

Ценотическая роль мохообразных в горно-тундровых сообществах урочища Синий Дол (Кроноцкий государственный заповедник, Восточная Камчатка)

Е. Ю. Кузьмина¹, М. С. Овчаренко², В. Ю. Нешатаева¹

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, д. 2, 197376, Санкт-Петербург, Россия; ekuzmina@yandex.ru, kuzmina@binran.ru; vneshataeva@yandex.ru, VNeshatayeva@binran.ru

² ФГБУ «Кроноцкий государственный заповедник», ул. Рябикова, д. 48, 684000, г. Елизово, Камчатский край, Россия; bestijaya@inbox.ru

Резюме. Изучены ценотическая роль и видовой состав мохообразных в горно-тундровых фитоценозах урочища Синий Дол — одного из уникальных природных объектов Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Рассмотрено участие мохообразных в сложении растительного покрова кустарничково-лишайниковых и кустарничковых горных тундр изученной территории. Установлено, что моховой компонент горно-тундровых сообществ характеризуется значительным видовым разнообразием, но при этом отличается довольно невысокой ценотической ролью. В горно-тундровых сообществах плато Синий Дол встречается 47 видов мохообразных; выявлены новые виды для территории Кроноцкого заповедника (*Dicranum groenlandicum*, *Kiaeria blyttii*, *Oncophorus compactus*, *Lophozia silvicoloides*) и ряд редких видов для полуострова Камчатка (*Dicranum brevifolium*, *D. groenlandicum*, *Kiaeria blyttii*, *Lophozia silvicoloides*, *Warnstorfia tundrae*).

Ключевые слова: мохообразные, мхи, печеночники, горные тундры, ценотическая роль, плато Синий Дол, Кроноцкий заповедник, Восточная Камчатка, Камчатский край.

Coenotic role of bryophytes in the mountain-tundra communities of the plateau Siniy Dol (Kronotsky State Nature Reserve, Eastern Kamchatka)

E. Yu. Kuzmina, M. S. Ovcharenko, V. Yu. Neshataeva

¹ Komarov Botanical Institute, Professora Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia; ekuzmina@yandex.ru, kuzmina@binran.ru; vneshataeva@yandex.ru, VNeshatayeva@binran.ru

² Kronotsky State Nature Reserve, Ryabikova Str., 48, 684000, Elizovo, Kamchatka Territory, Russia; bestijaya@inbox.ru

Abstract. The coenotic role and floristic composition of bryophytes in mountain tundra communities of the plateau Siniy Dol (Kronotsky State Nature Reserve) were studied. Landscape and vegetation of this part of the reserve is significantly different from the adjacent areas, which are affected by modern volcanism. Dwarf-shrub-lichen mountain tundra communities are common for the territory. The following as-

sociations of the shrub mountain tundra were revealed: *Empetretum vaccinosum*, *Dryadetum punctatae diapiensiosum*, *Loiseleurietum procumbentis fruticulosum* and *Phyllodocetum caeruleae varioherbosum*. The role of bryophytes in the species composition of the mountain tundra communities was analyzed. It is shown that bryophytes are characterized by rather high species diversity in the studied communities, but usually by a small abundance and a low coenotic role in the mountain tundra communities. The list includes 41 moss and 6 liverwort species. Several new species for the Kronotsky State Nature Reserve (*Dicranum groenlandicum*, *Kiaeria blyttii*, *Oncophorus compactus*, *Lophozia silvicoloides*) and some rare species for the Kamchatka Peninsula (*Dicranum brevifolium*, *D. groenlandicum*, *Kiaeria blyttii*, *Lophozia silvicoloides*, *Warnstorfia tundrae*) were found.

Keywords: bryophytes, mosses, liverworts, mountain tundra communities, coenotic role, plateau Siniy Dol, Kronotsky Nature Reserve, Eastern Kamchatka, Kamchatka Region.

Флора и растительность горно-тундровых сообществ Восточной Камчатки до настоящего времени остаются слабо изученными, имеются только разрозненные данные о флоре мхов отдельных участков окрестностей вулканов Кроноцкого заповедника (Pesterov *et al.*, 2013, 2015; Neshataeva *et al.*, 2014). Урочище Синий Дол (54°45' с. ш., 159°81' в. д.), расположено на территории Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника (рис. 1). Этот район входит в состав Восточного вулканического пояса, в пределах которого расположены действующие вулканы Гамчен, Крашенинникова, Высокий, Кроноцкий, Комарова и Кихпинич. Однако ландшафт и растительный покров Синего Дола значительно отличаются от окружающих молодых территорий современного вулканизма. Синий Дол — это плейстоценовое вулканическое плато размерами 8 × 10 км (около 80 км²) с абсолютными отметками 900–1000 м, образованное верхнеплейстоценовыми игнимбритами (Leonov *et al.*, 1990), перекрытое мощной толщей ледниковых отложений. Плато примыкает к южному подножию вулкана Тауншиц, имеет холмистый рельеф (рис. 2). Его поверхность покрыта невысокими увалами, моренами, сухими ложбинами и бессточными котловинами. Наиболее крупные из них заняты холодными озерами. Реки и ручьи отсутствуют. На этой территории в верхнем плейстоцене (около 20 тыс. лет назад) располагался обширный ледник площадью около 120 км², покрывавший поверхность вулканического плато. После окончания эпохи оледенения и таяния ледника на его месте образовались холодные озера. Верхнеплейстоценовые озерно-ледниковые отложения в сочетании с моренами II фазы верхнеплейстоценового оледенения образовали обширную равнину с холмисто-западинным рельефом и хорошо выраженными моренными валами (Leonov *et al.*, 1990; Golub, 2006).



