

© С. Ю. Гришин, П. В. Крестов, В. В. Якубов, Р. дел Морал

О ВОССТАНОВЛЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РАЙОНЕ КАТАСТРОФИЧЕСКОГО ИЗВЕРЖЕНИЯ ВУЛКАНА КСУДАЧ (КАМЧАТКА)

S. YU. GRISHIN, P. V. KRESTOV, V. V. YAKUBOV, R. DEL MORAL. ON RECOVERY
OF VEGETATION ON KSUDACH VOLCANO (KAMCHATKA) AFTER ITS CATASTROPHIC ERUPTION

Охарактеризована современная растительность в районе катастрофического извержения вулкана Ксудач (1907 г.), включая кальдеру вулкана и зону полного уничтожения растительного покрова. Приведен список из 202 видов растений, характерных для распространенных в исследуемом районе местообитаний в разной степени подвергшихся действию извержения.

28 марта 1907 г. произошло мощное извержение конуса Штюбеля, располагающегося в кальдере вулкана Ксудач (Южная Камчатка). Основная масса ювенильных вулканических материалов (более 1 км³), представленных светлой дацитовой пемзой, была выброшена в северном направлении и отложились на огромной территории (рис. 1). Так, в Петропавловске-Камчатском, в 160 км от центра извержения, грубый вулканический песок выпал слоем 2—3 см; более тонкий пепел был отмечен по всей Камчатке, а также на континентальном побережье Охотского моря (Влодавец, Пийп, 1957; Дубик, Меняйлов, 1971; Мелекесцев, Сулержицкий, 1987; Bursik et al., 1993).

Извержение вызвало гибель и повреждение растительности на большой территории Южной Камчатки. По нашим данным, на площади около 600 км² растительность полностью погибла, а на площади около 1800 км² была в существенной степени повреждена. Последствия извержения в районе Петропавловска-Камчатского были отмечены В. Л. Комаровым (1912, 1940), работавшим там год спустя после извержения. Впервые кальдеру посетили участники экспедиции Ф. П. Рябушинского весной 1910 г. (Конради, Келль, 1925); впоследствии ее изучали вулканологи, начиная с 1937 г. (Морозов, 1948; Влодавец, Пийп, 1957, и др.). Первые ботанические заметки о последствиях извержения и начале зарастания вулканических отложений оставил Е. Hulten (Гультен, 1925; Hulten, 1974) после его камчатской экспедиции 1922 г. в район вулканов Асачи и Ксудача. На схеме растительности Hulten (1974) показана территорию с почти полностью уничтоженным растительным покровом, простирающуюся на север от кальдеры до слияния рек Западная Ходутка и Правая Ходутка, и территорию с частично уничтоженной растительностью — до южных склонов вулкана Асача.

В августе 1991 г. С. Ю. Гришин и В. В. Якубов, работая на маршруте от оз. Курильского до вулкана Горелый, впервые после Е. Hulten провели краткие наблюдения за современным состоянием растительности и особенностями зарастания вулканических субстратов в центре извержения. Собранные материалы 1991 г. были дополнены 3 года спустя в результате более основательных работ с участием остальных авторов (Grishin et al., 1996; Гришин и др., 1997).

В настоящей работе приводятся данные о современном состоянии флоры района поражения растительности, что может послужить базисом для дальнейшего изучения сукцессий на этом интереснейшем природном объекте. Приводимые далее материалы (см. таблицу) ограничены внутренней территорией кальдеры и ее северным наружным склоном (рис. 1).

Кальдера Ксудач образовалась на месте вершины раннеплейстоценового щитовидного стратовулкана диаметром 35 км и состоит из нескольких, вложенных одна в другую, кальдер обрушения типа Кракатау (Камчатка..., 1974; Апродов, 1982; Мелекесцев, Сулержицкий, 1987; Брайцева и др., 1995). В настоящее время она имеет почти замкнутую округлую форму около 8 км в диам. с высотой гребня 900—1000 м над ур. м. Наружные стенки — пологие, внутренние — крутые, поднимающиеся на

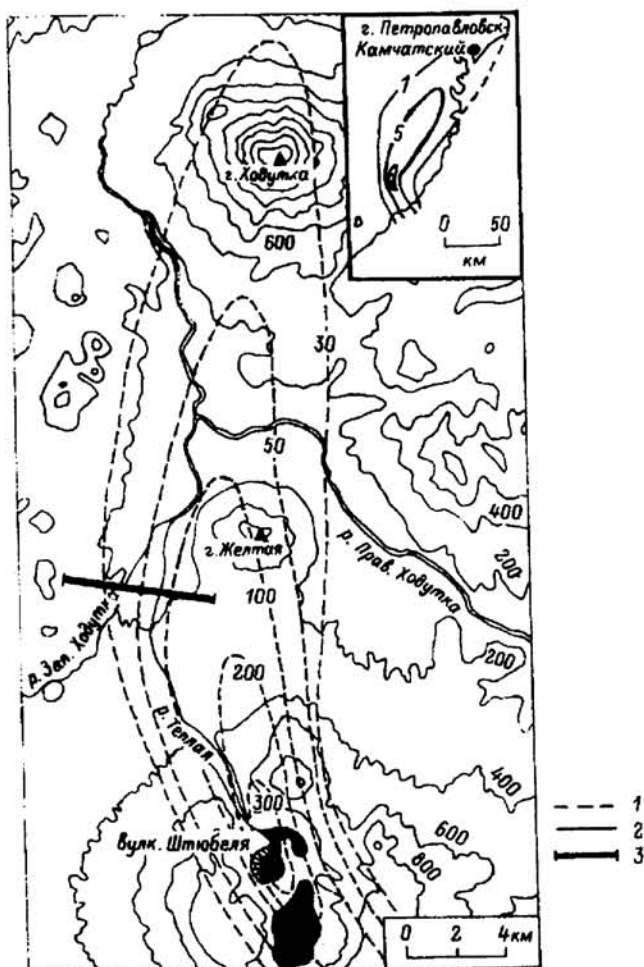


Рис. 1. Схема района исследования.

