

К РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА УРУП (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

© 2021 г. Н. С. Ликсакова^{1,*}, Е. А. Глазкова^{1,**}, Е. Ю. Кузьмина^{1,***}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

*e-mail: nliks@mail.ru

**e-mail: elena.glazkova@binran.ru; eglazkova@hotmail.com

***e-mail: ekuzmina@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.08.2020 г.

После доработки 24.01.2021 г.

Принята к публикации 27.04.2021 г.

Растительность острова Уруп до настоящего времени остается малоизученной. На основе полевых геоботанических исследований, проведенных в 2019 г. в окрестностях бухты Новокурильская в северной части острова Уруп и залива Шукина в южной части, разработана эколого-фитоценологическая классификация растительности острова. В результате выделены 22 ассоциации в основных типах растительности, указаны их положение в рельефе и распространение. Для ряда ассоциаций приведены таблицы геоботанических описаний с указанием полного видового состава и обилия видов. Особого внимания заслуживает крупный мезоолиготрофный болотный массив с грядово-озерковыми комплексами, который может быть отнесен к болотам-плащам, но отличается от ранее описанных типов.

Ключевые слова: растительность, эколого-фитоценологическая классификация, луга, камениоберезняки, болота, Курильские острова, Уруп

DOI: 10.31857/S0006813621080068

Остров Уруп относится к труднодоступным территориям, и его растительность до сих пор остается недостаточно изученной. Первые геоботанические исследования проводил здесь в 20-е гг. прошлого века японский исследователь М. Tatewaki (1928, 1931, 1933, 1957). В своих работах он приводит описание всех типов растительности, выделяет ряд ассоциаций, дает характеристику их распространения на острове и списки наиболее характерных видов. В 1946 г. на Уруп побывала комплексная Курильская экспедиция Приморского филиала Географического общества и Дальневосточной научно-исследовательской базы АН СССР, в составе которой работал Д.П. Воробьев. Позднее, на основании как своих данных, так и материалов других исследователей, он опубликовал обобщающую работу по растительности Курильских островов (Vorob'ev, 1963). С 1994 по 2000 г. проходили экспедиции международного Курильского проекта, в составе которых работали российские, японские и американские исследователи. По итогам экспедиций В.Ю. Баркалов опубликовал ряд флористических работ и очерк растительности Курильских островов (Barkalov, 2002). Р.Н. Сабиров и Н.Д. Сабирова (Sabirov, Sabirova, 2005) в статье, посвященной декоративным растениям южной части острова

Уруп, дают краткую характеристику растительности этой территории. С.Ю. Гришин (Grishin, 2008) приводит общие сведения о распространении типов растительности на Курильских островах в связи с составлением карты растительности. Сведения о геосистемах Курильских островов есть в работах К.С. Ганзея (Ganzei, 2008, 2015). В 2019 г. вышла статья Н.Г. Разжигаевой с соавторами (Razjigaeva et al., 2019) о развитии растительности о. Уруп в позднем голоцене и влиянии на нее климатических изменений и природных катастроф. Помимо перечисленных работ, некоторые сведения можно почерпнуть из обобщающих сводок по растительности северо-восточной Азии и по биогеографии Курильских островов. К сожалению, полные геоботанические описания в данных работах не приводятся, и подробные классификационные схемы растительности не разработаны.

Относительно слабая изученность растительного покрова острова, связанная со сложными климатическими условиями и трудностью передвижения по острову, видна и по количеству найденных нами видов сосудистых растений (19) и мхов (13), новых для о. Уруп или для более обширной территории (Czernyadjeva et al., 2020;

Glazkova, Liksakova, 2020, 2021; Sofronova et al., 2020; Ellis et al., 2021).

Цель работы — дать общую геоботаническую характеристику о. Уруп и охарактеризовать закономерности распределения растительности.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Остров Уруп относится к южной группе Большой гряды Курильских островов, это четвертый по величине остров архипелага. Он вытянут с северо-востока на юго-запад на 116 км при ширине до 20 км, площадь составляет около 1428 км². Остров представляет собой цепь вулканических хребтов, каждый из которых состоит из слившихся подножиями вулканов, один из которых — вулкан Берга — является действующим. Остров сложен преимущественно вулканическими и туфогенно-осадочными породами. Большая часть обследованной нами территории расположена на неогеновых отложениях, включающих гиалокластиты основного и среднего составов, вулканомиктовые брекчии и др. (Kovtunovich, 2009).