Рис. 1. Карта-схема южной части Кроноцкого государственного биосферного заповедника с урочищем Синий Дол.

Schematic map of the southern part of the Kronotsky State Biosphere Reserve with Siniy Dol area.

На плато Синий Дол холмы и моренные валы чередуются с многочисленными озерами, расположенными в котловинах. В настоящее время здесь насчитывается 7 больших и 6 малых озер атмосферного питания.

В системе геоботанического районирования п-ова Камчатка (Neshataeva, 2009) район относится к Восточному вулканическому округу Восточнокамчатской тундрово-стланиковой горно-вулканической провинции Камчатской лиственнолесной подобласти Евразийской таежной области. Горно-тундровые сообщества урочища Синий Дол, занимающие около 75 % площади урочища, приурочены к высотам 850–1100 м над ур. м. Лишайниковые горные тундры на территории заповедника встречаются на высотах 900–1100 м над



Рис. 2. Вид на плато Синий Дол и вулкан Тауншиц.
View of the plateau Siniy Dol and Taunshits Volcano.

ур. м, они широко распространены у подножия вулкана Тауншиц (Rastitelnost'..., 1994). На высотах 800–1000 м распространены кустарничковые горные тундры.

Первые исследования растительного покрова урочища Синий Дол были проведены в 1978 г. Камчатской экспедицией кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета (ЛГУ) под руководством Ю. Н. Нешатаева. Участниками экспедиции на территории Синего Дола было выполнено 22 геоботанических описания на временных пробных площадях размерами 10 × 10 м. К сожалению, лишь незначительная часть этих материалов была использована для характеристики горно-тундровой растительности Кроноцкого заповедника (Rastitelnost'..., 1994). Список мхов к описаниям горных тундр состоит всего из 4 видов [мхи определены инженером кафедры геоботаники ЛГУ Л. А. Добрецовою и студенткой Е. Н. Пигурновою (Андреевой) и проверены Р. Н. Шляковым].

В августе 2014 г. Камчатским геоботаническим отрядом БИН РАН под руководством В. Ю. Нешатаевой при участии научного сотрудника заповедника М. С. Овчаренко были изучены горно-тундровые

сообщества в урочище Синий Дол. В период полевых исследований было выполнено 12 детальных геоботанических описаний наиболее типичных для территории горно-тундровых сообществ на временных пробных площадях размерами 10 × 10 м (100 м²), привязанных к координатной сети с помощью GPS-навигатора. Геоботанические описания выполняли по стандартной методике (Ipatov, Mirin, 2008), с максимально полным выявлением видового состава сообществ, описанием структуры сообществ по ярусам и оценкой проективного покрытия (в процентах) всех видов растений, в том числе мохообразных. На пробных площадях была собрана коллекция мохообразных в количестве 115 образцов.

Для целей классификации растительности были также проанализированы 22 геоботанических описания горных тундр Синего Дола, выполненные в 1978 г. участниками экспедиции кафедры геоботаники ЛГУ с применением тех же методов. В результате проведенного табличного эколого-фитоценологического анализа на основании 34 геоботанических описаний, выполненных на плато Синий Дол, было выявлено 5 ассоциаций горно-тундровой растительности.

Наиболее широко распространенными в урочище Синий Дол являются кустарничково-лишайниковые горные тундры (асс. *Cladinetum fruticosum*). Несколько менее распространены в урочище Синий Дол кустарничковые горные тундры (группа формаций *Empetretosum*). В то же время в вулканических районах Кроноцкого заповедника это наиболее распространенная группа формаций горно-тундровой растительности (Rastitelnost'..., 1994; Neshataeva, 2009). На плато Синий Дол выявлены следующие ассоциации кустарничковых горных тундр, описанные для полуострова Камчатка (Neshataeva, 2009; Pesterov *et al.*, 2015): *Empetretum vaccinosum* — голубично-шикшевая, *Dryadetum punctatae diapensiosum* — дриадово-диапенсиевая, *Loiseleurietum procumbentis fruticosum* — кустарничково-луазелеуриевая и *Phyllodocetum caeruleae varioherbosum* — разнотравно-филлодоцевая [названия синтаксонов даны в соответствии с «Проектом Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры» (Neshataev, 2001)]. Далее приведены краткая характеристика выделенных синтаксонов и детальное описание мохового компонента соответствующих горно-тундровых сообществ (табл.).