Изовазиты песком: 1 — для 30-, 50-, 100-, 200- и 300-сантиметровой мощности отложений; 2 (на врезке) — для 1- и 5-сантиметровой мощности; 3 — основной геоботанический профиль.

200—500 м над поверхностью кальдеры. 3 полуразрушенных вулканических образования, включая центр извержения 1907 г. — конус Щюбеля, разделяют внутреннее пространство кальдеры на 2 части: западную, с преобладающим в ее средней и северной части ландшафтом вулканической пустыни с круто врезанными каньонами рек. и восточную, занятую озерами. Вулканическая деятельность после извержения 1907 г. проявлялась только в виде фумарольной активности в центре кальдеры.

Структура высотной поясности растительности относительно ненарушенного южного наружного макросклона типична для Южной Камчатки: каменноберезовые леса из *Betula ermanii* поднимаются до 300—400 м над ур. м., ольховостланниковые (*Alnus fruticosa*) заросли — до 700—800 м, далее следует комплекс высокогорной растительности, представленный участками тундр и несомкнутых растительных группировок. Столь низкое положение верхней границы леса объясняется малой теплообеспеченностью вегетационного периода, характерной для севера бореальной зоны у границы в субарктическую подзону (Grichin, 1995).

В каменноберезняках высокотравно-разнотравных по южному склону кальдеры Ксудач (в пределах высот 100—300 м над ур. м.) доминантом является *Betula ermanii*,

Виды высших растений и лишайников, отмеченные в зоне
пеплопада извержения Ксудача 1907 г.

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Деревья									
<i>Betula ermanii</i> Cham.	5	+—1	5	1—4	+—3	+	+	+	+
<i>B. platyphylla</i> Sukacz.	+	+—1	+—3	+	+	+			
<i>Populus suaveolens</i> Fisch. s. l.		+—1							
<i>Salix caprea</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	г	
<i>S. udensis</i> Trautv. et Mey.	+	3—4	+						
Кустарники									
<i>Alnus fruticosa</i> Pall.	+—2	+—2	+—1	+	+	+	+—1	+—1	+
<i>Betula divaricata</i> Ledeb.	+	+		+					
<i>B. exilis</i> Sukacz.							+		
<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.		+							
<i>Lonicera chamissoi</i> Bunge ex P. Kir.	+—1	+—1	+						
<i>L. caerulea</i> L.	+	+		+	г				
<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel			+	+	+	+	+	+	
<i>Rhododendron aureum</i> Georgi	+		+	+	г	+	+		
<i>R. camtschaticum</i> Pall.				+	+	+	+		+
<i>Rosa amblyotis</i> C. A. Mey.	+	+	+	г					
<i>Rubus sachalinensis</i> Lévl.	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Salix arctica</i> Pall.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. bebbiana</i> Sarg.		+							
<i>S. pulchra</i> Cham.		+—1	+	+	г				
<i>Sorbus sambucifolia</i> (Cham. et Schlecht.) M. Roem.	+	+	+	+	+	г			
<i>Spiraea beauverdiana</i> Schneid.	+	+	+	+	+	+	+		
Кустарнички									
<i>Cassiope lycopodioides</i> (Pall.) D. Don							+		
<i>Diapensia obovata</i> (Fr. Schmidt) Nakai							+	+	
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	+	+	+	+	г		+	+	
<i>D. complanatum</i> (L.) Holub			+	+	г		+		
<i>D. sitchense</i> (Rupr.) Holub								+	
<i>Empetrum nigrum</i> L. s. l.	+	+	+—1	+—3	2—4	+—1	1—2	+	
<i>Harrimanella stellerana</i> (Pall.) Cov.							+		
<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud.					+	+	+		
<i>L. palustre</i> L.				+					
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.				+	+	+	+	+	+
<i>Phyllodoce aleutica</i> (Spreng.) Heller.							+		+
<i>P. caerulea</i> (L.) Bab.							+		
<i>Vaccinium minus</i> (Lodd.) Worosch.				+			+		
<i>V. uliginosum</i> L.		+	+	+	+	г	+	г	
<i>V. vulcanorum</i> Kom.					г		+		
Травы									
<i>Agrostis kudoii</i> Honda		+							+
<i>Allium strictum</i> Schrad.		+							
<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) A. Gray	г		г	г	г	г		+	+
<i>Anemonoides debilis</i> (Turcz.) Holub	г	г	г	г					
<i>Angelica gmelinii</i> (DC.) M. Pimen.	+	+		+					
<i>A. genuflexa</i> Nutt. ex Torr. et Gray	+		+						
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.		+							
<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop.		+							
<i>Arctica nana</i> (Maxim.) Makino							+	+	+
<i>Artemisia glomerata</i> Ledeb.			+	+	+	+	+	+	+