Рельеф острова среднегорный, местами низкогорный, на побережье распространены морские террасы высотой до 300 м. Климат влажный и прохладный. Среднегодовая температура на севере острова +2.2°C, на юге — +2.7°C. Среднегодовое количество осадков 1230 мм на севере и 1040 мм на юге (Razjigaeva et al., 2019). Большое влияние на растительность оказывают сильные ветры и туманы — последние отмечаются до 215 дней в году (Ganzei, 2008). Ключевое значение имеет глубина снежного покрова, составляющая в среднем 76 см в год, и перераспределение снега в рельефе под действием ветра. В связи с остаточным влиянием теплого течения Соя, проникающего в Охотское море, и холодного течения Оясио в Тихом океане, вегетационный период Охотского и Тихоокеанского побережий сильно различается по продолжительности. Барьерное влияние горных хребтов усиливает это различие, из-за чего распределение растительности имеет асимметричный характер (Ganzei, 2015).

Основной растительностью острова являются камменноберезняки бамбучниковые и заросли кедрового стланика. По долинам и ложбинам встречаются ольховники, ивняки, распространены луга, приморские и скальные сообщества, выше в горы и на северной оконечности острова встречаются заросли вересковых кустарничков. Болота распространены в долинах рек и на морских террасах, обширный грядово-озерковый болотный массив расположен на пологом склоне в южной части острова. С.Ю. Гришин (Grishin, 2008) выделяет на Урупе три высотных пояса растительности: камменноберезовых лесов, стланико-

вый и фрагментарный высокогорный пояс верещатников, отмечая, что пояса выражены нечетко.

Растительность острова складывалась под влиянием катастрофических природных явлений — извержений вулканов, цунами, морских трансгрессий. Так, 2100–2300 лет назад сильное воздействие оказало извержение вулкана на севере о. Итуруп, тефра которого отложилась на юге Урупа слоем до 30 см толщиной. Около 1030 лет назад происходило извержение местных вулканов, а в 1739 г. острова достигла тефра от извержения вулкана Тарумаи (о. Хоккайдо). Пеплопады приводили к увеличению кислотности и минерализации болотных вод, к деградации растительного покрова, в особенности кедрового стланика (Razjigaeva et al., 2019).

Несмотря на труднодоступность острова, его природа в разные исторические периоды подвергалась большому или меньшему антропогенному воздействию. В бухте Новокурильская и в устье р. Кама были найдены следы поселений айнов периода средневековья (Vasilevskiy, 2009). До 1990-х годов на острове размещался ряд советских воинских частей, в том числе в бухте Новокурильская, что заметно повлияло на растительность окрестных территорий. В настоящее время постоянное население на Урупе отсутствует, за исключением работников маячной службы. В его южной части расположено крупное золотодобывающее предприятие «КУРИЛГЕО», занимающееся разработкой Айнского золоторудного месторождения.

О положении о. Уруп в геоботаническом и ботанико-географическом районировании нет единого мнения. Так, М. Tatewaki (1933, 1957) для выявления фитогеографических отношений использовал два критерия: 1) количество общих видов и 2) характер растительных ассоциаций, совмещая таким образом флористический и геоботанический подходы. Разделив Курильские острова на 3 ботанико-географических района, он отнес острова от Матуа до Урупа к Средним Курилам. Между островами Итуруп и Уруп он проводит, так называемую, линию Миябе — границу между умеренной Восточноазиатской и Субарктической провинциями Энглера (Engler, Diels, 1936). Средние Курилы, по данным М. Tatewaki, имеют больше общих видов с Хоккайдо, чем с Камчаткой и Северными Курилами. Однако из-за сурового климата и короткого вегетационного периода, замедляющих жизненные процессы растений, здесь преобладают растительные ассоциации, более характерные для Субарктической провинции. Е.М. Лавренко (Lavrenko, 1950) при выделении ботанико-географических областей большое значение придавал видам-эпифитам. О. Уруп отнесен им к Северотихоокеанской луговой области, для которой харак-

