

УДК 581.526.425 (571.66)

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТЕРМАЛЬНЫХ ПОЛЕЙ КАЛЬДЕРЫ ВУЛКАНА УЗОН (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

В. Ю. Нешатаева, А. О. Пестеров, А. П. Кораблев

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Приведена геоботаническая характеристика растительных сообществ и группировок термальных полей в кальдере вулкана Узон, расположенной на территории Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. В термофильных сообществах встречаются редкие и охраняемые виды сосудистых растений, мхов, печеночников и лишайников. Растительный покров термальных местообитаний высокоспецифичен и резко отличается от растительности фоновых местообитаний. Для него характерны: высокое ценотическое разнообразие, значительная флористическая неоднородность и сложная горизонтальная структура. Выявлены закономерности размещения растительных сообществ и группировок. Составлены крупномасштабные геоботанические планы термальных местообитаний. На термальных полях выражена микропоясная структура растительного покрова, связанная с градиентом температуры и характером увлажнения субстрата. Микропояса в большинстве случаев расположены концентрически, иногда наблюдается мозаичная микроструктура растительного покрова. Число видов в фитоценозах и общее проективное покрытие возрастают от центра термального поля к периферии.

К л ю ч е в ы е с л о в а: термофильная растительность, структура растительного покрова, кальдера Узон, Камчатка.

V. Yu. Neshataeva, A. O. Pesterov, A. P. Korablyov. PLANT COMMUNITIES OF THE HOT SPRING SURROUNDINGS IN THE UZON VOLCANO CALDERA (EASTERN KAMCHATKA)

The species composition and community structure of rare plant communities and aggregations of the Uzon caldera thermal fields (Kronotsky Biosphere Reserve) were characterized. Several rare and endangered species of vascular plants, mosses, liverworts and lichens were common in the habitats. The horizontal plant cover structure was studied, some micro zones of thermophilic plant communities were distinguished. The arrangement patterns of the plant communities were revealed. The large-scale vegetation maps of the thermal fields were compiled.

K e y w o r d s: thermophilous plant communities, vegetation cover structure, Uzon caldera, Kamchatka

В районах современного вулканизма на п-ове Камчатка широко распространены гидротермальные проявления, представленные многочисленными группами термальных ис-

точников. Своеобразие растительного покрова термальных местообитаний отмечали многие исследователи. Общие сведения о флоре термальных местообитаний Камчатки приводят

О. А. Чернягина [2000] и В. В. Якубов [2010]. В настоящее время имеются литературные данные о флоре и растительности ряда термальных источников Центральной, Южной и Восточной Камчатки [Липшиц, 1936; Трасс, 1963; Hultén, 1974; Рассохина, Чернягина, 1982; Якубов, 1996; Нешатаева и др., 1997, 2005; Самкова, 2007 и др.]. В то же время их уникальные фитоценозы до настоящего времени оставались очень слабо изученными. Первые упоминания о специфическом видовом составе растительности термальных полей Узона имеются в работах В. Л. Комарова [1912, 1940] и С. Ю. Липшица [1936]. Первая характеристика термальной растительности кальдеры приведена по материалам геоботанической экспедиции Ленинградского университета 1974–1978 гг. [Науменко и др., 1986; Растительность..., 1994]. Сосудистые растения кальдеры изучены В. В. Якубовым [1996, 2010]. По материалам Камчатских геоботанических экспедиций БИН РАН на Узоне выявлено 80 видов мхов и 37 видов печеночников [Кузьмина, 2010; Потемкин и др., 2011].

В последние годы Узон-Гейзерный геотермальный район испытывает значительные рекреационные нагрузки, связанные с активным посещением туристами и многочисленными экскурсионными группами. Наиболее уязвимыми к антропогенным нагрузкам являются уникальные фитоценозы термальных полей. В связи с этим возрастает необходимость проведения комплексных флористических и геоботанических исследований.

Природные условия района исследований

Кальдера Узон расположена в 180 км к северу от г. Петропавловск-Камчатский (между 54°5' и 54°12' с. ш. и между 160°00' и 160°15' в. д.) на территории Кроноцкого государственного заповедника. Кальдера приурочена к западной части Узон-Гейзерной вулканотектонической депрессии Восточного вулканического пояса Камчатки. Узон-Гейзерный геотермальный район является крупнейшим на Камчатке районом высокотемпературных гидротерм. Размеры кальдеры Узон составляют 9 x 12 км, она находится на абсолютных высотах 650–700 м над уровнем моря. Кальдера представляет собой впадину с относительно плоским дном, где расположены озера, термальные поля, термальные источники и грязевые котлы. В ней берут начало многочисленные речки и ручьи. С юга, запада и севера она окружена высоким кольцевым уступом, представляющим собой крутые стенки, относительная вы-

сота которых составляет от 300 до 900 м. Кольцевой уступ отграничивает площадь, составляющую около 110 км² [Леонов и др., 1991].

По климатическому районированию Камчатки кальдера Узон относится к району юго-восточного побережья Восточной приморской подобласти Камчатской климатической области. Климат района морской, влажный, отличается мягкой зимой и теплым летом. Характерны обильные осадки, мощный снежный покров, большое количество дней с низкой облачностью и туманом. Среднегодовая температура воздуха +1,9 °С, годовая амплитуда температур 20–25°. Средняя температура января –7,5 °С, абсолютный минимум –25,1 °С. Средняя температура августа +13 °С, абсолютный максимум +30,7 °С. Среднегодовое количество осадков 1240 мм. Высота снежного покрова 1,5–2 м, в низинах и долинах выше 3 м. Период залегания снежного покрова в среднем 193 дня (с начала ноября до третьей декады мая). Безморозный период продолжается в среднем 148 дней. Вегетационный период (со среднесуточной температурой выше 5 °С) – 136 дней [Кондратюк, 1974; Науменко и др., 1986].

Возраст кальдеры около 40 тыс. лет [Леонов, Гриб, 2004]. В историческое время здесь происходили извержения только фреатического (газового) типа, связанные с перегретыми термальными водами. В результате фреатических извержений образовались термальные озера и грифоны крупных термальных источников. Своеобразное геологическое строение кальдеры Узон, в которой молодые рыхлые водопроницаемые горные породы окружены более древними слабопроницаемыми породами, обусловило формирование особой гидрогеологической структуры, в которой идет накопление подземных вод [Леонов, 1989]. В широтном направлении кальдера рассечена тектоническими разломами, по которым на поверхность выходят термальные воды. Гидротермальные проявления выражены на участке протяженностью около 3 км и шириной 200–400 м. Здесь наблюдается высокое разнообразие их форм: мини-гейзеры, пульсирующие источники, термальные озера и ручьи, грязевые вулканчики, газопаровые струи, фумаролы, парящие земли, бессточные воронки, грязевые котлы, кипящие грифоны и др. Температура источников 45–96 °С. Максимальная температура вод и газопаровых струй 98 °С. Суммарный вынос тепла составляет 70 тыс. ккал/с [Леонов и др., 1991]. В северо-восточном секторе кальдеры выделяются пять обширных термальных полей: Восточное, Озерное (Фумарольное), Западное, Северное и