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Artemisia opulenta</i> Pamp.	+—2	+—4	+						
<i>Aster sibiricus</i> L.									+
<i>Botrychium boreale</i> Milde		+							
<i>B. lanceolatum</i> (S. G. Gmel.) Angstr.		+							
<i>B. lunaria</i> (L.) Sw.		+							
<i>B. robustum</i> (Rupr.) Underw.		+							
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin. s. l.	+—2	+—1	+	r					
<i>Campanula lasiocarpa</i> Cham.							+	+	+
<i>C. chamissonis</i> Fed.							+		+
<i>Cardamine bellidifolia</i> L.				r	r	r		r	
<i>Cardaminopsis lyrata</i> (L.) Hiit.			+						
<i>Carex koraginensis</i> Meinsh.		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. krascheninnikovii</i> Kom. ex V. Krecz.	+	+	+			+			+
<i>C. longirostrata</i> C. A. Mey.	r		+	+					
<i>C. microtricha</i> Franch.		+							
<i>C. pyrophila</i> Gand.		+							+
<i>C. vanheurckii</i> Muell. Arg.						+			
<i>Castilleja pallida</i> (L.) Spreng. s. l.		+		r				+	+
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub	+—2	+	+—1	+	+	+	+	+	+
<i>Cimicifuga simplex</i> (Wormsk. ex DC.) Turch.	+—2	+							
<i>Cirsium kamschaticum</i> Ledeb.	r	r							
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	r		r						
<i>Crepis chrysantha</i> (Ledeb.) Froel.						+			
<i>Deschampsia borealis</i> (Trautv.) Roshev.									+
<i>Epilobium hornemannii</i> Reichenb.							+		
<i>E. alpinum</i> L.							+		
<i>Equisetum arvense</i> L.	+	+	+						
<i>E. hyemale</i> L.		+							
<i>Erigeron kamschaticus</i> DC.		+							+
<i>E. caespitosus</i> Kom.									+
<i>Euphrasia mollis</i> (Ledeb.) Wettst.									+
<i>Festuca altaica</i> Trin.		+							
<i>F. brevissima</i> Jurtz.								+	+
<i>Filipendula kamschatica</i> (Pall.) Maxim.	+	+—2							
<i>Fritillaria kamschaticensis</i> (L.) Ker-Gawl.		+							
<i>Galium kamschaticum</i> Stell. ex Schult.	+—1	+	+						
<i>Gentiana glauca</i> Pall.							+		
<i>Gentianella auriculata</i> (Pall.) Gillet									+
<i>Heracleum lanatum</i> Michx.		+							
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	+	+							+
<i>Juncus beringensis</i> Buchenau.									+
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i> (L.) Schur	+	+	+—2	1—2	1—2	1—2	1—2	+—2	+
<i>Lilium debile</i> Kittlitz		+							
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.			+	+					
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	+	+	+	+	+				
<i>L. clavatum</i> L.	+—1	+	+	+	+	+	+		
<i>L. lagopus</i> (Laest.) Zinserl. et Kuzen				+	+	+			
<i>Luzula piperi</i> (Cov.) Jones.							+	+	+
<i>L. kamschadalorum</i> (Sam.) Gorodk. ex Kryl.		+					+	+	+
<i>L. multiflora</i> (Ehrh. ex Retz.) Lej. s. l.									+
<i>L. parviflora</i> (Ehrh.) Desv.			+						
<i>L. plumosa</i> E. Mey.	r								
<i>Maianthemum dilatatum</i> (Wood) Nels.	+—1	+	+	+	+				
<i>Mertensia pubescens</i> (Roem. et Schult.) DC.									+

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Minuartia macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf.							+	+	+
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl.	+	+	+	+	+			г	
<i>Oxytropis exerta</i> Jurtz.									+
<i>O. pumilio</i> (Pall.) Ledeb.									+
<i>O. revoluta</i> Ledeb.									г
<i>Papaver alboroseum</i> Hult.								+	+
<i>Pedicularis resupinata</i> L.	+	+	+						
<i>Pennellianthus frutescens</i> (Lamb.) Crosswhite					+	+	+	+	+
<i>Phleum alpinum</i> L.		+							+
<i>Picris kamschatica</i> Ledeb.	г	г							
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.		+							
<i>Poa malacantha</i> Kom.								+	+—1
<i>P. platyantha</i> Kom.	+	+	+						
<i>Polemonium boreale</i> Adams.									+
<i>Parmica speciosa</i> DC.	+	+							
<i>Pyrola media</i> Sw.		+		+	+	+			
<i>P. minor</i> L.	г	+	+	+	+	+	г		
<i>Rubus arcticus</i> L.	+	+	+						
<i>Sanguisorba tenuifolia</i> Fisch. ex Link	+	+	+						
<i>Saussurea oxyodonta</i> Hult.		+		+					
<i>Senecio cannabifolius</i> Less.	+—2	+—4							
<i>Saxifraga merkii</i> Fisch. ex Sternb.							+	г	+
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.									+
<i>Solidago spiraeifolia</i> Fisch. ex Herd.	+	+	+	г	г	г	+	г	г
<i>Stellaria eschscholtziana</i> Fenzl							+	+	+
<i>S. fenzlii</i> Regel	+		+	+	+				
<i>S. longifolia</i> Muehl. ex Willd.				+					
<i>Stenotheca tristis</i> (Willd. ex Spreng.) Schljak				+	+				+
<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.	г	г							
<i>Tanacetum boreale</i> Fisch. ex DC.		+							
<i>Thalictrum minus</i> L.	г	г							
<i>Trientalis europaea</i> L. s. l.	+—2	+	+—1	+	г				
<i>Trillium camschatcense</i> Ker-Gawl.	+	+							
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. s. l.	+		+						
<i>T. spicatum</i> (L.) K. Richt. s. l.		+							+
<i>Urtica platyphylla</i> Wedd.		+							
<i>Veratrum oxysepalum</i> Turcz.	+	+							
<i>Viola avatschensis</i> W. Beck. et Hult.								+	
<i>V. biflora</i> L.	г								
<i>V. epipsiloides</i> A. et D. Löve		+							
<i>V. sacchalinensis</i> Boissieu	+	+	+	+					
<i>V. selkirkii</i> Pursh ex Goldie		+							
Папоротники									
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth s. l.	+	+			+	+			
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl.) Fraser-Jenkins et Jermy	+	+	+	г	г				
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	+	+	+	+					
Мхи									
<i>Buxbaumia aphylla</i> Hedw.				+	+				
<i>Dicranoweisia crispula</i> (Hedw.) Lindb.									+

