).....	65
3.3. Печеночники (<i>М.В. Дулин</i>).....	102
3.4. Лишайники (<i>Д. Е. Гимельбрант, И.С. Степанчикова, Е.С. Кузнецова</i>)	121
Глава 4. Растительность вулканических плато Центральной Камчатки (<i>В.Ю. Нешатаева, А.П. Кораблёв, М.П. Вяткина, В.Ю. Нешатаев</i>)	165
4.1. Принципы классификации растительности.....	165
4.2. Классификация растительных сообществ вулканических плато Толбачинский дол и Ушковский дол.....	168
4.3. Растительность плато Толбачинский дол.....	171
4.4. Классификация несомкнутых растительных группировок вулканогенных местообитаний	200
4.5. Растительность плато Ушковский дол	204
Глава 5. Вулканогенная динамика растительности (<i>А.П. Кораблёв, В.Ю. Нешатаева, Л.Б. Головнёва</i>).....	231
5.1. Отражение вулканогенной динамики растительного покрова на геоботанических картах	231
5.2. Оценка степени поражения растительного покрова вулканическими пеплопадами	239
5.3. Первичные сукцессии на лавовых потоках	252
5.4. Первичные сукцессии на шлаково-пепловых полях.....	273
5.5. Восстановительные сукцессии на разновозрастных вулканогенных субстратах	283
Заключение	317
Литература	323
Указатель латинских названий.....	339
Приложение	354

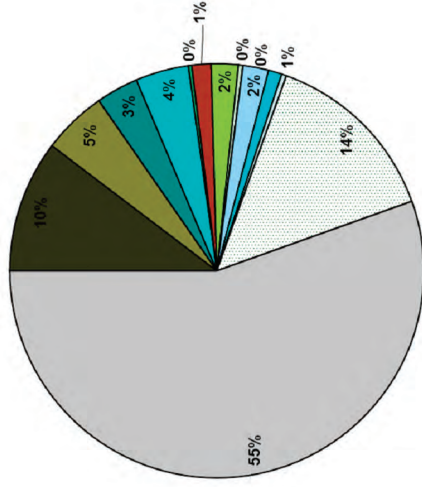


Рис. 1. Почвенный профиль вулканических охристых почв, Толбачинский дол.

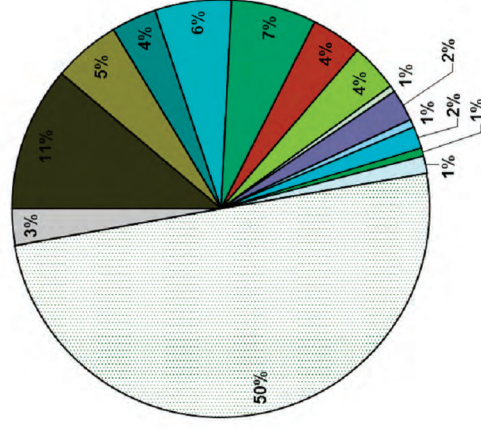
1971 г.



1977 г.



2010 г.



■ Еловые леса

■ Лиственничные леса

■ Лиственничные редколесья

■ Камеиоберезовые леса

■ Камеиоберезовые редколесья

■ Топольные редколесья

■ Кедровые стланики

■ Ольховые стланики

■ Кустарниковые ивняки

■ Горные тундры

■ Фрагменты горных тундр

■ Травяные сообщества

■ Моховые сообщества

■ Мохово-лишайниковые сообщества

■ Несомкнутый растительный покров

■ Территории, лишенные растительности

Рис. 2. Изменение доли участия по площади основных формаций и типов растительности на геоботанических картах плато Толбачинский дол в 1971 г. и 2010 г.

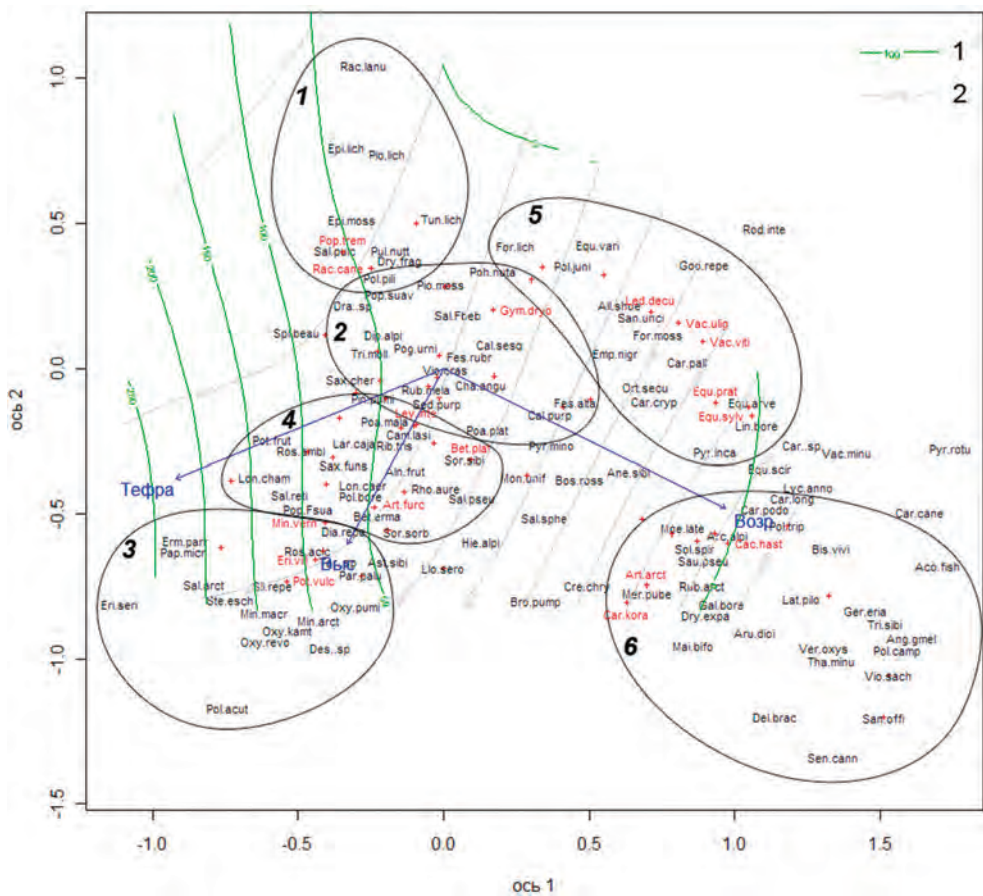


Рис. 3. Ординационная диаграмма NMDS по видам. Условные обозначения на следующей странице.