Южное. Крупнейшим из них является Восточное термальное поле, протянувшееся на 1,5 км в широтном направлении. Между Восточным и Северным полем расположен ряд менее крупных термальных полей: Цепочка, Оранжевое, Восьмерка, Крайнее. Здесь наблюдается широкий спектр гидрохимических типов термоминеральных вод – от высокотемпературных хлоридно-натриевых, имеющих высокое содержание рудных элементов – мышьяка, сурьмы, ртути, а также примесь золота и серебра, до типичных нефтяных вод сульфатно-хлоридно-кальциевого состава, сероводородсодержащих минеральных вод типа «боржоми» и обычных углекислых вод типа нарзанов. Всего в Узон-Гейзерном геотермальном районе обнаружено свыше 100 минеральных соединений [Карпов, 1998; Карпов и др., 2008].

Растительность кальдеры Узон

В системе геоботанического районирования Камчатки [Нешатаева, 2009] Узон-Гейзерный район относится к Восточному вулканическому округу Восточной вулканической провинции Камчатской листовенной подобласти Евразийской таежной области. Высотно-поясная (орозональная) растительность представлена стланиковыми сообществами с преобладанием кедрового (*Pinus pumila*) и ольхового (*Alnus fruticosa*) стлаников на склонах бортов кальдеры и на дренированных увалах в окрестностях термальных полей и по берегам озер Дальнее, Центральное, Фумарольное. В переувлажненных местообитаниях по окрайкам болот, берегам речек и ручьев встречаются заросли ивы параллельножилковой (*Salix pulchra* subsp. *parallelinervis*). Лесная растительность представлена внепоясными инверсионными островными каменноберезовыми рощами на холмах и увалах по периферии термальных полей. Каменноберезняки встречаются только в восточной части кальдеры, в окрестностях Восточного, Западного, Оранжевого и Фумарольного термальных полей. Для них характерна флористическая неполночленность сообществ. Произрастание островных каменноберезняков в поясе стлаников и горных тундр обусловлено благоприятными температурными условиями, что связано с подогревом почвы близко залегающими очагами подземного тепла.

На дренированных местообитаниях, склонах и вершинах увалов, бортах кальдеры широко распространены сообщества кустарничковых тундр. Они представлены шикшево-голубичными, филлодоцевыми, разнотравно-кустарничковыми и лишайниково-кустарничковыми со-

обществами дренированных равнин и пологих склонов. Низинные и переходные болота представлены осоково-вейниковыми, осоково-гиновыми, осоково-сфагновыми и кустарничко-сфагновыми сообществами. Луговая растительность представлена высокотравными лугами с преобладанием крестовника коноплелистного (*Senecio cannabifolius*) и шеломайника (*Filipendula camtschatica*) и разнотравными лугами с участием видов мезофильного разнотравья: *Geranium erianthum*, *Saussurea pseudotilesii*, *Thalictrum minus*, *Solidago spiraeifolia*, *Galium boreale*, *Chamerion angustifolium*, *Lilium debile*, *Artemisia opulenta* и др.

Характерной особенностью растительного покрова термальных полей кальдеры Узон являются своеобразные термофильные растительные сообщества и группировки, до настоящего времени изученные очень слабо [Нешатаева и др., 2009].

Материалы и методы

Исследования проводили в августе-сентябре 2009–2012 гг. методом линейных трансект, пересекающих термальные поля вдоль температурного градиента (от центра к периферии). На 7 сплошных линейных трансектах общей протяженностью 208 м закладывали учетные площадки размерами 50 x 50 см, расположенные подряд (всего 312), без интервалов между ними. На площадках проводили детальный учет видового состава сосудистых растений, мхов, печеночников и лишайников, определяли проективное покрытие каждого вида, процент ветоши, обнаженного грунта, открытой воды. Через каждые 50 см измеряли температуру корнеобитаемого слоя почвы на глубине 5 см. При помощи рулетки и мерного шнура проведена глазомерно-инструментальная съемка растительного покрова ключевых участков (в масштабе 1 : 200 и 1 : 250) с поконтурным описанием растительных группировок. В пределах каждой микрогруппировки заложены почвенные прикопки глубиной 25–30 см и выполнены морфологические описания верхних почвенных горизонтов. Координаты пробных площадей и трансект и высоту над уровнем моря определяли с помощью навигатора GPS Garmin III Plus.

В камеральный период были составлены фитоценотические таблицы, уточнены видовые списки сосудистых растений, мохообразных и лишайников. При камеральной обработке смежные площадки со сходной растительностью объединяли в единые контуры для дальнейшего анализа структуры растительного покрова. Микропояса растительности выделяли по соотно-

шению проективного покрытия видов сосудистых растений, мхов, печеночников и лишайников (в процентах). В результате были выделены различные типы микропоясов и составлены геоботанические планы в масштабе 1: 200. Названия видов сосудистых растений приведены по В. В. Якубову и О. А. Чернягиной [2004]; мхов – по М. С. Игнатову с соавт. [Ignatov et al., 2006]; печеночников – по А. Д. Потемкину и Е. В. Софроновой [2009], лишайников – по Santesson et al. [2004] и Esslinger [2011].

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований была детально охарактеризована микропоясная структура растительного покрова на четырех ключевых участках, заложенных в пределах Восточного, Оранжевого и Фумарольного термальных полей в различных типах термальных местообитаний.

Ключевой участок № 1. Осоковое термальное болото близ оз. Сульфидное, у подножия холма Тридимитовая горка (Восточное термальное поле). Площадь урочища 1500 м². Высота 660 м над уровнем моря. Превышение термального поля над кипящим грифоном источника – 65 см. На трансекте протяженностью 64 м заложено 128 учетных площадок. От периферии к центру термального поля в растительном покрове выражены 13 микропоясов (табл. 1, рис. 1): 1) шикшево-дереново-майниковый (*Empetrum nigrum* + *Chamaepericlymenum suecicum* + *Maianthemum dilatatum*); 2) осоково-майниково-дереновый (*Carex cryptocarpa* + *Maianthemum dilatatum* + *Chamaepericlymenum suecicum*); 3) спиреево-дереновый (*Spiraea beauverdiana* + *Chamaepericlymenum suecicum*); 4) осоковый (*Carex rariflora* subsp. *pluriflora*); 5) дерено-спиреево-осоковый (*Chamaepericlymenum suecicum* + *Spiraea beauverdiana* + *C. rariflora* subsp. *pluriflora*); 6) росянково-сфагновый (*Drosera rotundifolia* + *Sphagnum riparium*); 7) росянково-политриховый (*Drosera rotundifolia* + *Polytrichum jensenii*); 8) гигрофильно-моховой (*Warnstorfia fluitans*); 9) политрихово-сфагновый (*Polytrichum jensenii* + *Sphagnum balticum*); 10) осоково-вейниковый (*Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* + *Calamagrostis purpurea*); 11) кипрейно-вейниковый (*Chamerion angustifolium* + *Calamagrostis purpurea*); 12) печеночниковый (*Cephalozia bicuspidata*, *Cladopodiella fluitans*); 13) ситниковый (*Juncus filiformis*). Окружение термального поля: вейниково-осоковое низинное болото и высокотравные камменноберезняки на окружающих холмах.