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Dicranum bergeri</i> Blant. in Starke			+	+	+	r		+	
<i>D. bonjeanii</i> De Not.				+	+				
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wils.									+
<i>Orthodicranum flagellare</i> (Hedw.) Loeske									+
<i>O. montanum</i> (Hedw.) Loeske				+					
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp									+
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.									+
<i>P. nutans</i> (Hedw.) Lindb.				+	+	+			
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G. L. Sm.								+	+
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	+		+	+—2	+—1	+—1	+—1	+	
<i>P. longisetum</i> Brid.						+			
<i>Ptilium</i> sp.				r	r			+	
<i>Rhacomitrium canescens</i> (Hedw.) Brid.				+		+	+	+	
<i>R. fasciculare</i> (Hedw.) Brid.			+	+—2	+	+—2	+	1—2	
<i>R. lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.						+			
<i>Sanionua uncinata</i> (Hedw.) Loeske	r		+	+					
Лишайники									
<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.						+			
<i>A. ochroleuca</i> (Hoffm.) Massal.						+			
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.				+	+				
<i>C. laevigata</i> Rasm.						+			
<i>Cladonia mitis</i> (Sandst.) Hustich					+	+		+	
<i>C. portentosa</i> (Duf.) Follm.			+	+—2	+	+		+	
<i>C. rangiferina</i> (L.) Nyl.				+—1	+	+	+	+	
<i>C. stellaris</i> (Opiz.) Brodo			+	+—1	+			+	
<i>C. stigia</i> (Fr.) Ahti								+	
<i>C. submitis</i> (Evans) Hale et W. Culb.								+	
<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.						+			
<i>C. cepvicornis</i> (Ach.) Flot.			+	+—1	+				
<i>C. chlorophaea</i> (Flk. ex Sommerf.) Spreng.					+				
<i>C. crispata</i> (Ach.) Flot.						+			
<i>C. digitata</i> (L.) Hoffm.			+	+					
<i>C. ecmocyna</i> Leight.			+	+					
<i>C. favillicola</i> Trass.					+	+			
<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.						+			
<i>C. gracilliformis</i> Zahlbr.			r	+		+			
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd.					+	+			
<i>C. lepidota</i> Nyl.				+					
<i>C. macroceras</i> (Fkl.) Ahti						+		+	
<i>C. multiformis</i> Merr.				+	+			+	
<i>C. pleurota</i> (Flk.) Schaer.				+	+			+	
<i>C. subfurcata</i> (Nyl.) Arn.				+					
<i>C. subulata</i> (L.) Web. in Webb.								+	
<i>C. sulphurina</i> (Michx.) Fr.								+	
<i>C. wainii</i> Savicz.					+				
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulf.) Nyl.								+	
<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.			+						
<i>Solorina crocea</i> (L.) Ach.									+
<i>Stereocaulon botryosum</i> Ach.						+			
<i>S. dactylophyllum</i> Flk.						+			
<i>S. grande</i> (H. Magn.) H. Magn.	+		1—3	1—4	3—5	4—5	1—3	2—3	
<i>S. paschale</i> (L.) Hoffm.				+	+				
<i>S. sterile</i> (Savicz) Lamb.						+			
<i>S. subcoralloides</i> (Nyl.) Nyl.						+			

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Stereocaulon vesuvianum</i> Pers.			+	+—1	+	+		г	
<i>Umbilicaria krascheninnikovii</i> (Savicz.) Zahlbr.				+	+				
Всего видов	63	83	65	76	63	58	47	51	53
В том числе:									
деревья	4	5	4	3	3	3	2	2	1
кустарники	11	12	11	12	10	10	7	4	3
кустарнички	2	3	4	7	7	4	13	6	2
травы	40	60	31	26	18	15	19	21	40
папоротники	3	3	2	2	2	1			
мхи	2		4	10	7	7	3	6	6
лишайники	1		9	16	16	18	3	12	1