Асс. 1. *Cladinetum fruticosum* — кустарничково-лишайниковая. Сообщества ассоциации характеризуются наличием хорошо развитого лишайникового яруса (75–80 %), в котором преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*: *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*,

C. mitis. Обильны *Stereocaulon paschale*, *Thamnolia vermicularis* и др. (названия лишайников приводятся по: Urbanavichus, 2010). В травяно-кустарничковом ярусе (30–35 %) с высоким обилием отмечены *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Betula exilis*, константны *Ledum decumbens*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia obovata*, *Salix arctica* (названия растений даны по: Yakubov, Chernyagina, 2004). Из трав с высоким постоянством встречаются психромезофиты: *Aconogonon tripterocarpum*, *Oxytropis revoluta*, *Carex flavocuspis*, *Anemone narcissiflora* subsp. *sibirica*.

Таблица

**Видовой состав мохообразных в сообществах горных тундр
плато Синий Дол**

**The species composition of bryophytes in the mountain tundra communities
of the plateau Siniy Dol**

Ассоциации / associations	К-л			Д-д			Л		Р-ф		Г-ш	
Номер описания / Number of description	223	226	233	229	225	228	224	230	227	231	232	
Травяно-кустарничковый ярус, ПП (%) Herb-shrub storey, coverage (%)	30	35	30	50	60	80	70	65	75	80	85	
Мохово-лишайниковый ярус ПП (%) Moss-lichen tier, coverage (%)	75	80	80	40	65	25	10	15	25	20	10	
Лишайники, ПП (%) Lichens, coverage (%)	75	80	80	40	45	25	10	10	20	20	7	
Мохообразные, ПП (%) Bryophytes, coverage (%)	2	1	1	1	20	2	2	5	5	2	3	
<i>Polytrichum juniperinum</i>		+	+	+		+	< 1	< 1	+	< 1	1	
<i>Polytrichum piliferum</i>	+	+		+	+		< 1	< 1	+	+		
<i>Racomitrium lanuginosum</i>				< 1	20	< 1	1	1	+			
<i>Dicranum elongatum</i>	+		1	< 1	+	< 1						
<i>Rhytidium rugosum</i>	+			< 1	+	1						
<i>Ceratodon purpureus</i>	+			+	+				+			
<i>Sanionia uncinata</i>			+				+	3	+	1		
<i>Niphotrichum ericodes</i>							+	+	+	+		
<i>Dicranum bonjeanii</i>							+	+	+	< 1	1	
<i>Aulacomnium palustre</i>	+						+	+	+	+	+	
<i>Dicranum undulatum</i>	+			+					+	+	+	
<i>Polytrichum commune</i>	+		+								+	
<i>Stereodon plicatulus</i>			+								+	
<i>Dicranum fuscescens</i>			+									
<i>Lophozia ventricosa</i> var. <i>longiflora</i>			+									
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	+					+			+			

Окончание табл.

Ассоциации / associations	К-л		Д-д	Л	Р-ф		Г-ш	
<i>Kiaeria blyttii</i>				+		+		+
<i>Pohlia cruda</i>					+			+
<i>Dicranum majus</i>	+	+						+
<i>Dicranum brevifolium</i>		+		+		+		
<i>Barbilophozia barbata</i>		+		+				
<i>Ptilidium ciliare</i>		+		+			+	
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>							+	
<i>Pohlia prolifera</i>		+			+			
<i>Pohlia nutans</i>						+		+
<i>Sphagnum compactum</i>	+		+					
<i>Sphagnum fuscum</i>	+							
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	+							
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+							
<i>Oncophorus compactus</i>	+							
<i>Oncophorus virens</i>	+							
<i>Dicranum groenlandicum</i>	+							
<i>Warnstorffia tundrae</i>	+							
<i>Andreaea rupestris</i>	+							
<i>Loeskyrium badium</i>	+							
<i>Lophozia silvicoloides</i>	+							
<i>Dicranum acutifolium</i>					+			
<i>Abietinella abietina</i>						+		
<i>Lescuraea saxicola</i>						+		
<i>Pohlia filum</i>								+
<i>Dicranum spadiceum</i>								+
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>								+
<i>Bucklandiella sudetica</i>								+
<i>Diplophyllum taxifolium</i>								+
<i>Oligotrichum parallelum</i>								+
<i>Pellia cf. epiphylla</i>								+

Примечание. Названия ассоциаций: **К-л** — кустарничково-лишайниковая (*Cladinetum fruticulosum*); **Д-д** — дриадово-диапенсиевая (*Dryadetum punctatae diapiensiosum*); **Л** — лузалеуриевая (*Loiseleurietum procumbentis fruticulosum*); **Р-ф** — разнотравно-филлодоцевая (*Phyllodocetum caeruleae varioherbosum*); **Г-ш** — голубично-шикшевая (*Empretetum vaccinosum*). **III** — проективное покрытие.