1 — изопахиты (изолинии мощности тефры последнего извержения), см; 2 — изохронны (изолинии возраста лавовых потоков), лет; Стрелками показаны векторы экологических факторов: *Тефра* — мощность тефры БТТИ, *Выс* — высота над уровнем моря, *Возр* — возраст лавовых потоков, лет.

Эллипсами выделены экологические группы видов: 1 — эпилитный комплекс видов молодых лавовых потоков, 2 — пионерные виды вулканогенных местообитаний, 3 — раннесукцессионные виды шлаковых полей, 4 — деревья и кустарники шлаковых полей, 5 — виды лесных сообществ, 6 — виды мезофильного разнотравья.

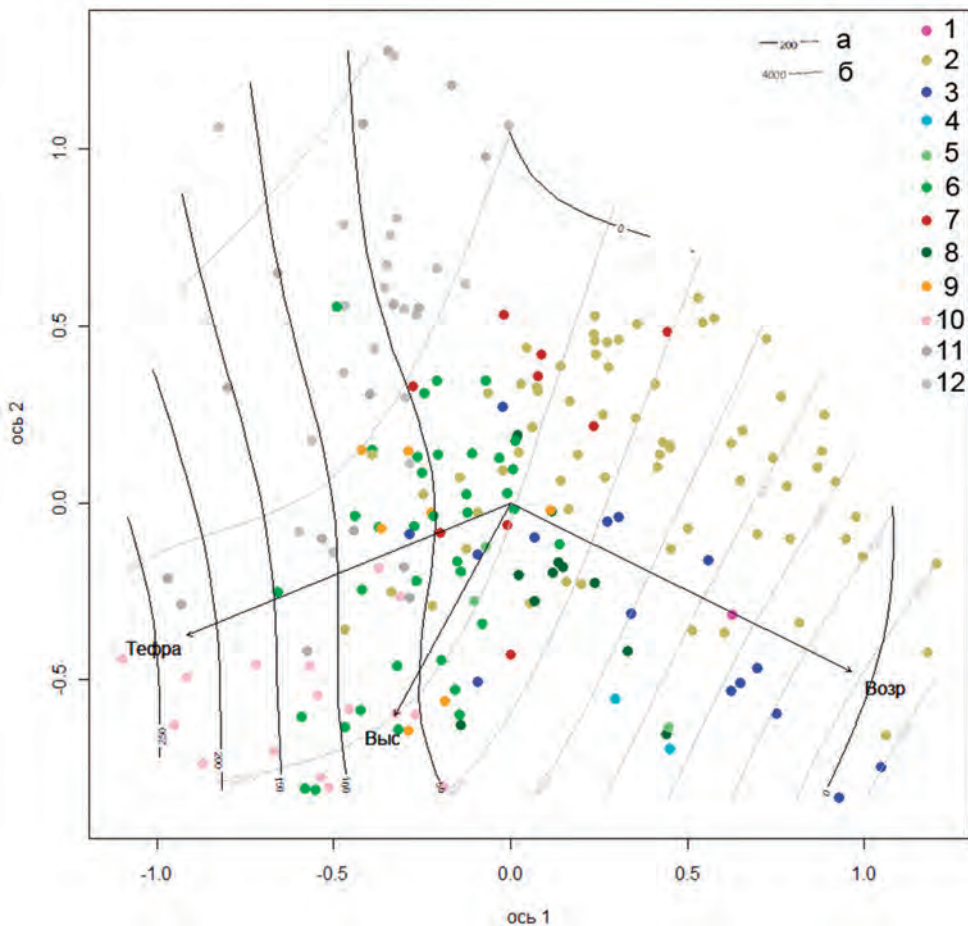


Рис. 4. Ординационная диаграмма NMDS по основным формациям и типам растительности.

а — изопакиты (изолинии мощности тефры последнего извержения), см; *б* — изохронны (изолинии возраста лавовых потоков), лет; *Стрелками* показаны векторы экологических факторов: *Тефра* — мощность тефры БТТИ, *Выс* — высота над уровнем моря, *Возр* — возраст лавовых потоков, лет.

Цветом обозначены следующие формации и типы растительности: 1 — *Piceeta ajanensis* — ельники из ели аянской; 2 — *Lariceta cajanderi* — лиственничники из лиственницы Каяндера; 3 — *Betuleta ermanii* — каменноберезовые леса; 4 — *Betuleta platyphyllae* — белоберезовые леса; 5 — *Populeta tremulae* — осиновые леса; 6 — *Subpopuleta suaveolentis* — тополевые редколесья из тополя душистого; 7 — *Pineta pumilae* — кедровые стланики; 8 — *Alneta kamtschaticae* — ольховые стланики; 9 — кустарниковая растительность; 10 — травянистая растительность; 11 — моховая растительность; 12 — лишайниковая растительность.

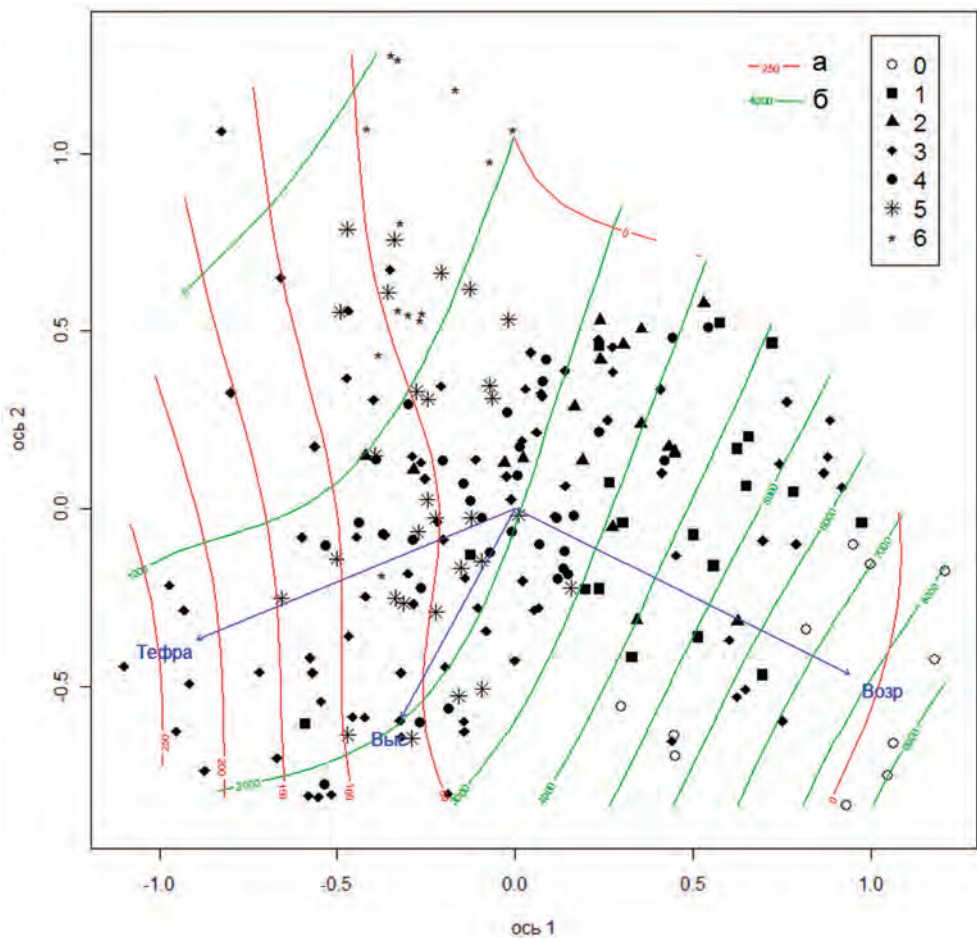


Рис. 5. Ординационная диаграмма NMDS по возрастным группам вулканитов.