Примечание. Местообитания и подразделения растительного покрова: 1 — старые ненарушенные каменноберезовые леса (см. контуры 1 и 2, рис. 3); 2 — комплекс долинных формаций (см. контуры 4—6, рис. 3); 3 — сомкнутые молодые каменноберезовые леса с единичными старыми деревьями *Betula ermanii*, выжившими после извержения 1907 г. (см. контур 12, рис. 3); 4 — каменноберезовые редколесья с кустарничково-лишайниковым покровом (см. контур 11, рис. 3); 5 — пемзовая пустыня с единичными молодыми березами (см. контур 10, рис. 3); 6 — пемзовая пустыня с лишайниковым покровом (см. контур 7, рис. 3); 7 — днища оврагов и временных водотоков (локальные местообитания, характерные для контуров 7, 10 и 11, рис. 3); 8 — пемзовая пустыня высоких гипсометрических уровней (свыше 400 м над ур. м.) (контур 8 и, частично, контур 7, рис. 3, см. также рис. 1); 9 — несомкнутая растительность на склонах конуса Штубеля (частично контур 7, рис. 3). Обилие видов дано по шкале Браун-Бланке (Александрова, 1969). Знак +—2 означает, что обилие вида в данном местообитании колеблется от + до 2. Названия видов сосудистых растений приведены в основном по сводке «Сосудистые растения...» (1985—1996), лишайников — по определителю А. Г. Микулина (1990).

а из кустарников обычны и обильны *Sorbus sambucifolia*, *Alnus fruticosa* (образует заросли или растет небольшими группами), *Lonicera caerulea* и *L. chamissoi*. Хорошо выражен ярус крупнотравья (*Cirsium kamschaticum*, *Senecio cannabifolius*, *Filipendula kamschatica*, *Aruncus dioicus*, *Angelica genuflexa*), но преобладают виды разнотравья и мелкотравья (*Artemisia opulenta*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea*, *Thalictrum minus*, *Pedicularis resupinata*, *Viola selkirkii*, *V. biflora*, *Geranium erianthum*, *Galium kamschaticum*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Rubus arcticus*, *Anaphalis margaritacea*, *Solidago spiraeifolia*, *Trillium kamschaticense*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Athyrium filix-femina*).

В субальпийском поясе преобладают заросли ольховника, где доминантом является *Alnus fruticosa*, а из травянистых видов довольно обычны *Calamagrostis purpurea*, *Aruncus dioicus*, *Artemisia opulenta*, *Viola selkirkii*, *Stellaria fenzlii*, *Dryopteris expansa*, *Rubus arcticus*, *R. sachalinensis*, *Trientalis europaea*, *Chamerion angustifolium*, *Veratrum oxysepalum*, *Streptopus amplexifolius*, *Heracleum lanatum*, *Geranium erianthum*, *Cirsium kamschaticum*, *Athyrium filix-femina* и др.

В верхней части субальпийского пояса (с 600 м над ур. м. и выше), наряду с ольховником широко распространены нивальные лужайки, на которых преобладают *Artemisia arctica*, *Carex koraginensis*, *C. micropoda*, *Sibbaldia procumbens*, *Veronica grandiflora*, *V. stelleri*, *Agrostis kudoii*, *Stenotheca tristis*, *Epilobium alpinum*, *Phyllodoce aleutica*, *Pedicularis chamissonis*, *Geranium erianthum*, *Salix chamissonis*, *S. arctica*, *Vahlodea flexuosa*, *Primula cuneifolia*, *Harrimanella stellerana*, *Ranunculus eschscholtzii*, *Taraxacum ceratophorum*. В ложбинах и оврагах отмечено множество снежников. На примыкающих к ним участках с оголенной почвой или со скоплениями вулканических материалов обычны *Luzula piperi*, *Juncus beringensis*, *Oxyria digyna*, *Deschampsia borealis*, *Saxifraga merckii*, *Pennellianthus frutescens*.

С 700—750 м над ур. м. заросли ольховника постепенно изреживаются, а на прогалинах между ними преобладают уже не лужайки, а травяно-кустарничковые тундры с *Oxytropis revoluta*, *Vaccinium uliginosum*, *Salix polaris*, *Rhododendron camtschaticum*, *Parageum calthifolium*, *Cassiope lycopodioides*, *Gentiana glauca*, *Bistorta vivipara*, *Luzula camtschadalarum*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Trisetum spicatum*, *Loiseleuria procumbens*, *Parrya nudicaulis*, *Diphasiastrum alpinum*, *Campanula chamissonis*, *C. lasiocarpa*.

Примерно с высоты 800 м над ур. м. господствуют различные варианты горных тундр: травяно-кустарничковые, кустарничковые, щебнистые и т. д. Помимо упомянутых выше тундровых растений здесь становятся обычными также *Empetrum nigrum*, *Minuartia macrocarpa*, *Lloydia serotina*, *Arctica nana*, *Arctous alpina*, *Antennaria dioica*, *Castilleja pallida* s. l., *Artemisia arctica*, *Agrostis kudoi*, *Oxytropis pumilio*, *Artemisia eriophora*, *P. lanata*, *Potentilla vulcanicola*, *Carex krascheninnikovii*, *Dianthus obovatus*, *Poa malacantha*, *Salix arctica*, *S. sphenophylla*, *Luzula multiflora*, *Feldia coccinea*, *Saussurea oxyodonta* и др. Довольно часто в поясе горных тундр встречаются шлаковые (а реже — щебнистые) участки со специфическим набором видов: *Stellaria eschscholtziana*, *Artemisia glomerata*, *Festuca brevissima*, *Viola avatzenschensis*, *Aster sibiricus*, *Astragalus alpinus*, *Mertensia pubescens*, *Cardamine bellidifolia*.