Моховой компонент сообществ выражен слабо (суммарное проективное покрытие мхов не превышает 1–2 %). Он представлен в основном *Dicranum elongatum*, *D. majus*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *P. commune*. Единично встречены *Sanionia uncinata*, *Rhytidium rugosum*,

Aulacomnium turgidum, *A. palustre* и др. (названия мхов приведены по: Ignatov *et al.*, 2006). Из печеночников отмечены *Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia barbata* и *Lophozia silvicoloides*, *L. ventricosa* (названия печеночников приведены по: Potemkin, Sofronova, 2009).

Микрорельеф регулярно-бугорковатый. Мохообразные занимают в основном межбугорковые понижения, данная стратегия позволяет им существовать в условиях конкуренции с мощно развитым лишайниковым ярусом. Во влажных межбугорковых понижениях единично отмечены *Sphagnum compactum*, *S. fuscum*, *S. warnstorffii*, образующие небольшие компактные дернинки, *Warnstorfia tundrae* и др. Общее число видов мохообразных в сообществах ассоциации — 29, в том числе 25 видов мхов и 4 — печеночников. Сообщества ассоциации приурочены к высотам 850–900 м над ур. м., встречаются на ровных участках плато и слабо пологих склонах различных экспозиций.

Асс. 2. ***Dryadetum punctatae diapensiosum*** — дриадово-диапенсиевая. Сообщества ассоциации характеризуются содоминированием кустарничков и лишайников. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 50 %) преобладают *Dryas punctata*, *Diapensia obovata* и *Bryanthus gmelinii*, встречающиеся в примерно равных соотношениях (10–15 %). Из кустарничков с покрытием 3–5 % встречаются *Loiseleuria procumbens*, *Arctous alpina*, *Cassiope lycopodioides*, *Salix sphenophylla* и др. Из трав наиболее обильна *Oxytropis revoluta* (5 %), другие виды малообильны либо отмечены единично: *Kobresia myosuroides*, *Pedicularis lanata*, *Hierochloë alpina*, *Androsace capitata*, *Artemisia furcata*, *A. arctica*, *Vupleurum triradiatum* и др. В лишайниковом ярусе (покрытие 40 %) наиболее обильна *Flavocetraria nivalis* (10 %), с покрытием 3–5 % встречаются *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia arbuscula*, *Ochrolechia frigida*. Отмечены также *Cetraria kamczatica*, *C. laevigata*, *C. muricata*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia rangiferina*. Единично встречены *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Alectoria nigricans*, *Cetrariella delisei* и др.

Моховой компонент в сообществах ассоциации выражен слабо. Мхи встречаются очень разреженно (общее покрытие 1 %), их видовое разнообразие невелико. Отмечены *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranum elongatum*, *D. undulatum*, *Rhytidium rugosum*. Микрорельеф слабо волнистый. На микроповышениях единично встречены *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Ceratodon purpureus*. Общее число видов мхов — 7. Печеночники не отмечены.

Сообщества ассоциации отмечены на высотах 860 м над ур. м., приурочены к пологим (10°), хорошо дренированным выпуклым склонам.

Асс. 3. *Loiseleurietum procumbentis fruticosum* — кустарничково-луазелеуриевая (в таблице обозначена как луазелеуриевая). Сообщества ассоциации отличаются хорошо развитым травяно-кустарничковым ярусом (покрытие 60–80 %) с преобладанием низкорослых шпалерных кустарничков, среди которых наиболее обильны *Loiseleuria procumbens* (20–30 %), *Bryanthus gmelinii* (5–30 %), *Arcotous alpina* (до 10 %), *Salix sphenophylla* (5–7 %). Из трав константны *Bistorta vivipara*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Artemisia furcata*, *Carex koraginensis*, *Festuca altaica*, *Trisetum molle*, *Tofieldia coccinea*, *Kobresia myosuroides*. В лишайниковом ярусе (покрытие 25–45 %) обильны накипные лишайники: *Ochrolechia frigida*, *Pertusaria* sp.; с покрытием 3–5 % встречаются также *Thamnolia vermicularis*, *Bryoria nitidula*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Stereocaulon paschale*. Микрорельеф слабоволнистый, имеются пятна голого грунта и выходы небольших камней, около 50 % поверхности которых занимают эпилитные лишайники.