терны редкостойные березовые леса с очень мощным травяным покровом и высокотравные луга. К этой области им отнесены также Северные Курилы, Камчатка, Командорские и Алеутские острова и часть Аляски. Б.П. Колесников (Kolesnikov, 1963) при геоботаническом районировании Дальнего Востока делит таежную зону на области, характеризующиеся различной степенью континентальности климата. О. Уруп, согласно этому делению, так же как у Е.М. Лавренко (1950) отнесен им к Северо-Тихоокеанской (Камчатской) лугово-лиственнолесной области. Для нее типичен океанический климат и отсутствие многолетнемерзлых почв, зональной растительностью являются криволесья из березы каменной с мощным травяным покровом и стелющиеся леса из кедрового стланика и ольховника. Южную границу этой области он проводит через о. Итуруп, относя северную его часть к этой же области. Д.П. Воробьев (Vorob'ev, 1963) придает большое значение присутствию восточноазиатских неморальных видов – бамбука и тиса. Он отмечает, что, хотя эти виды заходят и севернее о. Уруп, они не играют там существенной роли в растительном покрове. Поскольку Уруп – самый северный из островов, на котором бамбук является одним из доминантов, Д.П. Воробьев выделил Северный Итуруп-Урупский подрайон Южно-курильского района Дальневосточной хвойно-широколиственной лесной подобласти, отнеся туда, кроме Урупа, северную часть о. Итуруп (п-ов Медвежий). Он характеризует его как подрайон господства редкостойных лесов из каменной березы со значительным участием курильского бамбука.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились Н.С. Ликсаковой и Е.А. Глазковой в конце августа – начале сентября 2019 года в составе экспедиции “Восточный бастион – Курильская гряда” Русского географического общества и Экспедиционного центра Министерства Обороны. Е.Ю. Кузьмина определила собранные образцы мхов камерально.

Большую часть времени работа велась в бухте Новокурильская и ее окрестностях, и два дня – на юге острова, в окрестностях залива Щукина. Оба исследованных участка расположены на западном берегу острова, омываемом Охотским морем.

В процессе изучения растительности было выполнено 61 геоботаническое описание, сделан ряд фотографий с геопривязкой и собраны образцы сосудистых растений и мхов. Описания выполнялись на пробных площадях размером 20 × 20 м в лесах и 10 × 10 м или в границах фитоценоза в травяных и кустарничковых сообществах. Для лесов указывалась сомкнутость и вы-

сота древостоя, для всех сообществ – видовой состав по ярусам и проективное покрытие видов в процентах. Проведена эколого-фитоценотическая классификация. Ассоциации выделялись на основе доминирующих видов или групп экологически близких видов. Русские и латинские бинарные названия ассоциаций даны по видам-доминантам и субдоминантам (Shennikov, 1964; Vasilevich, 2010). Геоботанические описания обрабатывались табличным методом с использованием MS Excel. Для уточнения выделенных ассоциаций применен кластерный анализ (рис. 1). Кластеризация материала проводилась в программе PC-ORD методом гибкой беты (beta-flexible) при значении $\beta = -0.25$ (Lance, Williams, 1967; McCune, Mefford, 2011). В качестве меры расстояния использовалась мера, основанная на количественном коэффициенте Серенсена. В анализе использовалась таблица проективного покрытия видов (в процентах) на 33 пробных площадях.

Описания сообществ некоторых растительных ассоциаций приведены в таблицах (табл. 1–4). Названия таксонов сосудистых растений даны в соответствии с обновляемой базой данных World Checklist of Vascular Plants (WCVP) с учетом современных обработок по отдельным таксонам. Названия мхов приводятся по списку мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006), с учетом современных таксономических публикаций. Для всех пробных площадей приводятся географические координаты (указаны в системе WGS 84) и высота над уровнем моря (табл. 5).

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Приморская растительность

Распределение приморских сообществ связано с механическим составом субстрата и расстоянием от моря. Наиболее близко к воде на разных субстратах часто формируются **мертензиево-гонкениевые сообщества (Mertensio–Honckenyetum oblongifoliae)** из *Honckenya oblongifolia*, которая растет как сплошными зарослями, так и отдельными куртинами, часто совместно с *Mertensia maritima*. На каменистых и песчано-каменистых пляжах вдоль берегового вала развиты **колошняково-высокотравные сообщества (Senecio pseudoarnicae–Leymetum)** с доминированием *Leymus mollis* и *Saussurea riederi*, с участием *Ligusticum scoticum*, *Thermopsis lupinoides*, *Artemisia montana*, *Lathyrus japonicus*, *Arctopoa eminens*, *Aconogonon savatieri*, *Senecio pseudoarnica* и др. (табл. 1). На песчаных побережьях широко распространены **осоково-колошняковые сообщества (Carici macrocephalae–Leymetum)** с доминированием *Leymus mollis* и *Carex macrocephala*, с участием *Chorisia repens*, *Lathyrus japonicus*, *Glehnia littoralis*, *Artemisia stelleriana*.