Растительность южного макросклона кальдеры почти не была повреждена извержением. На южном гребне кальдеры и близ него отмечены лишь небольшие пеплово-шлаковые обнажения. Исключением является обширный пустынный сектор юго-восточного склона площадью около 50 км², хорошо просматриваемый на аэрофотоснимках. Пемза отложилась здесь в результате резкого изменения направления ветра во время извержения.

В кальдере после извержения 1907 г. растительность уцелела в южной части, что было отмечено еще в 1910 г. (Конради, Кель, 1925), на склонах, обращенных к оз. Ключевому, и в долинах ручьев, стекающих в оба озера. Узкие глубокие долины, закрытые во время извержения снегом,¹ послужили убежищем для зарослей ольхового стланика, вероятно сплошь покрывавших внутренние склоны кальдеры до взрыва.

Вулканическая пустыня в кальдере представлена на склонах конуса Штюбеля, на пересеченной местности к западу от него и на внутренних склонах северной части кальдеры. Конус Штюбеля — неоднократно извергавшийся вулкан (около 3 км в диам.) с внутренним кратером (около 1.5 км в диам.) с озером. Абсолютная высота усеченного в результате взрыва конуса — около 650 м над ур. м. и относительная — около 250 м. Он имеет пологие внешние склоны, перекрытые щебнем и обломками материалов постройки конуса, т. е. материалами прошлых извержений (Влодавещ. Пийп, 1957), и почти отвесные внутренние склоны взрывного кратера. Внешние склоны эродированы временными водотоками, образовавшими радиальные ложбины. В средней части южного склона ложбины идут приблизительно через 2 м, и именно в них в основном поселяются растения. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова здесь достигает 10—20 %. Преобладают *Anaphalis margaritacea*, *Oxytropis exerta* и *Salix arctica*; последний вид образует куртины до 0.5—0.8 м в диам. Кусты ольховника достигают 1—1.5 м выс. и 1—3 м в диам. На срубленной ветви 2 см дл. и 5 см в диам. отмечено 12 годовичных колец, а на ветви около 10 см в диам. — 25 колец.

Пустынная территория к западу от конуса Штюбеля зарастает менее интенсивно. Наиболее благоприятными экотопами являются днища временных водотоков, где *Anaphalis margaritacea* местами образует почти сомкнутые группировки. В северной части кальдеры и к западу от устья р. Теплой полосой сформировались заросли ольховника высотой до 2—3 м. Стланик растет куртинами, сомкнувшимися между собой. Одна из крупных обмеренных ветвей имела диаметр основания 6.5 см, длину

¹ Последняя декада марта на Камчатке — период максимума снегонакопления; в южной части полуострова зимние осадки особенно обильны, и в узких распадках к весне могут скапливаться многометровые запасы снега.



Рис. 2. Усохший ствол каменной березы на северном наружном склоне кальдеры.
Видны куртины поселившегося ольхового стланика.

2.8 м и 21 годичное кольцо на спиле. Под пологом ольховника в вегетативном состоянии с небольшим обилием отмечены *Rhododendron camtschaticum*, *Empetrum nigrum*, *Anaphalis margaritacea*. Под опадом (мощность 3—4 см) и подстилкой (2—3 см) обнаружен маломощный слой вновь сформированной бурой супесчаной почвы на пемзе. Между зарослями ольховника и склоном кальдеры в полосе шириной 50—100 м встречены деформированные деревца *Betula ermanii* до 1 м выс., корявые, многократно изогнутые, в основании 3—5 см в диам., имеющие возраст 15—25 лет. Судя по полученным возрастным данным, эффективное заселение древесными растениями внутренней поверхности кальдеры началось в 60-х годах, т. е. через 50—60 лет после катастрофы.

Северный макросклон кальдеры представляет собой обширную вулканическую пустыню площадью более 100 км², протянувшуюся к северу на 15 км. Абсолютная высота ее понижается приблизительно от 900 до 200 м. До высоты около 500 м над ур. м. встречаются остатки берез, сохраняющиеся уже более 80 лет (рис. 2). Здесь же встречаются формирующиеся куртины ольховника. На пемзовом чехле глубиной более 1 м поселяются только единичные растения, но и их развитие лимитируется крайне неблагоприятными экологическими условиями. Стланиковая и лесная растительность встречается только в долине р. Теплой, вытекающей из кальдеры. Она, вероятно, частично сохранилась после ударного и теплового воздействия взрыва благодаря глубокому врезу долины (на 150—200 м). «Петальным» для большинства деревьев *Betula ermanii* в господствующих здесь до извержения каменноберезняках стала толщина слоя отложившейся пемзы более 30 см. При мощности отложений более 100 см возникла вулканическая пустыня. Главными факторами гибели растительности явились бомбардировка крупными (>10 см в поперечнике) кусками пемзы, вызвавшая облом кроны и повреждение коры деревьев; изменение эдафических