а — изопахиты (изолинии мощности тейфры последнего извержения), см; *б* — изохронны (изолинии возраста лавовых потоков), лет; Стрелками показаны векторы экологических факторов: *Тейфра* — мощность тейфры БТТИ, *Выс* — высота над уровнем моря, *Возр* — возраст лавовых потоков, лет.

Символами обозначены возрастные группы лавовых потоков: 0 — голоценовые лавовые потоки отсутствуют (фоновые описания); 1 — раннеголоценовые лавовые потоки (7500–10000 лет); 2 — среднеголоценовые лавовые потоки (2500–7500 лет); 3 — старые (1500–2000 лет); 4 — средневозрастные (1000–1500 лет); 5 — молодые (менее 1000 лет); 6 — современные (35 лет).



Рис. 6. Куртинка арктомонтанного печеночника *Schistochilopsis opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstant. на камнях лавового потока. Фото М.В. Дулина.



Рис. 7. Куртинка эпиксильного печеночника *Lophozia longidens* (Lindb.) Konstant. & Vilnet. в основании ствола дерева в лиственничном лесу. Фото М.В. Дулина.



Рис. 8. *Ptilidium ciliare* (L.) Намре в напочвенном покрове горной тундры.
Фото М.В. Дулина.



Рис. 9. *Barbilophozia hatcheri* (A. Evans) Loeske на почве в разреженном злаковом ольховнике. Фото М.В. Дулина.

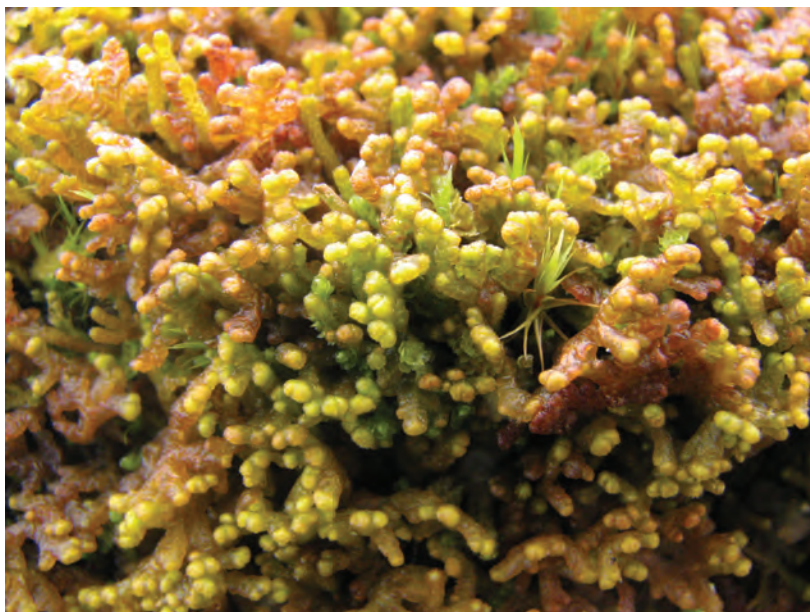


Рис. 10. *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Н. Buch на мелкозем в основании нависающих лавовых плит. Фото М.В. Дулина.



Рис. 11. Ельник зеленомошный суббасс. низкотравная. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 12. Лиственничник редкотравный. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 13. Лиственничное редколесье ольховниковое. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 14. Лиственничное редколесье пионернохвоее. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 15. Каменноберезовое редколесье ольховниковое. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 16. Тополевое редколесье ольховниковое. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 17. Тополевое редколесье редкотравное. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 18. Кедровостланик стереокаулевый. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 19. Сообщество волоснеца материкового рядом с 1-м конусом Северного Прорыва. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 20. Сообщество стереокаулена везувийского. Фото А.П. Кораблёва.

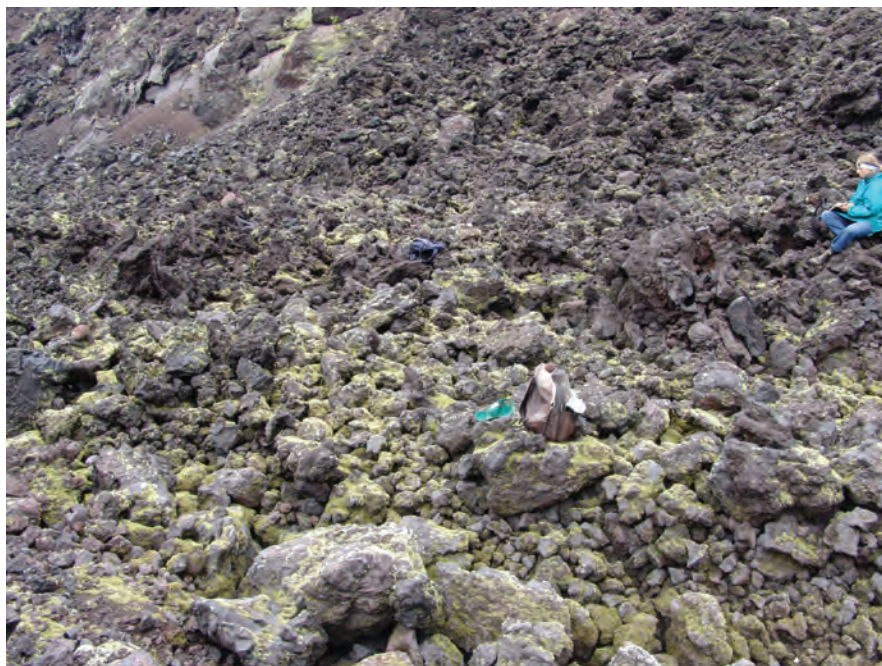


Рис. 21. Сообщество ракомитриума шерстистого. Фото Д.Е. Гимельбранта.