Ключевой участок № 2. Сухая сольфатарная воронка в 100 м к югу от Оранжевого термального поля. Высота 665 м над уровнем моря. Площадь 500 м². Хорошо дренированное местообитание. Превышение краев округлой котловины над отверстием выхода газовой струи сольфатара около 70 см. Температура корнеобитаемого слоя от 14 °С до 23,5 °С. По особенностям растительного покрова на ключевом участке выделено 7 концентрических микропоясов (табл. 2, рис. 2): 1) лишайниковые ковры из *Cladonia vulcanii*; 2) моховые ковры из пионерных мхов *Niphotrichum ericoides* + *Polytrichum piliferum* + *Ceratodon purpureus*; 3) печеночниковые ковры (*Marsupella funckii* + *Nardia japonica*); 4) спиреевый (*Spiraea beauverdiana*); 5) ерниковый (*Betula exilis*); 6) голубичный (*Vaccinium uliginosum*); 7) шикшевый (*Empetrum nigrum*). Окружение: кустарничковая тундра с участками кедрового стланика, фрагменты разреженных камменноберезняков по периферии термального поля.

На Оранжевом термальном поле описаны бордюры (микропояса) вокруг грифонов, образованные монодоминантными сообществами *Spiraea beauverdiana*, *Eleocharis kamtschatica*, *Juncus beringensis* и др.

Ключевой участок № 3. Осоково-вейниковый термальный луг на берегу горячего ручья, вытекающего из оз. Утиное (Восточное термальное поле). Высота 659 м над уровнем моря. Площадь 680 м². Температура корнеобитаемого слоя от 22 °С до 46 °С. Превышение над уровнем термального ручья незначительное, участок ровный. При продвижении от берега ручья к центру лужайки в растительном покрове отмечено 7 микропоясов (табл. 3): 1) болотницевый (*Eleocharis kamtschatica*); 2) болотницево-полевичевый (*Eleocharis kamtschatica* + *Agrostis geminata*); 3) полевичевый (*Agrostis geminata*); 4) цикutowый (*Cicuta virosa*); 5) осоково-сабельниковый (*Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* + *Comarum palustre*); 6) болотницево-вейниковый (*Eleocharis kamtschatica* + *Calamagrostis purpurea*); 7) вейниковый (*Calamagrostis purpurea*). Подобные термальные сообщества были впервые отмечены на Узоне В. Л. Комаровым [1940] под названием «ключевые лужайки».

На трансектах, заложенных на ключевом участке, отмечены облигатные термофилы, занесенные в Красную книгу Камчатки [2007]: череда камчатская (*Bidens kamtschatica*), болотница камчатская (*Eleocharis kamtschatica*) и ужовник тепловодный (*Ophioglossum vulgatum* var. *thermale*). Окружение: вейниково-осоковое низинное болото по берегам термального ручья.

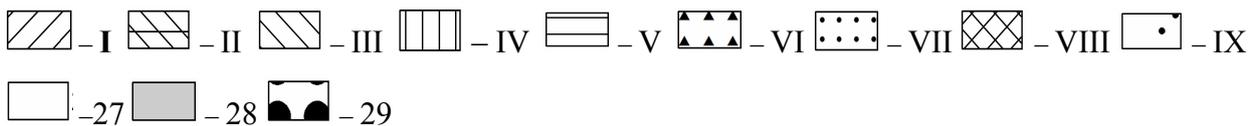
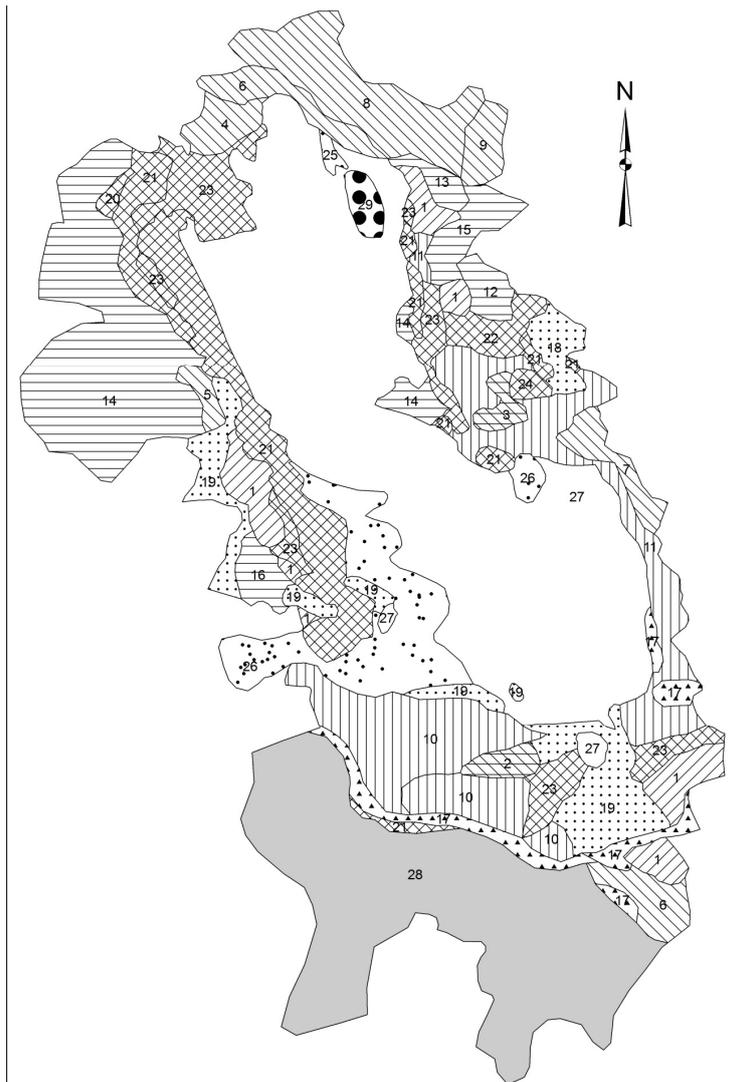


Рис. 1. План растительного покрова термального болота (ключевой участок №1). Масштаб 1 : 250.