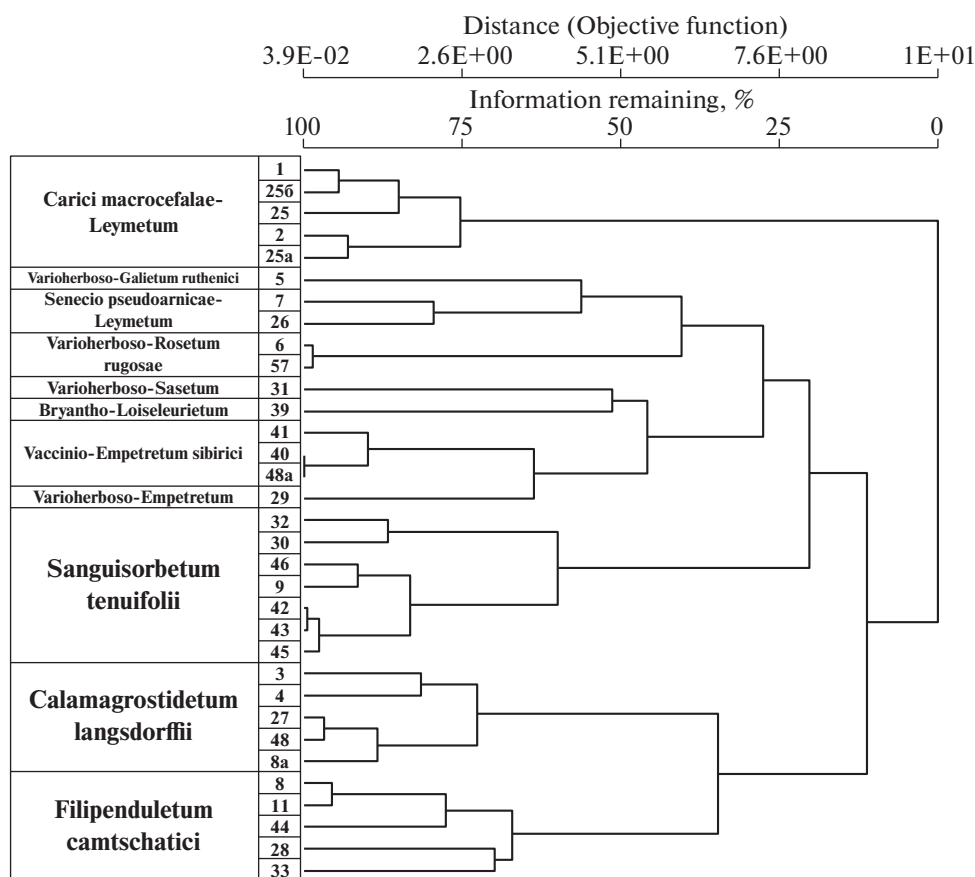


Рис. 1. Кластерная дендрограмма приморских, луговых и тундроподобных сообществ острова Уруп.

Fig. 1. Cluster dendrogram of coastal communities, meadows and tundra-like of Urup Island.

Из них *Chorisis repens* местами образует отдельные группировки перед полосой колосняка, ближе к морю.

С.В. Дудов (Dudov, 2018) приводит асс. *Glehnio littoralis*–*Caricetum macrocephalae*, (Miyawaki 1967) Ohba, Miyawaki et Tx. 1973, которая по видовому составу сходна с нашей – диагностическими видами ассоциации являются *Carex macrocephala*, *Chorisis repens*, *Glehnia littoralis*, *Linaria japonica*. На Камчатке В.Ю. Нешатаева (Neshataeva, 2009) объединяет приморские сообщества в класс формаций *Leymetosa mollis*. Сходные сообщества приводятся и для Алеутских островов – они объединяются в ассоциации *Elymus mollis*–*Senecio pseudoarnica*, *Lathyrus maritimus*–*Elymus mollis*, *Mertensia maritima*–*Honckenya peploides* (Talbot, Talbot, 1994).