Рис. 22. Несомкнутые мохово-лишайниковые группировки на лавах Северного Прорыва. Фото Д.Е. Гимельбранта.



Рис. 23. Серийные мохово-лишайниковые группировки на шлаковых полях. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 24. Серийные травяные группировки с единичным поселением деревьев тополя душистого. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 25. Несомкнутые травяно-кустарниковые группировки. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 26. Несомкнутые травяно-кедровостланиковые группировки на шлаке.
Фото Л.Б. Головневой.

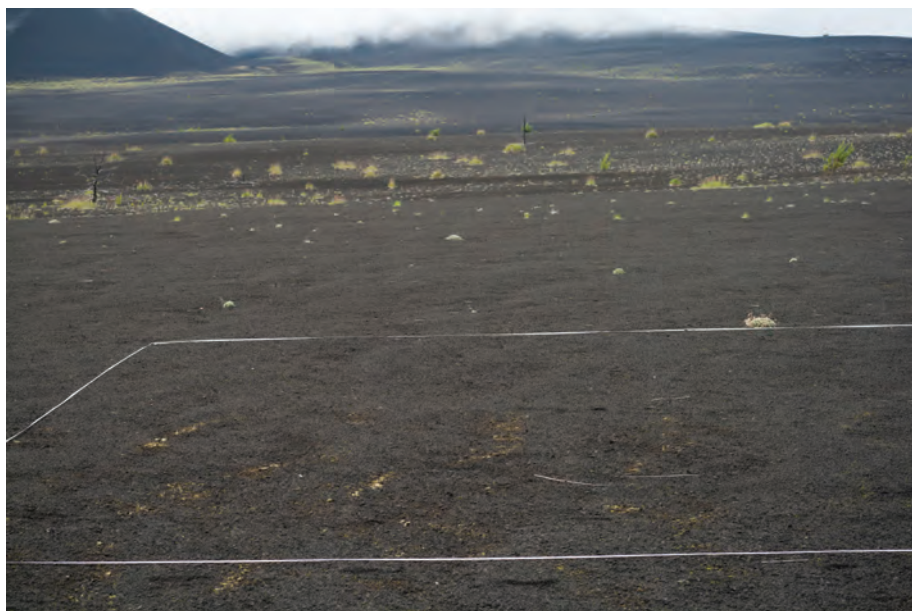


Рис. 27. Несомкнутые моховые группировки на вулканическом шлаке.
Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 28. Несомкнутые травяные группировки на шлаке. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 29. Лиственничное редколесье кедровостланиковое на плато Ушковский дол. Фото Д.Е. Гимельбранта.



Рис. 31. Горная травяно-кустарничково-арктоусовая тундра на плато Ушковский дол.
Фото Д.Е. Гимельбранта.



Рис. 32. Горная шикшево-рододендроновая тундра на плато Ушковский дол.
Фото Д.Е. Гимельбранта.



Рис. 33. Фрагменты ивково-дриадовой тундры, восстанавливающийся на шлаке Северного Прорыва, плато Толбачинский дол. Фото А.П. Кораблёва.

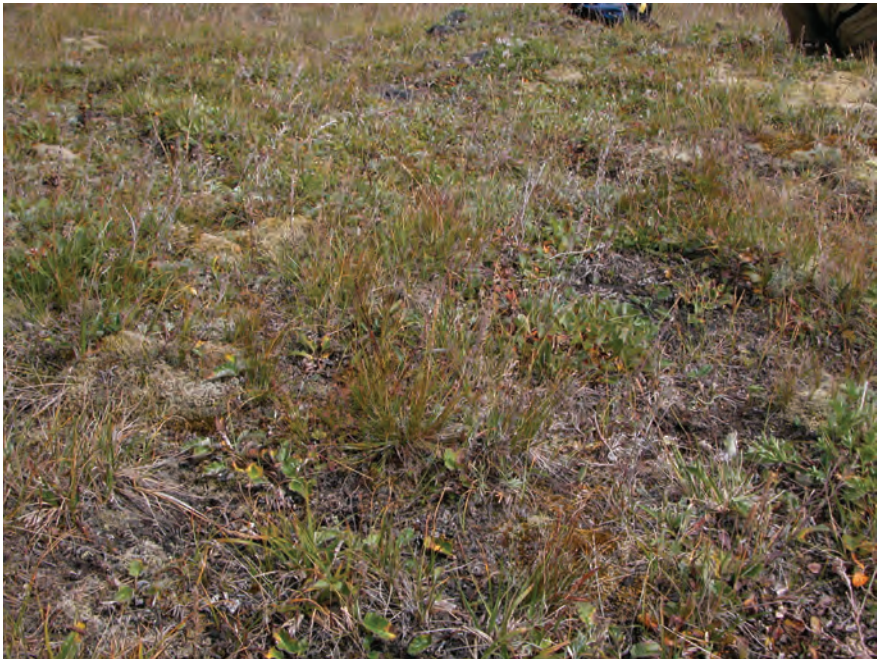


Рис. 34. Гипново-ивковая тундра, плато Толбачинский дол. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 35. Кобрезиевник разнотравный на плато Ушковский дол. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 36. *Racomitrium lanuginosum* на шлаке. Фото Я. Лириры.



Рис. 37. *Niphotrichum canescens* на шлаке. Фото Я. Лиры.



Рис. 38. *Polytrichum piliferum* на шлаке. Фото Я. Лиры.



Рис. 40. *Hypogymnia bitteri* на коре лиственницы. Фото И.С. Степанчиковой.



Рис. 41. *Thamnolia vermicularis* на шлако-лавовых отложениях. Фото И.С. Степанчиковой.

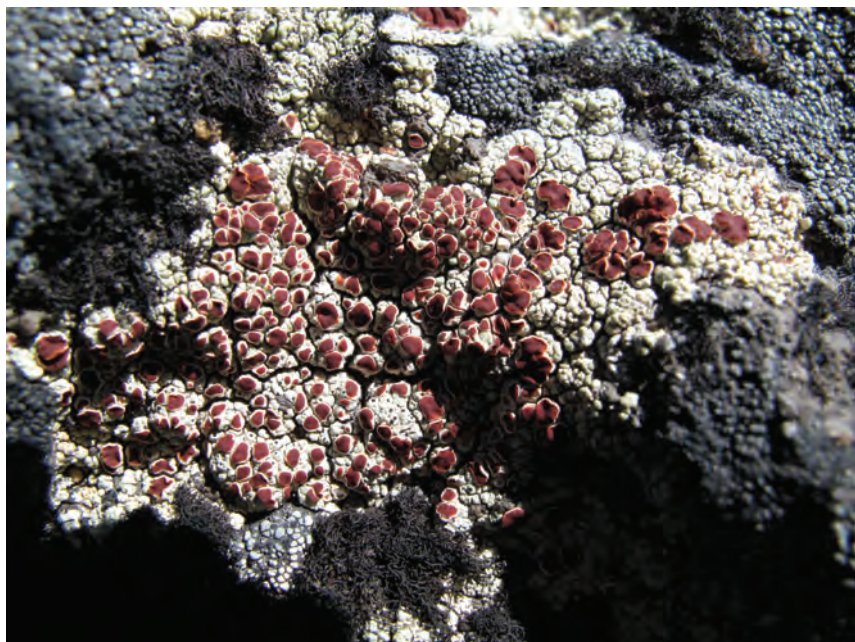


Рис. 42. *Orphiorarma ventosum* на лаве. Фото И.С. Степанчиковой.