Условные обозначения. I Кустарниковые сообщества: 1 – спиреевые сообщества (*Spiraea beauverdiana*). II Кустарничковые сообщества: 2 – шикшево-голубичные сообщества (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*); 3 – дереново-голубичные сообщества (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Vaccinium uliginosum*). III Высокотравные и разнотравные сообщества: 4 – осоково-сабельниковые сообщества (*Carex rariflora ssp. pluriflora*, *Comarum palustre*); 5 – осоково-кипрейные сообщества (*Carex rariflora ssp. pluriflora*, *Chamerion angustifolium*); 6 – кипрейные сообщества (*Chamerion angustifolium*); 7 – ирисовые сообщества (*Iris setosa*); 8 – высокотравные сообщества (*Filipendula kamtschatica*, *Senecio cannabifolia*); 9 – вейниковые сообщества (*Calamagrostis purpurea*). IV Низкотравные сообщества: 10 – дереново-майниковые сообщества (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum*); 11 – дереновые сообщества (*Chamaepericlymenum suecicum*). V Осоковые сообщества: 12 – голубично-осоковые сообщества (*Vaccinium uliginosum*, *Carex rariflora ssp. pluriflora*); 13 – дереново-осоковые сообщества (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Carex rariflora ssp. pluriflora*); 14 – осоковые сообщества (*Carex rariflora subsp. pluriflora*); 15 – осоково-княжениковые сообщества (*Carex rariflora ssp. pluriflora*, *Rubus arcticus*); 16 – подбелово-осоковые сообщества (*Andromeda polifolia*, *Carex rariflora ssp. pluriflora*). VI Ситниковые сообщества: 17 – ситниковые сообщества (*Juncus filiformis*). VII Политриховые сообщества: 18 – сфагново-политриховые ковры (*Sphagnum fimbriatum*, *Polytrichum jensenii*); 19 – осоково-политриховые сообщества (*Carex rariflora ssp. pluriflora*, *Polytrichum jensenii*). VIII Сфагновые сообщества: 20 – сфагновые ковры (*Sphagnum fimbriatum*, *S. balticum*); 21 – сфагновые ковры с участком *Drosera rotundifolia*; 22 – спиреево-сфагновые сообщества (*Sphagnum fimbriatum*, *S. balticum*); 23 – осоково-сфагновые сообщества (*Carex cryptocarpa*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. balticum*); 24 – подбелово-сфагновые сообщества (*Andromeda polifolia*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. balticum*). IX Сообщества печеночников: 25 – гигрофильно-моховые сообщества; 26 – осоково-печеночниковые сообщества (*Carex rariflora ssp. pluriflora*, *Calypogeia muelleriana*, *C. sphagnicola*, *Cephalozia bicuspidata*). Участки, лишенные растительного покрова: 27 – озера; 28 – термальные поля; 29 – отложения серы.

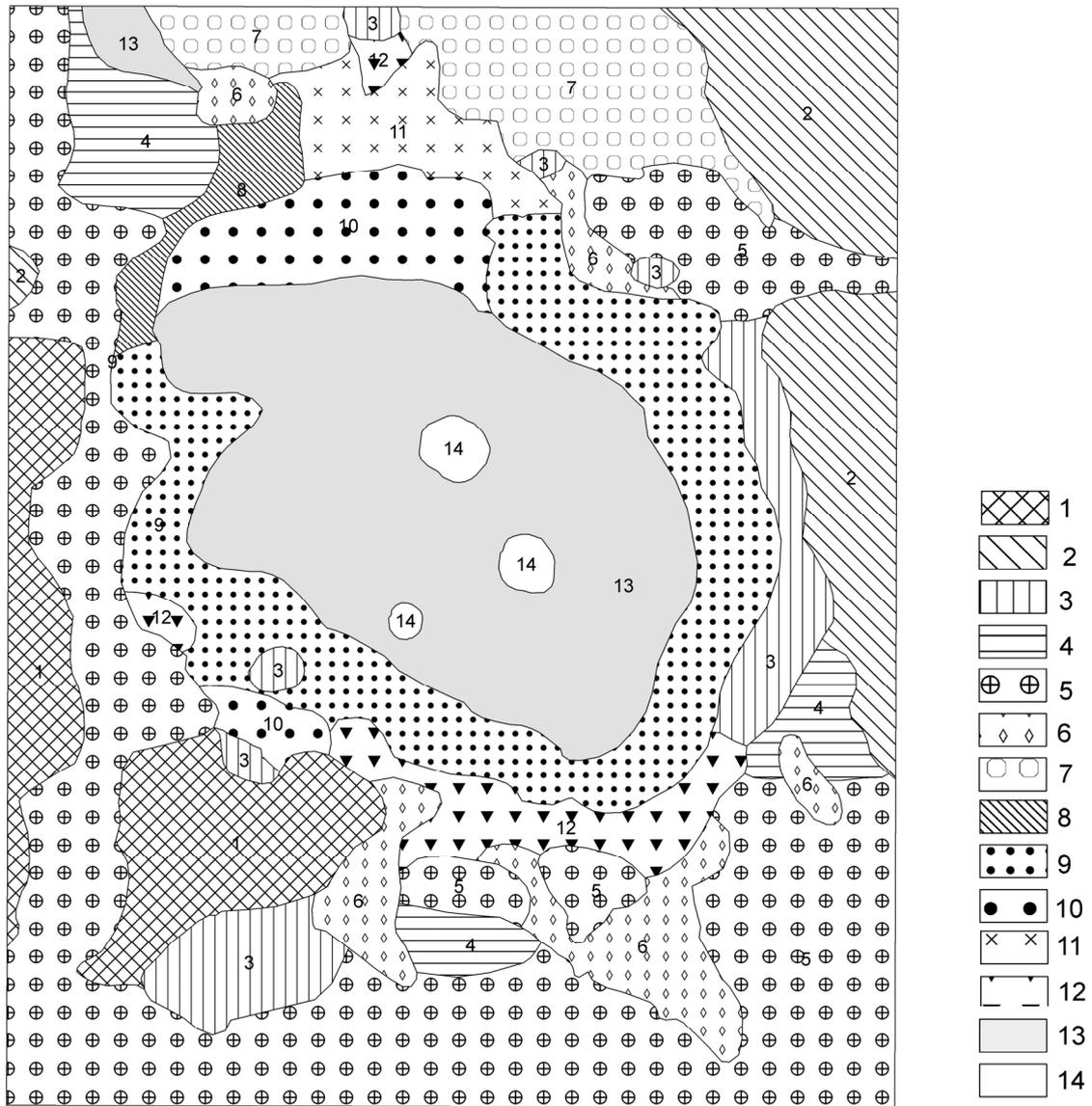


Рис. 2. План растительного покрова сухой сольфатарной воронки (ключевой участок № 2). Масштаб 1 : 200.