В моховом ярусе константны *Racomitrium lanuginosum* (на пятнах голого грунта может достигать значительного проективного покрытия — до 20 %), *Dicranum elongatum*, *Rhytidium rugosum*. Единично отмечены *Polytrichum hyperboreum*, *Kiaeria blytti*, *Dicranum brevifolium*, *D. acutifolium*, *Abietinella abietina*. По нарушениям встречаются *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Pohlia cruda*; единично встречены печеночники *Barbilophozia barbata* и *Ptilidium ciliare*. Общее число видов мохообразных — 16, из них мхов — 14, печеночников — 2.

Сообщества ассоциации встречаются на высотах 855–860 м над ур. м., приурочены к пологим (5–7°) слабовыпуклым склонам северных и северо-восточных экспозиций.

Асс. 4. *Phyllodocetum caeruleae varioherbosum* — разнотравно-филлодоцевая. Сообщества ассоциации характеризуются хорошо развитым травяно-кустарничковым ярусом (покрытие 65–70 %) с преобладанием *Phyllodoce caerulea* (20–35 %). Из кустарничков с высокой константностью встречаются *Loiseleuria procumbens*, *Salix chamissonis*, *Cassiope lycopodioides*, *Vaccinium uliginosum* (может достигать значительного покрытия). Особенностью сообществ ассоциации является довольно высокое обилие трав (до 20–25 %), из них преобладают *Bistorta vivipara*, *Artemisia arctica*, *Oxytropis revoluta*, *Saussurea pseudo-tilesii*. Для сообществ ассоциации характерно присутствие с высокой константностью гигромезофитов (*Lagotis glauca*, *Juncus beringensis*, *Gentiana glauca*) и психромезофитов (*Castilleja pallida*, *Thalictrum alpinum*, *Pedicularis verticillata*). Во фрагментарно

выраженном мохово-лишайниковом ярусе (общее покрытие 10–15 %) преобладают кустистые лишайники (покрытие 10 %), из них наиболее обильны *Stereocaulon alpinum*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia arbuscula*. Микрорельеф слабоволнистый, без выходов камней и щебня.

Мхи встречаются довольно равномерно, но малообильны. Их общее покрытие составляет 2–5 %. С высокой константностью отмечены *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Niphotrichum ericoides*. Единично встречены также *Sciuro-hypnum starkei*, *Kiaeria blytti*, *Dicranum brevifolium*, *Ptilidium ciliare*, *Pohlia nutans*. Общее число видов мохообразных — 12, в том числе мхов — 11, печеночников — 1.

Сообщества ассоциации встречаются на высотах 855–860 м над ур. м. в небольших блюдцеобразных депрессиях и на вогнутых юго-западных склонах небольшой крутизны (5–10°). Приурочены к хионофильным хорошо увлажненным местообитаниям, в которых зимой накапливается снег, а летом долго сохраняется почвенная влага.

Асс. 5. *Empetretum vaccinosum* — голубично-шикшевая. В сообществах ассоциации хорошо развит травяно-кустарничковый ярус (75–85 %), в котором преобладают эрикоидные кустарнички. Среди них доминируют *Empetrum nigrum* и *Vaccinium uliginosum*, с высоким постоянством встречаются *Betula exilis*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minor*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*, *Salix chamissonis*, *S. arctica* и др. Из трав константны *Saussurea pseudo-tilesii*, *Artemisia arctica*, *Festuca altaica*, *Bistorta vivipara*, *Campanula lasiocarpa*, *Aconogonon tripterocarpaceum*, *Anemone narcissiflora* subsp. *sibirica*, *Carex koraginensis*. На пробных площадях отмечены единичные экземпляры кедрового стланика (*Pinus pumila*), рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*) и спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana*). Среди лишайников (общее покрытие 10–20 %) преобладают *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetrariella delisei*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*.

В мохово-лишайниковом ярусе мхи встречаются разреженно, их общее проективное покрытие не превышает 5 %. С высоким постоянством встречаются: *Aulacomnium palustre*, *Dicranum undulatum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Sanionia uncinata*, *Niphotrichum ericoides*. В сообществах ассоциации отмечены виды мхов, отсутствующие в других ассоциациях: *Dicranum spadiceum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Pohlia filum*, *Bucklandiella sudetica*, *Oligotrichum parallelum*. Микрорельеф бугорковатый или мелкобугорковатый, реже слабоволнистый. В межбугорковых понижениях и ложбинах стока отмечен

печеночник *Diplophyllum taxifolium*. Общее число видов мохообразных, отмеченных в сообществах ассоциации, — 24, в том числе 23 вида мхов и 1 — печеночников.

Сообщества ассоциации встречаются на высотах 870–890 м над ур. м., на ровных участках и пологих склонах различных экспозиций.