Рис. 43. *Parmelia skultii* на лаве. Фото И.С. Степанчиковой.



Рис. 44. *Psoroma hypnorum* на ветоши. Фото И.С. Степанчиковой.



Рис. 45. *Stereocaulon vesuvianum* на лаве. Фото И.С. Степанчиковой.



Рис. 46. *Xanthoria elegans* на лаве. Фото И.С. Степанчиковой.



Рис. 47. Сообщество эпилитных лишайников на лавовом останце. Фото И.С. Степанчиковой.



Рис. 48. Фрагменты горно-тундровых сообществ на лавовом потоке Новые Лавы. На заднем плане — шлаковый конус Прорыва 1941 г. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 49. Фрагменты кустарничковой тундры, восстанавливающийся на шлаке Северного Прорыва. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 50. Ракомитриево-стереокаулевые сообщества на оконечности лавового потока Прорыва 1941 г. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 51. Несомкнутые моховые и мохово-лишайниковые группировки на лавовом потоке Северного Прорыва. Фото Д.Е. Гимельбранта.

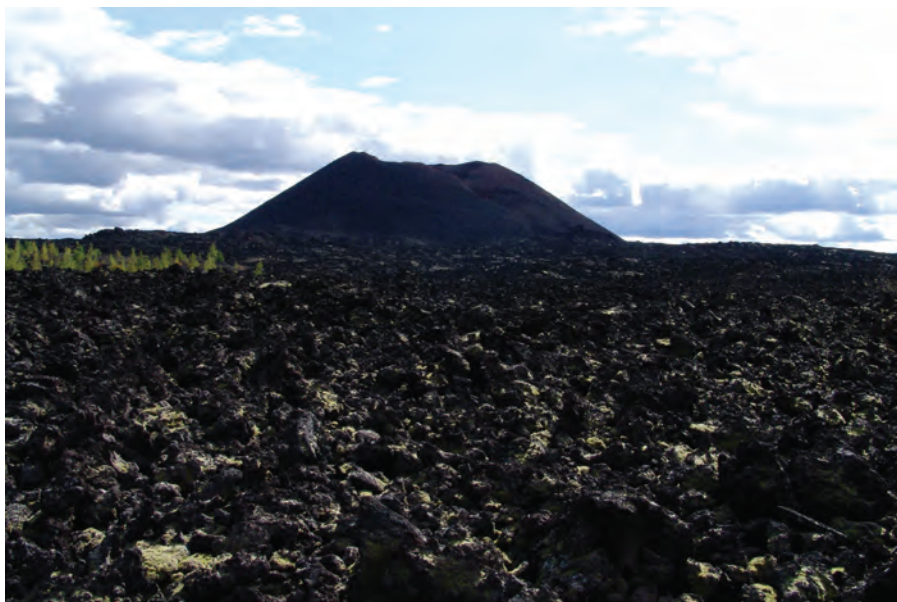


Рис. 52. Несомкнутые мохово-лишайниковые группировки на лавах Южного Прорыва. Фото Д.Е. Гимельбранта.



Рис. 53. Кедровостланик можжевельниковый суббасс. стереокаулевая на лавовом потоке г. Звезда. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 54. Сообщества стереокаулена везувийского на лавах г. Высокая. На заднем плане — лиственничники на коренном берегу р. Озерная. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 55. Кедровостланик можжевельниковый суббасс. стереокаулевого с единичными лиственницами на лавовом потоке г. Каменистая. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 56. Лиственничное редколесье багульниковое на лавовом потоке конуса Недоступный. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 57. Лиственничник кедровостланиковый на лавовом потоке конуса Потерянный. Фото А.П. Кораблёва.



Рис. 58. Несомкнутые кустарниково-тополевые группировки на шлаке Северного Прорыва, лавовый поток г. Звезда. Фото Л.Б. Головнёвой.



Рис. 59. Несомкнутые кустарниково-лиственничные группировки на месте уничтоженного лиственничного сообщества. Фото А.П. Кораблёва.