Условные обозначения. Леса: 1 – каменноберезняки. Кустарниковые и стланиковые сообщества: 2 – кедровые стланики; 3 – сообщества *Spiraea beauverdiana*; 4 – ерниковые сообщества из *Betula exilis*. Кустарничковые сообщества: 5 – сообщества *Vaccinium uliginosum*; 6 – сообщества *Loiseleuria procumbens*; 7 – сообщества *Empetrum nigrum*. Лишайниковые сообщества и группировки: 8 – сообщества кустистых лишайников (*Cetraria islandica*, *Cladonia crispata*); 9 – сомкнутые сообщества *Cladonia granulans*; 10 – группировки *Cladonia granulans*. Моховые группировки: 11 – группировки *Codiophorus fascicularis*, *Niphotrichum ericoides*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*. Группировки печеночников: 12 – группировки *Marsupella funckii*, *M. spruce*. Участки, лишенные растительного покрова: 13 – участки, лишенные растительного покрова; 14 – сольфатарные воронки.

Ключевой участок № 4. Орляковое сообщество на южном склоне холма близ оз. Утиное (Восточное термальное поле). Высота 660 м над уровнем моря. Площадь 700 м². Температура корнеобитаемого слоя от 18 °С до 34 °С. В центре ключевого участка расположена воронка грязевого котла, у подножья холма протекает термальный ручей. Превышение верхнего участка термального поля над уровнем ручья около 1 м. От верхней части склона холма до термального ручья отмечено шесть микропоясов

(табл. 4): 1) орляковый (*Pteridium aquilinum*); 2) спиреево-орляковый (*Spiraea beauverdiana* + *Pteridium aquilinum*); 3) лишайниковый (*Cladonia vulcanii* + *Placynthiella icmalea*); 4) вейниковый (*Calamagrostis purpurea*); 5) печеночниково-моховой (*Cephalozia bicuspidata* + *Warnstorfia exannulata*); 6) болотницевый (*Eleocharis kamtschatica*). Окружение: в верхней части склона холма – каменноберезняк орляковый, по берегу термального ручья – чистые заросли вейника пурпурного.

Окончание табл. 1

МЛЯ, общее покрытие, %	75	100	95	97	100	99	100	100	80	85	90	95	90	95	60	30	1	<1	<1	+
	75	100	95	97	100	98	100	100	80	85	90	95	90	95	60	30	1	<1	<1	+
ОПП мхов	5		1-2	1	5	5	5	5	5-10		7	1-5	5	1-6	4-8					
Мощность моховой дернины, см	20	80	90	97	98	98	100	100	80	40	+	35	5	+	2					
<i>Warnstorfia fluitans</i>	10	<1								+	+	30	50	88	93	50	30	<1		
<i>Polytrichum jensenii</i>					1	+		+	<1	40	90	20	20	2	10	2	+			
<i>Sphagnum balticum</i>	10	10	5									5								
<i>Gymnoscolea inflata</i>	35	10	+	<1																
<i>Sphagnum riparium</i>																				
<i>Straminergon stramineum</i>																				
<i>Cladopodiella fluitans</i>	+	+								+					+	+	+	1	<1	+

Примечание. На площадках также были встречены: *Carex middendorffii* – 2 (+); *Salamagrostis rigrurea* – 4 (+); *Salurogeia sphagnicola* – 9 (+); *Pohlia nutans* – 15 (7); *Gymnoscolea inflata* – 16 (+); *Sphagnum balticum* – 6 (+). ОПП – общее проективное покрытие, ТКА – травяно-кустарничковый ярус, МЛЯ – мохово-лишайниковый ярус.

Таблица 2. Термальное поле № 2, сухая сольфатарная воронка. Профиль 3

Номера пикетов	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Расстояние от нулевого пикета	0,5	1	1,5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Температура, °С	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	15	15	15	15	16	16
Покрывание обнаженного субстрата		10	5	10	25	25	20	23	20	30	20	60					
Покрывание ветоши	55	25	5	20	13	2	13	+	+	+	1	+					
ТКЯ, общее покрывание, %	65	65	6	47	15	1	1	2	6	2	1						
Высота 1-го подъяруса	17	10	2	3	3	2	1	3	7	10	3						
Высота 2-го подъяруса	8																
<i>Empetrum nigrum</i>	20	55	6	45	15												
<i>Spiraea beauverdiana</i>	6	3		1	+					+	<1						
<i>Betula exilis</i>	4			+													
<i>Vaccinium uliginosum</i>	35	2															
<i>Loiseleuria procumbens</i>	+	1															
<i>Betula ermanii</i> , всходы	1	3	+	+	<1	1	1	2	6	2	+						
<i>Chamerion angustifolium</i>		3		2													
МЛЯ, общее покрывание, %	+	20	60	27	48	75	66	77	99	51	73	21	+	21	3		
ОПП мхов, %	+	20	60	25	47	75	65	75	75	25	1	+	+	1			
<i>Pohlia</i> sp.						+	+	+	+	5	1						
<i>Codiophorus fascicularis</i>		18	1	+		+	+										
<i>Niphotrichum ericoides</i>			4	4	2	2	5	10	2	<1							
<i>Polytrichum piliferum</i>		2	1	5	15	7	5	20	35	2							
<i>Racomitrium lanuginosum</i>			<1	+				+									
<i>Marsipella funckii</i>		+	30	15	10	30	25	40	50			+	+	1			
<i>Marsipella sprucei</i>					20	35	30	5									
<i>Nardia japonica</i>			25	1	<1	+	+	+	+								
ОПП лишайников, %			+	2	1	+	1	2	24	26	72	21		20	3		
<i>Cladonia crispata</i>								+	1	3	3	+		+			
<i>Cladonia vulcanii</i>						+	+	+	15	22	69	21		20	3		
<i>Dibaeis baeomyces</i>				2	1	+	1	2	8	1							
<i>Placynthiella icmalea</i>														+			
Номера пикетов	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
Расстояние от нулевого пикета	10	10,5	15,5	16	17	17,5	18	18,5	19	19,5	20	20,5	21	22	24		
Температура, °С	17	17	14	14	14,5	14	14	14	14	14	14	14	13,5	13	13		
Покрывание обнаженного субстрата											5	3					
Покрывание ветоши											10	12					
ТКЯ, общее покрывание, %									2	6	28	30	80				
Высота 1-го подъяруса											6	13	22				
<i>Empetrum nigrum</i>											+	2	10				
<i>Spiraea beauverdiana</i> , всходы									2								
<i>Betula exilis</i>												12	65				
<i>Vaccinium uliginosum</i>										2	18	15	5				
<i>Loiseleuria procumbens</i>										4	10	2					
МЛЯ, общее покрывание, %			2	28	98	100	77	81	45	40	45	44	12				
ОПП мхов, %						5	55	80	45	40	10						
<i>Pohlia</i> sp.						5	1		+	20	5						