В результате проведенных исследований в горно-тундровых фитоценозах плато Синий Дол выявлен 41 вид мхов и 6 видов печеночников. Из приведенного списка только четыре вида были известны ранее для этой территории (Rastitelnost'..., 1994). Четыре вида являются новыми для Кроноцкого заповедника: *Dicranum groenlandicum*, *Kiaeria blyttii*, *Oncophorus compactus*, *Lophozia silvicoloides*; еще шесть видов — редкие для территории заповедника: *Bucklandiella sudetica*, *Niphotrichum ericoides*, *Oligotrichum parallelum*, *Pellia* cf. *epiphylla*, *Pohlia filum*, *P. prolifera* (Potemkin et al., 2011; Fedosov, Kuzmina, 2012). Шесть видов мохообразных тундровых ценозов урочища являются редкими для Камчатки: *Dicranum brevifolium*, *D. groenlandicum*, *Kiaeria blyttii*, *Lophozia silvicoloides*, *Pellia* cf. *epiphylla*, *Warnstorfia tundrae*, а еще три вида распространены на полуострове спорадически: *Polytrichum hyperboreum*, *Oncophorus compactus* и *O. virens* (Bakalin, 2009; Czernyadjeva, 2005, 2012). Большинство найденных видов весьма типичны для горных тундр и являются широко распространенными на п-ове Камчатка.

Роль мохообразных в формировании растительного покрова горных тундр урочища Синий Дол невелика, их проективное покрытие довольно незначительно (1–5 %). Лишь в двух сообществах, относящихся к кустарничково-луазелеуриевой горной тундре (асс. *Loiseleurietum procumbentis fruticulosum*), было отмечено значительное покрытие *Racomitrium lanuginosum* (10–20 %). При этом покрытие других видов мохообразных в этих фитоценозах было небольшим. Несмотря на низкие показатели проективного покрытия, видовое богатство мохообразных в горно-тундровых сообществах достаточно высоко: в среднем оно составляет 11 видов на пробную площадь (100 м²). При этом самыми богатыми по количеству видов мохообразных являются наиболее широко распространенные на плато Синий Дол старовозрастные ненарушенные горно-тундровые сообщества: кустарничково-лишайниковые тундры (асс. *Cladinetum fruticulosum*) — 29 видов — и голубично-шикшевые тундры (асс. *Empetretum vaccinosum*) — 24 вида, а наиболее бедными — дриадово-диапенсиевые горные тундры (асс. *Dryadetum punctatae diapensiosum*) — 7 видов. Эти тундры приурочены к хионофобным место-

обитаниям (обдуваемым выпуклым склонам, где зимой выражена снеговая коррозия и формируются неблагоприятные условия для развития мохообразных). Разнотравно-филодоцевые (асс. *Phyllodocetum saeruleae varioherbosum*) тундры хионофильных местообитаний и кустарничково-лузелеуриевые тундры (асс. *Loiseleurietum procumbentis fruticulosum*) слабовыпуклых северных склонов с выходами камней и пятнами голого грунта занимают промежуточное положение (с 12 и 16 видами соответственно).

В целом, в сообществах кустарничковых горных тундр общее видовое разнообразие мохообразных выше, чем в лишайниковых: 32 против 29.

Почти во всех горно-тундровых сообществах отмечен *Polytrichum juniperinum*, реже встречаются, но достаточно активны *P. piliferum*, *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum elongatum*, *D. undulatum*, *Niphotrichum ericoides*. Наиболее широко представлены в горно-тундровых фитоценозах плато Синий Дол виды родов *Dicranum* (9 видов), а также *Polytrichum* и *Pohlia* (по 4 вида). Интересно, что все сфагновые мхи найдены исключительно в сообществах ерниково-кладониевых горных тундр, кроме *Sphagnum compactum*, для которого отмечено еще одно местонахождение: в голубично-лишайниковой тундре. Видов, найденных исключительно в лишайниковых сообществах Синего Дола, — 13 (*Dicranum fuscescens*, *D. groenlandicum*, *Aulacomnium turgidum*, *Pohlia prolifera*, *Andreaea rupestris*, *Barbilophozia barbata* и др.), а только в кустарничковых — 14 (*Dicranum acutifolium*, *D. bonjeanii*, *D. spadiceum*, *Pohlia cruda*, *P. filum*, *P. nutans* и др.). Общими для лишайниковых и кустарничковых ассоциаций горных тундр являются 18 видов (табл.).