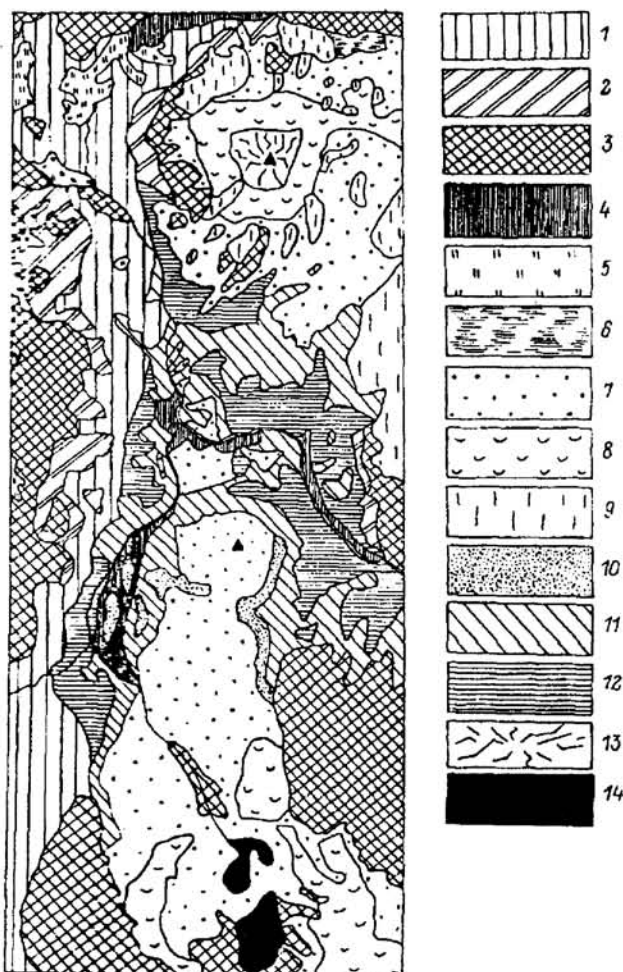


Рис. 3. Карта современной растительности.

Растительность, не подвергавшаяся существенному влиянию извержения: 1 — каменистоберезовые леса из *Betula ermanii*; 2 — каменистоберезово-ольховниковый горный комплекс (экотонный растительный комплекс, сложенный участками каменистоберезовых лесов и зарослей *Alnus fruticosa*); 3 — заросли ольховника *Alnus fruticosa*; 4 — долинный лесной комплекс (участки лесов из *Populus suaveolens* и *Salix udensis* в совокупности с веерными (*Calamagrostis purpurea*) лугами, зарослями *Salix pulchra* и с шикшино-разнотравными (*Hedysarum hedysaroides*, *Geranium eriophorum*) группировками); 5 — злаково-разнотравные луга (*Calamagrostis purpurea*, *Artemisia opulenta*, *Saussurea pseudonilesii*) и заросли кустарников (*Salix arctica*, *S. pulchra*, *Lonicera caerulea*); 6 — сырые веерно-осоковые (*Carex cryptocarpa* С. Ф. Мей., *C. vesicata*) луга (в данной статье не рассматриваются). Растительность, сформировавшаяся после извержения: 7 — пемзовые пустыни с лишайниковым покровом (*Stereocaulon* sp. sp.); 8 — пемзовые пустыни с несомкнутым покровом из горно-тундровых растений (*Diapensia obovata*, *Arctostaphylos nana*, *Minuartia macrocarpa* и др.); 9 — горные луга (*Poa malacantha*) в комплексе с куртинами *Alnus fruticosa*; 10 — пемзовые пустыни с лишайниковым покровом (*Stereocaulon* sp. sp.) и единичными молодыми деревьями *Betula ermanii*; 11 — редины *Betula ermanii* с шикшино-лишайниковым покровом; 12 — сомкнутые молодые березняки (*Betula ermanii*) с единичными деревьями, выжившими после извержения; 13 — нивальный пояс (единичные растения *Primula cuneifolia*, *Saxifraga merckii*, *Carex krascheninnikovii*, *Salix arctica*, *S. sphenophylla*); 14 — озеро.

условий вследствие вулканических отложений большой мощности (от нескольких сантиметров до нескольких метров). После извержения образовалась эксцентрическая структура поражения лесной растительности, в соответствии с мощностью отложений и размерами кусков пемзы (рис. 3). Выделено 3 зоны повреждения растительности. В зоне 1 (мощность отложений — более 100 см) растительность погибла полностью и почти сразу. На карте (рис. 3) эта зона прослеживается по контурам 7, 10, 11. Здесь образовалась вулканическая пустыня (контур 7) и началась первичная сукцессия

(контуры 10, 11). Зона 2 (мощность отложений — 100—30 см) является переходной от вулканической пустыни к частично погибшему лесу (контур 12). При мощности отложений менее 70 см здесь сохранились единичные выжившие деревья. Сукцессии в зоне 2 носят сложный характер, они являются первичными на мощных отложениях пемзы, либо имеют черты одновременно первичной и вторичной на менее мощных отложениях. В зоне 3 (мощность отложений — менее 30 см мелкой пемзы) леса в основном уцелели, в ней происходит восстановление первоначального состава и структуры лесов (контуры 1, 2, 3).

На основе анализа геоботанических материалов (Grischin et al., 1996) выделены 6 стадий первичной сукцессии: 1) поселение пионеров из сосудистых растений и мохообразных в первые годы (*Pennellianthes frutescens*, *Poa malacantha*, *Stellaria eschscholziana*, *Saxifraga merckii*, *Polytrichum juniperinum* и др.); 2) образование лишайникового ковра в первые десятилетия (доминируют *Stereocaulon grande*, *S. vesuvianum* и др.); 3) на фоне сомкнутого лишайникового покрова появление куртин *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*, образование куртин кустарничков *Empetrum nigrum*, *Salix arctica* и дерновинных злаков (*Lerchenfeldia flexuosa* и др.), и их постепенное смыкание в течение первых столетий; 4) образование ксеромезофитных травяно-кустарничковых лугов с участием кустарничков; 5) внедрение в состав лугов деревьев (*Betula platyphylla*, *B. ermanii*), постепенное увеличение размеров и продолжительности жизни деревьев, смыкание древесного яруса; 6) развитие структуры и состава климаксовых лесных сообществ. Длительность первичной сукцессии в вулканической пустыне может быть оценена периодом 1500—2000 лет, смешанной сукцессии в зоне 2—500 лет, вторичной сукцессии — около 100—150 лет.