Таблица 4. Термальное поле № 4, южный склон холма у оз. Утиное. Профиль 6

Номера пикетов	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
Расстояние от нулевого пикета	0	1	1,5	2	2,5	3	3,5	4	4,5	5	5,5	7,5	8	8,5	9	9,5	12	13	14	14	15	16	18	18	19	
Температура, °С											100		2													
Покрытие обнаженного субстрата						2			30				2		15											
Покрытие ветоши	40	30	30	45	35	30	25	55	50	9			25	45	25											
ОПП водорослей									15	+							40	60	8		30	30	25	55	30	
ТКЯ, общее покрытие, %	65	70	65	55	65	70	75	45	2				40	55	35								2	2	+	
Высота 1-го подъяруса, см	53	55	60	55	50	45	50	55	10				30	40	35								+	70	45	70
Высота 2-го подъяруса, см	14	30	20	15	22	20	18	20					7	19	20									25	20	15
<i>Pteridium aquilinum</i>	65	63	60	50	35	50	65	35	2				28	22	3											
<i>Sphagnum auriculatum</i>	10	20	12	5	35	25	25	30	<1				12	33	32											
<i>Carex pan-heurckii</i>	1	4	8	4			<1	+																		
<i>Maianthemum dilatatum</i>	1																									
<i>Salimagrostis purpurea</i>																										
<i>Chamaepericyclumenum</i>																										
<i>Carex tariflora ssp. pluriflora</i>																										
<i>Carex sputocarpa</i>																										
Моховой ярус, покрытие, %			+			+			10	10		15			8	+										
<i>Bryum</i> sp.		+																								
<i>Solenostoma vulcanicola</i>									10	1	15				8	+										
<i>Dicranella</i> sp.									+		+															
<i>Warnstorffia pseudostriaminea</i>																										
<i>Seppliozia bicuspidata</i>																										
ОПП лишайников, %			+	1	1	9	2	7	1			41	39	12	11	+										
<i>Cladonia vulcani</i>						5	4	2	7			26	16	10	1	+										
<i>Placynthiella icmalea</i>						1	1	4	2			15	23	2	10											
Номера пикетов	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	
Расстояние от нулевого пикета	19	19,5	20	20,5	21	21,5	22	23	24	24,5	25	26	26,5	27	27,5	28	30,5	31	31,5	32	32,5	33	33,5	34	35	
Температура, °С	19	18	19	19		18	20	21	23	22	24	24	25	26	35	33	32	31	31	29	25	24	23	23		
Покрытие обнаженного субстрата																										
Покрытие воды, %	5	6	15		Руч.	65										16	Руч.	75	1							
Глубина воды, см						50										6										
Покрытие ветоши	30	30	25			5	30	60	40	20	30	50	45	35	47											
Грунт + водоросли, %																										
Водоросли + Вактерии, %																										
ОПП водорослей	25	10	7					1		5		+	20	40	45	25	15							20	20	
ТКЯ, общее покрытие, %	70	65	60	20	30	70	40	65	80	70	50	50	50	50	12									7	25	20
Высота 1-го подъяруса, см	25	35	20			20	25	20	25	40	45	40	35	30	28									5	11	10
<i>Salimagrostis purpurea</i>	70	65	60	20		30	70	45	60	80	70	50	55	50	12									1	1	2
Моховой ярус, покрытие, %		+				+			4	15	2	+	12	15											85	65
<i>Bryum</i> sp.																										
<i>Dicranella</i> sp.																										
<i>Warnstorffia cf. fluitans</i>									4	15																
<i>Seppliozia bicuspidata</i>		+									2	+	12	15												
ОПП лишайников, %																										
<i>Placynthiella icmalea</i>																										

Примечание. Руч. – термальный ручей.

В окрестностях Восточного термального поля широко распространены крупнопоротниковые сообщества с преобладанием орляка (*Pteridium aquilinum*). На южном склоне холма, у восточного подножья холма Тримитовая горка описана мезофильная орляковая лужайка. Высота 661 м над уровнем моря. Площадь 400 м². Сомкнутое крупнопоротниковое сообщество, общее проективное покрытие 95 %. В травяном ярусе доминирует *Pteridium aquilinum* (проективное покрытие 90 %). Обильны также вейник *Calamagrostis purpurea* (20 %), шиповник *Rosa amblyotis* (7 %), *Artemisia opulenta* (5 %), *Geranium erianthum* (5 %), *Carex* sp. (5 %).

На Фумарольном поле и по берегам оз. Фумарольное описаны термофильные сообщества и группировки с участием облигатных термофитов *Eleocharis uniglumis* (новый вид для Кроноцкого заповедника), *Lycopus uniflorus*, *Fimbristylis ochotensis*, *Bidens kamtschatica* и *Drosera rotundifolia*.

Влияние термальных источников на растительный покров проявляется на сравнительно небольших по площади территориях, что неоднократно отмечалось различными авторами [Манько, Сидельников, 1989; Нешатаева и др., 1997, 2005; Ohba, 1975; Самкова, 2007, и др.]. Структура растительного покрова термальных местообитаний зависит от температуры почвы, увлажнения, pH, состава почв и термальных вод. Установлено, что горизонтальная и вертикальная структура растительного покрова закономерно изменяются от центра термальных полей к их периферии. Это явление было впервые описано Х. Х. Трассом [1963] в Долине гейзеров под названием «микрзоны растительности». По нашему мнению, территориальные единицы растительного покрова термальных местообитаний следует рассматривать как микрогруппировки, в частности, как микропоясные ряды в понимании С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко [1972]. Микропоясная структура растительного покрова термальных полей была описана для Нижне-Кошелевских источников в окрестностях вулкана Кошелева [Нешатаева и др., 1997], Дачных горячих источников в окрестностях Мутновского вулкана [Нешатаева и др., 2005] и Паужетских источников в долине р. Паужетка [Самкова, 2007, 2009].

Флористический состав термофильных сообществ и группировок кальдеры Узон значительно отличается от фоновых местообитаний. На термальных полях встречаются редкие и охраняемые виды, занесенные в Красную книгу Камчатки [2007]: *Eleocharis kamtschatica*, *E. quinqueflora*, *Agrostis geminata*, *Bidens kamtschatica*, *Ophioglossum thermale*, *Fimbristylis*

ochotensis, *Lycopus uniflorus* и др. Большинство из них являются облигатными термофилами и произрастают только близ горячих источников. Среди них отмечены эндемы Камчатки: *Bidens kamtschatica*, *Fimbristylis ochotensis*.

Лишайники на термальных полях отмечены единично, только на дренированных термальных площадках. На трансектах выявлено 3 вида макролишайников: *Cladonia granulans* и *C. vulcanii*, которые являются специфичными для термальных местообитаний и распространены на термальных полях Камчатки, Исландии и Японии, а также видоизмененная *Cladonia crispata*. На Камчатке эти виды отмечены в Долине гейзеров и на Дачных горячих источниках в окрестностях Мутновского вулкана. Из накипных эпигейных лишайников на термальных полях часто встречаются *Placynthiella icmalea* и *Trapeliopsis granulosa*. Оба эти вида произрастают на ветоши и почве, иногда образуют синузии. Они распространены в Евразии, являются устойчивыми к атмосферному загрязнению.