За исключением *Andreaea rupestris*, которая была собрана с поверхности камней в кустарничково-лишайниковой тундре (асс. *Cladinetum fruticulosum*), почти все мохообразные были найдены на почве, из их числа 6 видов мхов (*Dicranum majus*, *Kiaeria blyttii*, *Oligotrichum parallelum*, *Pohlia cruda*, *P. prolifera*, *Sanionia uncinata*) и 2 печеночника (*Diplophyllum taxifolium*, *Pellia* cf. *epiphylla*) — на нарушенных участках напочвенного покрова, на обнаженном субстрате.

Полученные результаты отражают характерные черты растительного покрова урочища Синий Дол, где наиболее широкое распространение имеют лишайниковые и кустарничковые тундры. Отсутствие в течение длительного времени влияния вулканизма (столь характерного для некоторых районов Восточной Камчатки, в том

числе вулканогенных территорий Кроноцкого заповедника), повлияло на историю формирования современной растительности урочища и придало ей характерный облик, что нашло отражение и в особенностях мохового покрова сообществ. Таким образом, горно-тундровые сообщества плато Синий Дол, длительное время не подвергавшегося вулканогенным нарушениям, характеризуются высоким флористическим богатством мохообразных по сравнению с сопредельными вулканическими территориями Кроноцкого заповедника (Pesterov *et al.*, 2013, 2015). При этом, несмотря на то что ценотическая роль (по проективному покрытию) мохового компонента горно-тундровых сообществ довольно невелика, диагностическое значение мохообразных весьма существенно, поскольку мхи и печеночники являются чуткими индикаторами типов местообитаний, отражают условия микроместообитаний, характер увлажнения, особенности мезо- и микрорельефа и т. п. Во многих случаях мохообразные входят в число дифференцирующих видов, отличающих разные ассоциации и субассоциации.

Благодарности

Авторы глубоко признательны А. Д. Потемкину за определение печеночников, Д. Е. Гимельбранту и И. С. Степанчиковой за участие в полевых исследованиях и определение лишайников. В полевых работах также принимали участие студенты-практиканты Г. М. Тагирджанова (каф. ботаники СПбГУ) и В. В. Нешатаев (каф. физической географии РГПУ им. А. И. Герцена), которым авторы выражают искреннюю благодарность. Мы выражаем сердечную благодарность В. Э. Федосову за ценные замечания и конструктивное обсуждение работы, а также администрации Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника за помощь в организации и проведении экспедиции.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме № 01201255616 и частично поддержана РФФИ, проект № 13-05-00239-а, а также проектом Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

[Bakalin] Бакалин В. А. 2009. *Флора и фитогеография печеночников (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) Камчатки и прилегающих островов*. М.: 367 с.

- Czernyadjeva I. V. 2005. A check-list of mosses of Kamchatka Peninsula. *Arctoa*. 14: 13–34.
- [Czernyadjeva] Чернядьева И. В. 2012. *Мхи полуострова Камчатка*. СПб.: 458 с.
- [Fedosov, Kuzmina] Федосов В. Э., Кузьмина Е. Ю. 2012. История и предварительные результаты изучения бриофлоры Кроноцкого заповедника. *Тр. Кроноцкого гос. природного биосферного заповедника*. 2. Петропавловск-Камчатский: 51–65.
- [Golub] Голуб Н. В. 2006. Об истории развития ледника в кратере вулкана Тауншиц. *Вестн. КРАУНЦ. Сер. Науки о Земле*. 8: 158–162.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 15: 1–86.
- [Pratov, Mirin] Ипатов В. С., Мирин Д. М. 2008. *Описание фитоценоза. Методические рекомендации*. СПб.: 71 с.
- [Leonov et al.] Леонов В. Л., Гриб Е. Н., Карташова Л. А. 1990. О строении и возрасте вулкана Тауншиц. *Вопросы географии Камчатки*. 10. Петропавловск-Камчатский: 156–166.
- [Neshataev] Нешатаев В. Ю. 2001. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры. *Растительность России*. 1: 62–70.
- [Neshataeva] Нешатаева В. Ю. 2009. *Растительность полуострова Камчатка*. М.: 537 с.
- [Neshataeva et al.] Нешатаева В. Ю., Пестеров А. О., Гимельбрант Д. Е., Федосов В. Э. 2014. Особенности формирования растительного покрова на лавовых потоках вулкана Крашенинникова (Восточная Камчатка). *Ботан. журн.* 99(3): 282–302.
- [Pesterov et al.] Пестеров А. О., Овчаренко М. С., Нешатаева В. Ю. 2015. Горные тундры вулканических районов Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка). *Фиторазнообразие Вост. Европы*. 1: 121–137.
- [Pesterov et al.] Пестеров А. О., Нешатаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е., Кораблев А. П., Пестерова О. А., Овчаренко М. С., Дулин М. В. 2013. Растительный покров кальдеры вулкана Крашенинникова. *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. XII–XIII междунар. науч. конф.* 2011–2012 гг. Петропавловск-Камчатский: 128–157.
- [Potemkin et al.] Потемкин А. Д., Кузьмина Е. Ю., Коротеева Т. И. (Нюшко). 2011. Печеночники кальдеры вулкана Узон (Кроноцкий заповедник, Камчатка). *Новости сист. низш. раст.* 45: 386–394.
- [Potemkin, Sofronova] Потемкин А. Д., Софронова Е. В. 2009. *Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1*. СПб.; Якутск: 368 с.
- [Rastitelnost'...] Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) 1994. *Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова*. 16. СПб.: 230 с.
- [Urbavavichus] Урбанавичус Г. П. 2010. *Список лишенофлоры России*. СПб.: 194 с.
- [Yakubov, Chernyagina] Якубов В. В., Чернягина О. А. 2004. *Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения)*. Петропавловск-Камчатский: 165 с.