Благодарим за консультации О. А. Брайцеву, И. В. Мелекесцева (Институт вулканической геологии и геохимии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский), а также В. Я. Черданцеву и А. Г. Микулина (Биологический институт ДВО РАН), определивших наши сборы мхов и лишайников.

Работа подготовлена в рамках проекта, поддержанного Российским фондом фундаментальных исследований (грант 96-05-64967).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
Апродов В. А. Вулканы. М., 1982. 367 с.
Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Пономарева В. В., Кирьянов В. Ю. Последнее кальдеро-образующее извержение на Камчатке (вулкан Ксудач) 1700—1800 ¹⁴С лет назад // Вулканол. и сейсмол. 1995. № 2. С. 30—49.
Влодавец В. И., Пийп Б. И. Каталог действующих вулканов Камчатки // Бюл. вулканолог. станции, № 25. 1957. С. 5—95.
Гришин С. Ю., Крестов П. В., Верховат В. П., Левус А. П. Влияние катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка, 1907 г.) на лесную растительность // Комаровские чтения. Владивосток, 1996. Вып. 43. С. 214—249.
Гультен Э. Некоторые географические заметки к карте Южной Камчатки // Изв. Геогр. о-ва. 1925. № 1. С. 33—52.
Дубик Ю. М., Меньшилов Н. А. Газогидротермальная деятельность кальдеры Ксудач // Бюл. вулканолог. станции. 1971. № 47. С. 40—43.
Камчатка, Курильские и Командорские острова. М., 1974. 440 с.
Комаров В. Л. Путешествие по Камчатке в 1908—1909 гг. // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского, снаряженная при содействии Императорского Русского географического общества. Бот. отд. М., 1912. Вып. 1. С. 1—456.
Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. М.—Л., 1940. Вып. 1. С. 5—52.
Конради С. А., Келль Н. Г. Геологический отдел Камчатской экспедиции 1908—1911 гг. // Изв. Геогр. о-ва. 1925. № 1. С. 3—32.

- Мелекесцев И. В., Сулержицкий Л. Д. Вулкан Ксудач (Камчатка) за последние 10 тыс. лет // Вулканол. и сейсмолог. 1987. № 4. С. 28—39.
- Микулин А. Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток, 1990. 128 с.
- Морозов А. И. Кальдера-вулкан Ксудач // Природа. 1948. № 10. С. 62—64.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1996. Т. 1—8.
- Bursik M., Melekestsev I. V., Braitseva O. A. Most recent fall deposits of Ksudach volcano, Kamchatka, Russia // Geophys. Res. Letters. 1993. Vol. 20. N 17. P. 1815—1818.
- Grishin S. Yu. The boreal forests of north-eastern Eurasia // Vegetatio. 1995. Vol. 121. P. 11—21.
- Grishin S. Yu., del Moral R., Krestov P. V., Verkhovskiy V. P. Succession following the catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907) // Vegetatio. 1996. Vol. 127. P. 129—153.
- Hulten E. The plant cover of southern Kamchatka // Arc. bot. 1974. Vol. 7. N 2—3. P. 181—257.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Университет штата Вашингтон
Сиэтл, США

Получено 10 I 1994

SUMMARY

Some results of the investigation of recovery of vegetation on volcanic deposits after Ksudach eruption (Kamchatka, 1907), including caldera and the zone of total devastation of vegetation, are presented. They are illustrated by the list of plant species colonizing the devastated area.

УДК 581.134.8 : 582.475

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 6

© Н. Т. Кищенко, Т. А. Шуляковская

ДИНАМИКА УГЛЕВОДОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PICEA* (PINACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

I. T. KISCHENKO, T. A. SHULYAKOVSKAYA. CARBOHYDRATE DYNAMICS IN THE SPECIES OF *PICEA* (PINACEAE) UNDER THE INTRODUCTION CONDITIONS

При изучении динамики основных углеводов в хвое некоторых интродуцентов рода *Picea* (в ботаническом саду Петрозаводского университета) установлено, что изменение содержания различных фракций углеводов связано со сменой фенологических фаз. Обнаружены четкие изменения содержания крахмала, фруктозы и олигосахаридов в период прекращения вегетации и наступления глубокого покоя. Выявлены сходство и различия в динамике содержания изучаемых фракций углеводов в хвое аборигенного (*P. abies*) и интродуцированных видов.

Перспективность интродукции многолетних растений, в том числе хвойных, в зоны с довольно суровым климатом во многом определяется степенью их зимостойкости. Подобные реакции растений можно охарактеризовать целым рядом показателей, одним из которых является динамика углеводного обмена в течение года.

Цель данной работы — изучение динамики содержания углеводов в хвое аборигенного и интродуцированных видов рода *Picea*.

Материал и методика

Исследования проводили в ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенного на северном берегу Петрозаводской губы Онежского оз. (средняя подзона тайги, 61°47' с. ш.), в течение 2 лет. Тип почвы — гумусово-железисто-иллювиальный подзол (рН 4.7). Объектами исследований служили