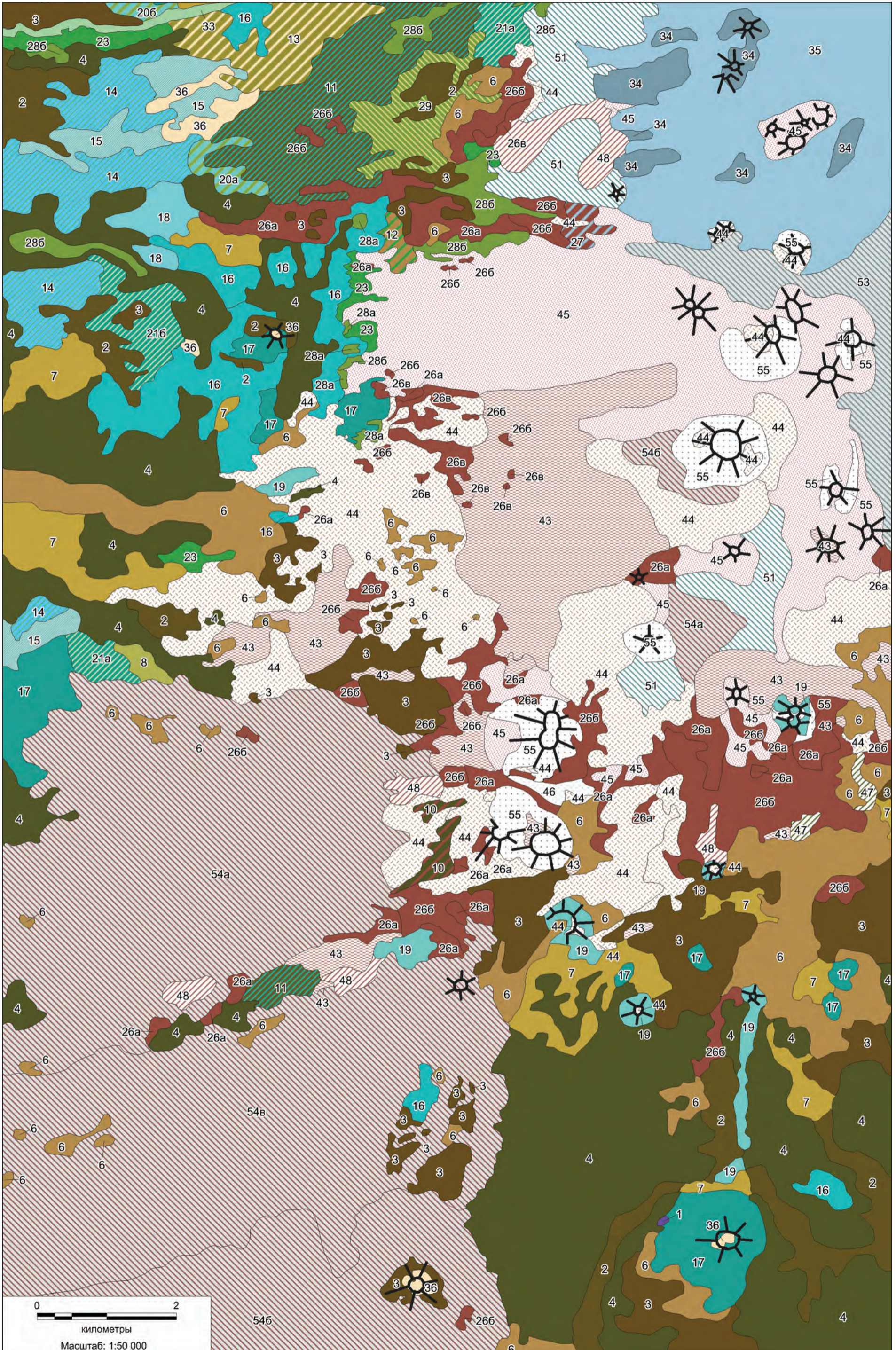


Рис. 61. Тополевые редколесья редкотравные на лавах г. Высокая. Фото А.П. Кораблёва.

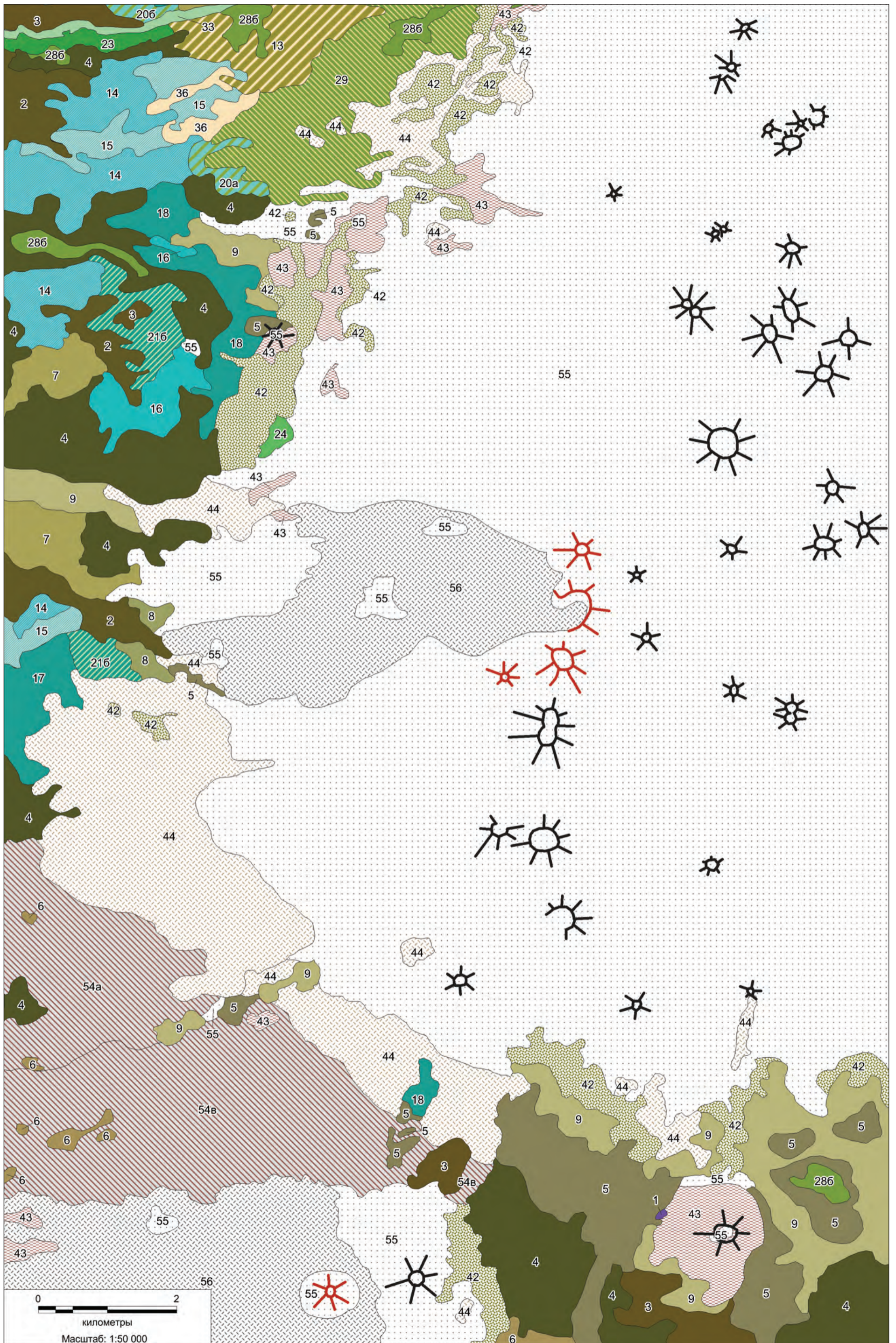


Рис. 60. Каменноберезняк ольховниковый, сформировавшийся на месте уничтоженного каменноберезового сообщества. Фото В.Ю. Нешатаевой.