References

- Bakalin V. A. 2009. *Flora i fitogeografiya pechyonochnikov (Marchantiophyta, Anothocerotophyta) Kamchatki i prilegayushchikh ostrovov* [Flora and phytogeography

- of liverworts (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) of Kamchatka and adjacent islands]. Moscow: 367 p. (In Russ.).
- Czernyadjeva I. V. 2005. A check-list of mosses of Kamchatka Peninsula. *Arctoa*. 14: 13–34.
- Czernyadjeva I. V. 2012. *Mkhi poluostrova Kamchatka* [Mosses of the Kamchatka Peninsula]. St. Petersburg: 458 p. (In Russ.).
- Fedosov V. E., Kuzmina E. Yu. 2012. [History and preliminary results of study of the bryoflora of Kronotskiy Reserve]. *Trudy Kronotsk. Gosud. Zapov. 2*. Petropavlovsk-Kamchatsky: 51–65. (In Russ.).
- Golub N. V. 2006. About the history of the glacier in the crater of the volcano Taunshits. *Vestn. Kamch. Region. Assoc. Uchebno-Nauchn. tsentr. Ser. Nauki o Zemle*. 8: 158–162. (In Russ.).
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 15: 1–86.
- Ipatov V. S., Mirin D. M. 2008. *The description of phytocoenosis. Methodological recommendations*. St. Petersburg: 71 p. (In Russ.).
- Leonov V. L., Grib E. L., Kartashova L. A. 1990. On the structure and age of the volcano Taunshits. *Voprosy geografii Kamchatki*. 10: 56–166. (In Russ.).
- Neshataev V. Yu. 2001. All-Russian project of the Code of Nomenclature phytocological. *Rastitelnost' Rossii*. 1: 62–70.
- Neshataeva V. Yu. 2009. *Rastitelnost' poluostrova Kamchatka* [The vegetation of the Kamchatka Peninsula] Moscow: 537 p. (In Russ.).
- Neshataeva V. Yu., Pesterov A. O., Gimelbrant D. E., Fedosov V. E. 2014. Peculiarities of plant cover formation on the lava-flows of Krashennikov volcano (Eastern Kamchatka). *Bot. Zhurn.* 99(3): 282–302. (In Russ.).
- Pesterov A. O., Ovcharenko M. S., Neshataeva V. Yu. 2015. Mountain tundra volcanic areas Kronotsky Reserve (Eastern Kamchatka). *Fitoraznoobrasie Vost. Evropy*. 1: 121–137. (In Russ.).
- Pesterov A. O., Neshataeva V. Yu., Gimelbrant D. E., Korablev A. P., Pesterova O. A., Ovcharenko M. S., Dulin M. V. 2013. Vegetation cover of the caldera Krashe-ninnikova. *Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morey. Doklady XII–XIII mezhdunarod. nauch. konf. 2011–2012 gg.* Petropavlovsk-Kamchatsky: 128–157.
- Potemkin A. D., Kuzmina E. Yu., Koroteeva T. I. (Nyushko). 2011. Liverworts of Uzon Caldera (Kronotsky State Nature Biosphere Reserve, East Kamchatka). *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 45: 386–394. (In Russ. with Engl. abstr.).
- Potemkin A. D., Sofronova E. V. 2009. *Pechenochniki i antotserotovye Rossii. T. 1* [Liverworts and hornworts of Russia. Vol. 1] St. Petersburg; Yakutsk: 368 p.
- Rastitelnost' Kronotskogo gosudarstvennogo zapovednika (Vostochnaya Kamchatka). 1994. *Trudy Bot. Inst. Komarova*. 16: 230 p. (In Russ.).
- Urbanavichus G. P. 2010. *Spisok likhenoflory Rossii* [A checklist of the lichen flora of Russia] St. Petersburg: 194 p.
- Yakubov V. V., Chernyagina O. A. 2004. *Katalog flory Kamchatki (sosudistye rasteniya)* [Catalogue of the flora of Kamchatka (vascular plants)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: 165 p. (In Russ.).