В горячих источниках Узона широко распространены цианобактериальные маты. Их фототрофный компонент образован термофильными цианобактериями и фототрофными бактериями рода *Chloroflexus*. По данным альгологических и микробиологических исследований, проведенных сотрудниками Санкт-Петербургского университета и Института микробиологии РАН (Москва), на Узоне выявлено 52 вида цианобактерий, причем наибольшим видовым разнообразием отличаются источники Восточного термального поля – 39 видов и форм [Никитина, 1983; Бонч-Осмоловская и др., 1999]. Помимо термофильных *Thermotrix thiopara* здесь широко распространены Цианопрокарियोты – *Oscillatoria amphibia*, *O. terebriformis*, *Phormidium laminosum*, *Ph. foveolarum*, *Ph. gelatinosum*, *Synechococcus elongatus*, *Mastigocladus laminosus*, *Synechocystis minuscula*, *S. salina*, *Symploca* sp. и др. [Никитина, 1983; Бонч-Осмоловская и др., 1999]. Большинство этих видов часто встречается в термальных источниках Камчатки и других вулканических районов Земли. Кроме них в гидротермах Узона обитают сульфатредуцирующие бактерии родов *Thermodesulfobacterium* и *Thermodesulfovibrio*, ранее обнаруженные в горячих источниках Йеллоустонского парка, а также сероредуцирующие бактерии рода *Desulfurella*, представляющие отдельный подкласс класса Proteobacteria [Карпов и др., 2008]. В термальных источниках, обогащенных оксидом железа, распространены железоредуцирующие бактерии родов *Thermovenabulum organovorum* и *Thermoanaerobacter* ssp., осуществляющие

восстановление железа. В цианобактериальных матах представлены термофильные бактерии-метаногены рода *Methanobacterium*, а также *Methanosaeta thermophila*, известный из термофильных очистных сооружений. В гидротермах Узона обнаружены анаэробные термофильные бактерии-СО-трофы, представленные видами рода *Carboxydocella*, впервые выделенные в термальных источниках Долины гейзеров [Карпов и др., 2008]. Кроме того, здесь обнаружены гипертермофильные микроорганизмы. В кипящих грифонах с температурами свыше 80–96 °С обитают анаэробные гипертермофильные археи (*Thermoproteus uzonensis*, *Desulfurococcus fermentans*, *D. amylolyticus*, *Proteinoruptor kamchatkensis* и др.). В кислых горячих источниках Узона с pH 3,0–4,0 встречаются анаэробные термоацидофильные археи рода *Acidilobus*. Родственные им организмы обнаружены в гидротермах Японии. В источниках с температурой 60–70 °С обитают археи царства Crenarchaeota, родственные которым организмы выделены в горячих источниках Йеллоустонского парка [Бонч-Осмоловская и др., 1999; Карпов и др., 2008].

Заключение

На основании проведенных исследований установлено, что растительный покров кальдеры Узона образован фоновыми высотными сообществами кедрового и ольхового стлаников на увалах и склонах бортов кальдеры, кустарничковыми и лишайниково-кустарничковыми горными тундрами дренированных равнин, низинными и переходными болотами переувлажненных низменностей, высокотравными и разнотравными лугами. В окрестностях термальных полей распространены крупнопоротниковые сообщества с преобладанием орляка. На прогретых участках кальдеры наблюдается инверсия растительных поясов: внепоясными инверсионными являются каменноберезовые рощи, распространенные на холмах, окружающих термальные поля. Островные каменноберезняки встречаются в субальпийском поясе стлаников благодаря круглогодичному подогреву почвы подземным теплом и мягкому и влажному микроклимату кальдеры.

Состав и структура растительного покрова термальных полей обусловлены набором и сочетанием специфических факторов, значительно отличающихся от зональных фоновых условий, в связи с чем растительные сообщества термальных местообитаний существенно отличаются от окружающих сообществ и не подчиняются зональным и высотным закономерностям.

На термальных полях растительный покров образован своеобразными термофильными сообществами и группировками. Их флористический состав высокоспецифичен и резко отличается от растительного покрова фоновых местообитаний. Растительный покров термальных местообитаний отличается высокой степенью ценоотического разнообразия, значительной флористической неоднородностью и сложной горизонтальной структурой. Во всех изученных термальных местообитаниях наблюдаются микропоясные ряды растительности, которые связаны с температурой субстрата и градиентом увлажнения. В то же время микропояса не всегда выражены четко, в ряде случаев отмечена не концентрически-поясная, а закономерная-полосчатая либо мозаичная микроструктура растительного покрова. Флористический состав термальных сообществ, проективное покрытие видов и высота травяного яруса зависят не только от температурного режима, но также от степени увлажнения, химического состава и pH почвы и термальных вод. На перегретых субстратах с температурой корнеобитаемого слоя более 42 °С высшие растения отсутствуют. В этих условиях в обводненных местообитаниях распространены цианобактериальные маты, а в дренированных местообитаниях – обнаженный грунт. Число видов в фитоценозах и их суммарное проективное покрытие возрастают по мере уменьшения температуры корнеобитаемого слоя от центра термального поля к периферии. Результаты наших исследований подтверждают данные Т. Ю. Самковой [2007, 2009], полученные на Паужетском гидротермальном поле (Южная Камчатка).

Для сохранения уникального биологического разнообразия кальдеры Узон необходимо соблюдение строгих правил, регламентирующих посещение термальных полей туристами, экскурсантами и волонтерами. Необходимо выделение абсолютно заповедных эталонных участков термальных полей с характерными ассоциациями термофильных видов растений. Для детального изучения структуры и динамики растительных сообществ термальных полей необходима постановка стационарных исследований и ведение комплексного биологического и гидрохимического мониторинга растительного покрова кальдеры Узон.

Авторы выражают сердечную благодарность П. И. Алексееву, Д. Е. Гимельбранту, Е. Ю. Кузьминой и И. С. Степанчиковой (БИН РАН), а также М. В. Прозоровой и М. С. Овчаренко (Кроноцкий государственный заповедник), принимавшим участие в полевых исследова-

дованиях. Мы глубоко признательны В. В. Якубову (Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН), А. Д. Потемкину (БИН РАН) и Т. И. Коротеевой (Ин-т морской геологии и геофизики ДВО РАН), оказавшим большую помощь в определении гербарных образцов сосудистых растений и печеночников. Авторы также благодарны администрации Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника за содействие в проведении полевых исследований.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 11-04-00027-а, и Программы Президиума РАН «Живая природа: состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика»).