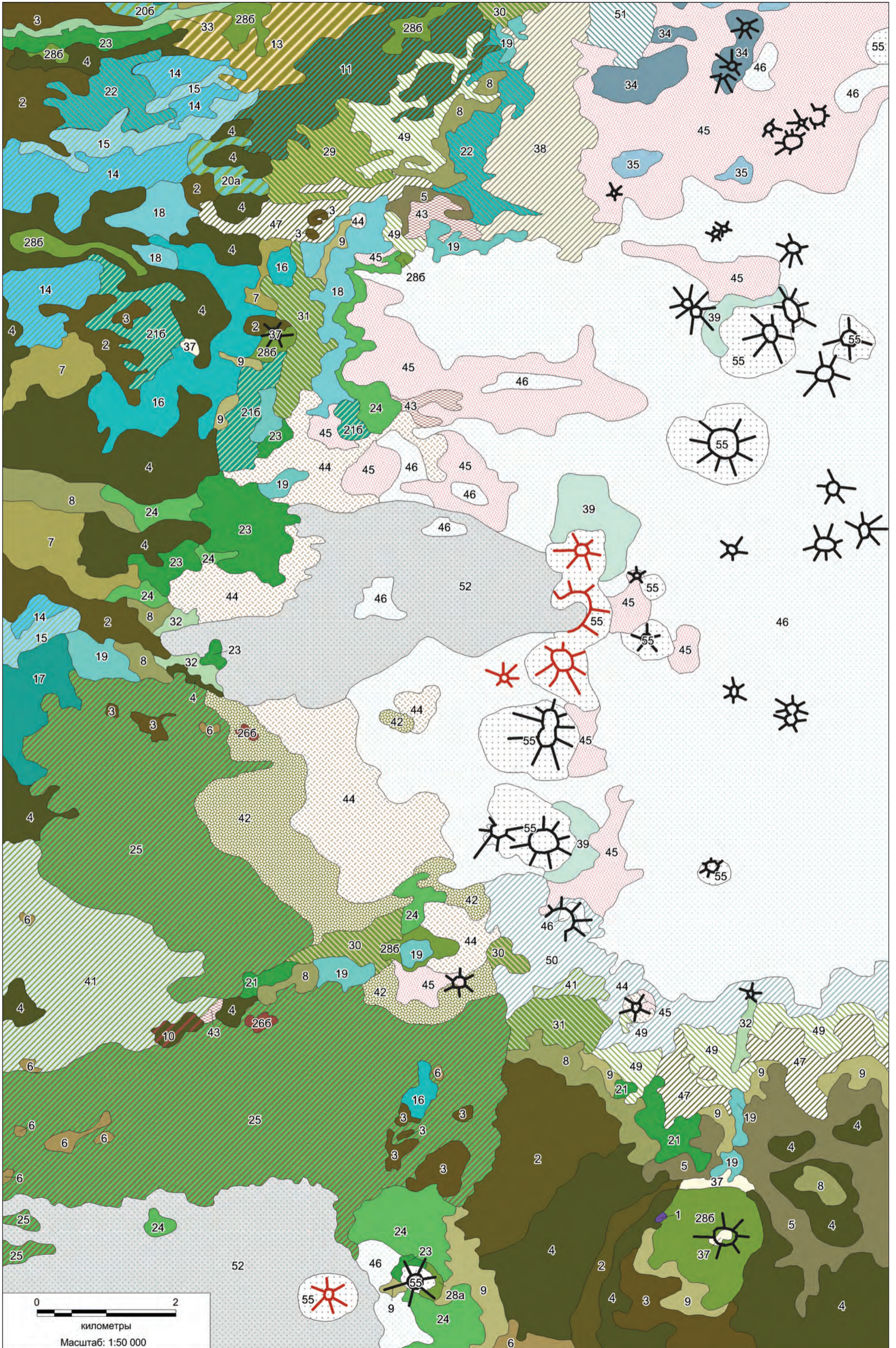
РЕТРОСПЕКТИВНАЯ КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЛАТО ТОЛБАЧИНСКИЙ ДОЛ 1971 Г.



РЕТРОСПЕКТИВНАЯ КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЛАТО ТОЛБАЧИНСКИЙ ДОЛ 1977 Г.



КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЛАТО ТОЛБАЧИНСКИЙ ДОЛ 2010 Г.



ЛЕГЕНДА РЕТРОСПЕКТИВНЫХ КАРТ РАСТИТЕЛЬНОСТИ 1971 И 1977 ГГ. И КАРТЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ 2010 Г. ПЛАТО ТОЛБАЧИНСКИЙ ДОЛ

СОМКНУТЫЙ РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

I. Лесная растительность

Еловые леса

1. Ельники зеленомошные (*Picea ajanensis*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Dicranum majus*)

Лиственничные леса и редколесья

2. Лиственничники кустарниково-разнотравные (*Larix sajanensis*, *Lonicera saerulea*, *Rosa acicularis*, *Chamerion angustifolium*, *Moehringia lateriflora*, *Saussurea pseudo-tilesii*)

3. Лиственничники кедровостлакиковые (*Larix sajanensis*, *Pinus pumila*)

4. Лиственничники кустарничково-зеленомошные (*Larix sajanensis*, *Vaccinium uliginosum*)

5. Лиственничники редкотравные (*Larix sajanensis*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*)

6. Лиственничные редколесья кедровостлакиковые (*Larix sajanensis*, *Pinus pumila*)

7. Лиственничные редколесья кустарниково-разнотравные (*Larix sajanensis*, *Rosa acicularis*, *Lonicera saerulea*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*)

8. Лиственничные редколесья ольховниковые (*Larix sajanensis*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*) с участием березы каменной (*Betula ermanii*)

9. Лиственничные редколесья редкотравные (*Larix sajanensis*, *Chamerion angustifolium*, *Poa malacantha*, *Leymus interior*)

Сочетания

10. Сочетания лиственничников голубичных (60%) и кедровостлакиников кустарничковых (40%)

11. Сочетания лиственничников кустарниково-разнотравных (50%), каменноберезняков ольховниковых (40%) и сообществ мезофитных кустарников (*Lonicera saerulea*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix pulchra*, *Potentilla fruticosa*) (10%)

12. Сочетания лиственничных редколесий кедровостлакиковых (70%) и тополевых редколесий ольховниковых (30%)

13. Сочетания лиственничных редколесий кустарниково-разнотравных (70%) и разнотравных мезофитных лугов с участием кустарников (30%)

Смешанные лиственнично-белоберезовые леса и редколесья

14. Смешанные лиственнично-белоберезовые леса кустарниково-разнотравные (*Larix sajanensis*, *Betula plathyphylla*, *Sorbus sibirica*, *Salix carpea*, *Rosa acicularis*, *Lonicera saerulea*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*)

15. Смешанные лиственнично-белоберезовые редколесья кустарниково-разнотравные

Каменноберезовые леса и редколесья

16. Каменноберезняки кустарниково-разнотравные (*Betula ermanii*, *Lonicera saerulea*, *Rosa amblyotis*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Moehringia lateriflora*)

17. Каменноберезняки стлакиковые (*Betula ermanii*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*)

18. Каменноберезовые редколесья кустарниково-разнотравные (*Betula ermanii*, *Rosa acicularis*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*, *Lonicera chamissoi*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*)

19. Каменноберезовые редколесья стлакиковые (*Betula ermanii*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*)

Сочетания

20. Сочетания каменноберезовых редколесий кустарниково-разнотравных (60%) и а: сообществ мезофитных кустарников (*Lonicera saerulea*, *Rosa amblyotis*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix pulchra*, *Potentilla fruticosa*) (40%); б: ольховниковейниковых (40%); в: разнотравных мезофитных лугов с участием кустарников (40%)

21. Сочетания каменноберезняков стлакиковых (50%), ольховниковейниковых (30%) и а: разнотравных мезофитных лугов с участием кустарников (20%); б: несомкнутых кустарничковых группировок (20%)

22. Сочетания каменноберезовых редколесий кустарниково-разнотравных (40%), лиственничных редколесий редкотравных (20%), ольховниковейниковых (20%), несомкнутых кустарничковых группировок (10%), тополевых редколесий редкотравных (5%) и несомкнутых древесных группировок (5%)

Топольевые редколесья

23. Топольевые редколесья ольховниковые (*Populus suaveolens*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*)

24. Топольевые редколесья редкотравные (*Populus suaveolens*, *Leymus interior*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*)

Сочетания

25. Сочетания тополевых редколесий редкотравных (40%), кедровостлакиников кустарничковых (40%) и несомкнутых кустарничковых группировок (20%)

II. Стлакиковая и кустарниковая растительность

Кедровые стлаки

26. Кедровые стлаки кустарничковые (*Pinus pumila*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*) (а: без деревьев; б: с единичными экземплярами *Larix sajanensis*; в: с единичными экземплярами *Larix sajanensis*, *Betula ermanii*, *Populus suaveolens*)

Сочетания

27. Сочетания кедровых стлакиков кустарничковых (60%) и фрагментов горных кустарничковых тундр (40%)

Ольховые стлаки

28. Ольховые стлакивейниковые (*Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*, *Salamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*) (а: без деревьев; б: с единичными экземплярами *Betula ermanii*)

Сочетания

29. Сочетания ольховых стлакиковвейниковых с единичными экземплярами *Betula ermanii* (40%), лиственничных редколесий редкотравных (30%) и травяных сообществ с участием кустарников (30%)

30. Сочетания ольховых стлакиковвейниковых с единичными экземплярами *Betula ermanii* и *Larix sajanensis* (50%), несомкнутых кустарничковых группировок (30%) и тополевых редколесий редкотравных (20%)

31. Сочетания ольховых стлакиковвейниковых (40%), несомкнутых кустарничковых группировок (40%) и лиственничных редколесий редкотравных (20%)

Кустарничковые ивняки

32. Ивняки из ивы Бебба редкотравные (*Salix bebbiana*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*)

33. Прирусловые кустарничковые ивняки из ивы красивой (*Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*)

III. Растительность кустарничков, мхов и лишайников (тундровая)

34. Горные кустарничковые тундры (*Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Loiseleuria procumbens*)

35. Фрагменты горных кустарничковых тундр

IV. Луговая растительность

36. Разнотравные мезофитные луга (*Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Letchenfeldia flexuosa*, *Sanguisorba tenuifolia*) с участием кустарников (*Lonicera saerulea*, *Rosa amblyotis*)

V. Пионерная травяная растительность

37. Пионерные травяные сообщества (*Chamerion angustifolium*, *Leymus interior*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Poa malacantha*) с участием кустарников (*Salix pulchra* ssp. *parallelinervis*, *S. bebbiana*, *Spiraea beauverdiana*, *Rosa amblyotis*, *Lonicera saerulea*)

Сочетания

38. Сочетания колосняковых сообществ (*Leymus interior*) (40%), несомкнутых травяных группировок (30%), ольховниковейниковых (20%) и тополевых редколесий редкотравных (10%)

VI. Пионерная лишайниково-моховая растительность

39. Моховые сообщества из *Racomitrium lanuginosum*

40. Мохово-лишайниковые сообщества на лавах (*Stereosaulon vesuvianum*, *S. sumpfyshellum*, *Racomitrium lanuginosum*)

Сочетания

41. Сочетания мохово-лишайниковых сообществ на лавах (50%), несомкнутых древесных группировок (*Populus suaveolens*, *Larix sajanensis*) (30%) и несомкнутых стлакиковых группировок (*Pinus pumila*) (20%)

НЕСОМКНУТЫЙ РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

VII. Несомкнутые растительные группировки на пеллово-шлаковых отложениях

42. Несомкнутые древесные группировки (*Populus suaveolens*, *Larix sajanensis*, *Betula ermanii*, *Sorbus sibirica*, *Salix bebbiana*, *S. carpea*)

43. Несомкнутые стлакиковые группировки (*Pinus pumila*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*)

44. Несомкнутые кустарничковые группировки (*Salix pulchra*, *S. bebbiana*, *S. carpea*, *Alnus fruticosa* var. *kamtschatica*, *Pinus pumila*)

45. Несомкнутые травяные группировки (*Eriophorum vaginatum*, *Poa malacantha*)

46. Несомкнутые мохово-лишайниковые группировки (*Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum salicisens*, *Polytrichum piliferum*, *Cladonia chlorophaea*, *C. cornuta*, *Stereosaulon glareosum*)

Сочетания

47. Сочетания несомкнутых древесных группировок (50%), тополевых редколесий редкотравных (20%), несомкнутых кустарничковых группировок (20%) и лиственничных редколесий редкотравных (10%)

48. Сочетания несомкнутых кустарничковых группировок (60%) и кедровостлакиников кустарничковых (40%)

49. Сочетания несомкнутых кустарничковых группировок (50%), несомкнутых травяных группировок (30%) и ольховников редкотравных (20%)

50. Сочетания несомкнутых кустарничковых (40%), мохово-лишайниковых (30%), травяных (20%) и древесных (10%) группировок

51. Сочетания несомкнутых травяных группировок (60%), несомкнутых стлакиковых группировок (25%) и фрагментов горных кустарничковых тундр (15%)

VIII. Несомкнутые растительные группировки на лавах

52. Несомкнутые мохово-лишайниковые группировки на лавах (*Racomitrium lanuginosum*, *Stereosaulon vesuvianum*, *Cladonia carneola*)

Сочетания

53. Сочетания несомкнутых травяно-кустарничковых группировок на лавах (*Saxifraga funstonii*, *S. sherlerioides*, *Poa malacantha* var. *vivipara*, *Trisetum spicatum*) (90%) и фрагментов горных кустарничковых тундр (10%)

54. Сочетания несомкнутых мохово-лишайниковых группировок на лавах, несомкнутых кустарничковых группировок и кедровых стлакиков кустарничковых (а: 70–20–10%; б: 55–20–25%; в: 40–30–30%)

ПРОЧИЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

55. Вулканический шлак

56. Лавовые потоки



Старые шлаковые конусы



Молодые (1975–1976 гг.) шлаковые конусы