Литература

- Бонч-Осмоловская Е. А., Мирошниченко М. Л., Слободкин А. И., Соколова Т. Г., Карпов Г. А., Кострикина Н. А., Заварзина Д. Г., Прокофьева М. И., Русанов И. И., Пименов Н. В. Биоразнообразие анаэробных литотрофных прокариот в наземных гидротермах Камчатки // Микробиология. 1999. Т. 68. С. 398–406.
- Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности в съемочных масштабах // Полевая геоботаника. Т. 4. Л., Наука. 1972. С. 137–334.
- Карпов Г. А. Узон – земля заповедная. М.: Логос. 1998. 64 с.
- Карпов Г. А., Бонч-Осмоловская Е. А., Заварзин Г. А., Лупкина Е. Г. К характеристике термофильных микроорганизмов кальдеры Узон (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: докл. VIII Международн. конф. 27–28 ноября 2007 г. Петропавловск-Камчатский, 2008. С. 109–113.
- Комаров В. Л. Путешествие по Камчатке в 1908–1909 гг. // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. Ботан. отд. СПб., 1912. Вып. 1. 456 с.
- Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 5–52.
- Кондратюк В. И. Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат, 1974. 204 с.
- Красная книга Камчатки. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. 341 с.
- Кузьмина Е. Ю. К флоре мхов кальдеры Узон (Кроноцкий государственный биосферный заповедник, Камчатка) // Бриология: традиции и современность: сб. ст. по материалам междунар. конф., посвящ. 110-летию З. Н. Смирновой и К. И. Ладыженской. СПб., 2010. С. 84–89.
- Леонов В. Л. Структурные условия локализации высокотемпературных гидротерм. М.: Наука, 1989. 104 с.
- Леонов В. Л., Гриб Е. Н. Структурные позиции и вулканизм четвертичных кальдер Камчатки. Владивосток: Дальнаука, 2004. 189 с.
- Леонов В. Л., Гриб Е. Н., Карпов Г. А., Сугробов В. М., Сугрובה Н. Г., Зубин М. И. Кальдера Узон и Долина гейзеров // Действующие вулканы Камчатки. Т. 1. М., Наука, 1991. С. 94–126.
- Липшиц С. Ю. К познанию флоры и растительности горячих источников Камчатки. Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологии, 1936. Т. 45, вып. 2, с. 143–158.
- Манько Ю. И., Сидельников А. Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989, 160 с.
- Науменко А. Т., Лобков Е. Г., Никаноров А. П. Кроноцкий заповедник. М.: Агропромиздат., 1986. 192 с.
- Нешатаева В. Ю. Растительность полуострова Камчатка. М.: КМК, 2009. 537 с.
- Нешатаева В. Ю., Кораблев А. П., Кузьмина Е. Ю., Гимельбрант Д. Е., Алексеев П. И., Степанчикова И. С. Растительный покров термальных местообитаний кальдеры Узон (Восточная Камчатка) // Развитие Дальнего Востока и Камчатки: региональные проблемы: материалы науч. конф. памяти Р. С. Моисеева. Петропавловск-Камчатский, 2009. С. 44–48.
- Нешатаева В. Ю., Чернягина О. А., Чернядьева И. В. Редкие растительные сообщества термальных местообитаний района Мутновского вулкана (Южная Камчатка) // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 5. С. 731–748.
- Нешатаева В. Ю., Чернядьева И. В., Нешатаев В. Ю. Растительный покров территории Нижне-Кошелевских термальных источников (Южная Камчатка) // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 11. С. 65–79.
- Никитина В. Н. Сине-зеленые водоросли минеральных и термальных источников Кроноцкого заповедника // Вестник Ленинградского ун-та. 1983. № 15. Биология. Вып. 3. С. 47–53.
- Потемкин А. Д., Кузьмина Е. Ю., Коротеева (Нюшко) Т. И. Печеночники кальдеры вулкана Узон (Кроноцкий заповедник, Камчатка) // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 386–393.
- Потемкин А. Д., Софронова Е. В. Печеночники и антоцеротовые России. СПб.; Якутск, 2009. Т. 1. 368 с.
- Рассохина Л. И., Чернягина О. А. Фитоценозы термалей Долины гейзеров // Структура и динамика растительности и почв в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1982. С. 51–62.
- Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) / Под ред. Ю. Н. Нешатаева, В. Ю. Нешатаевой, А. Т. Науменко. Труды БИН РАН. СПб. 1994. вып. 16. 230 с.
- Самкова Т. Ю. Структура растительности термального поля как отражение пространственной структуры гидротермальных процессов (на примере Паужетской гидротермальной системы) // Вестник КРАУНЦ. Сер. «Науки о Земле». 2007. № 2 (10). С. 87–101.
- Самкова Т. Ю. Влияние гидротермального процесса на растительность. Автореф. дис. канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, ИВиС ДВО РАН, 2009. 24 с.
- Трасс Х. Х. О растительности окрестностей горячих ключей и гейзеров долины реки Гейзерной полуострова Камчатки // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин: Изд-во АН Эстонской ССР, 1963. С. 112–146.

Чернягина О. А. Флора термальных местообитаний Камчатки // Тр. Камчат. ин-та экологии и природопользования. 2000. Вып. 1. С. 198–227.

Чернягина О. А., Рассохина Л. И. Фимбристилис охотский // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток. 1990. С. 35–45.

Якубов В. В. Материалы к флоре горячих источников Кроноцкого заповедника (Камчатская обл.) // Комаровские чтения. Владивосток, 1996. Вып. 42. С. 69–78.

Якубов В. В. Иллюстрированная флора Кроноцкого заповедника (Камчатка): сосудистые растения. Владивосток, 2010. 296 с.

Якубов В. В., Чернягина О. А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2004. 165 с.

Esslinger T. L. 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>

Hultén E. The plant cover of Southern Kamchatka // Arkiv för Botanik utgiv. av Kungl. Svenska Vetenskapakadem. Andra Ser. 1974. Bd. 7. Hf. 2–3. P. 181–257.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–86.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Ohba T. Synthaxonomischer Überblick über die japanischen Solfataren-Pflanzengesellschaften // Phytocoenologia. 1975. Vol. 2. S. 262–292.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Нешатаева Валентина Юрьевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
лаб. экологии растительных сообществ,
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. Почта: vneshataeva@yandex.ru
тел.: +7(921)7547933

Пестеров Антон Олегович

старший лаборант-исследователь, магистр лесного дела
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
лаб. экологии растительных сообществ,
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: badun@list.ru
тел.: +7(952)2031298

Кораблев Антон Павлович

младший научный сотрудник, к. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
лаб. экологии растительных сообществ,
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: korablev-anton@yandex.ru
тел.: +7(950)0139823

Neshataeva, Valentina

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: vneshataeva@yandex.ru
tel.: +7(921)7547933

Pesterov, Anton

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: badun@list.ru
tel.: +7(952)2031298

Korablyov, Anton

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: korablev-anton@yandex.ru
tel.: +7(950)0139823