В бухте Новокурильская расположена система древних дюн (возрастом около 2500 лет), неоднократно зараставших и перекрывавшихся свежими эоловыми песками (Razjigaeva et al., 2019). К свежим песчаным наносам здесь приурочены монодоминантные сообщества из *Carex macrocephala* или *C. pumila*. На старых задернованных участках

дюн располагаются приморские разнотравные луга и заросли шиповника морщинистого.

На приморских разнотравных лугах (**Varioherboso–Galietum ruthenici**) обильны *Galium ruthenicum*, *Festuca rubra*, встречаются как виды песчаных побережий, такие как *Lathyrus japonicus*, *Leymus mollis*, так и многочисленные виды разнотравных лугов – *Anaphalis margaritacea*, *Ptarmica macrocephala*, *Adenophora triphylla*, *Aconitum maximum*, *Solidago paramuschirensis*, *Trifolium pratense* и др. (табл. 1).

Заросли шиповника (**Varioherboso–Rosetum rugosae**), образованные *Rosa rugosa*, также довольно богаты и содержат более 30 видов на пробную площадь. Покрывание *Rosa rugosa* составляет 60–75%. Встречаются *Cirsium kamtschaticum*, *Thermopsis lupinoides*, *Galium ruthenicum*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорffii*, *Festuca rubra*, *Thalictrum minus*, *Pleurospermum uralense*, *Geranium erianthum* и др. (табл. 1). В местах, где шиповник растет на песках, он образует сообщества с псаммофильными видами (*Leymus mollis*, *Lathyrus japonicus* и др.).

Д.П. Воробьев (Vorob'ev, 1963) считает разнотравные приморские луга и заросли шипов-

Таблица 1. Геоботаническая характеристика приморских сообществ
Table 1. Geobotanical characteristics of coastal communities

Ассоциация/Association № описания Relevé number	Сарци макроцефалае-Лейметум Carici macrocephalae-Leymetum			Сенецио псевдоарникае-Лейметум Senecio pseudoarnicae-Leymetum			Вариогербосо-Галлетум рутенци Varioherboso-Galietum rutenici	Вариогербосо-Розетум ругосае Varioherboso-Rosetum rugosae				
	1	25б	25а	26	7	5			6	57		
Вид/Species	Проективное покрытие, %/Projective cover, %											
<i>Leymus mollis</i>	30	20	10	20	5	10	50	3	·	·	·	·
<i>Lathyrus japonicus</i>	3	·	·	+	·	5	·	10	·	·	·	·
<i>Carex macrocephala</i>	3	10	5	40	15	·	·	·	·	·	·	·
<i>Glehnia littoralis</i>	15	3	3	2	·	·	·	1	·	·	·	·
<i>Chorisis repens</i>	3	·	8	1	3	·	·	·	·	·	·	·
<i>Artemisia stelleriana</i>	2	10	5	·	·	·	·	1	·	·	·	·
<i>Mertensia maritima</i>	·	15	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Cirsium kamischaticum</i>	·	·	·	·	·	1	1	+	8	+	·	+
<i>Thermopsis lupinoides</i>	·	·	·	·	·	15	30	·	+	·	·	5
<i>Ligusticum scoticum</i>	·	·	·	·	·	20	5	20	·	·	·	·
<i>Artemisia montana</i>	·	·	·	·	·	8	10	+	3	·	·	·
<i>Aconogonon savatteri</i>	·	·	·	·	·	5	3	·	·	·	·	·
<i>Galium ruthenicum</i>	·	·	·	·	·	·	·	60	3	·	·	1
<i>Rosa rugosa</i>	·	·	·	·	·	+	·	+	75	·	·	60
<i>Festuca rubra</i>	·	·	·	·	·	·	·	10	3	·	·	20
<i>Potentilla stolonifera</i>	·	·	·	·	·	·	·	5	1	·	·	3
<i>Adenophora triphylla</i>	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	1
<i>Solidago paramuschirensis</i>	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	+
<i>Maianthemum dilatatum</i>	·	·	·	·	·	+	·	+	+	·	·	+
<i>Pleurospermum uralense</i>	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	+
<i>Trifolium pratense</i>	·	·	·	·	·	·	·	3	+	·	·	3
<i>Thalictrum minus</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	5	·	·	5
<i>Anaphalis margaritacea</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	5	·	·	1
<i>Geranium erianthum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+
<i>Halenia corniculata</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+
<i>Viola sacchalinensis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+
<i>Saussurea riederi</i>	·	·	·	·	·	25	·	·	·	·	·	1
<i>Arctopoa eminenis</i>	·	·	·	·	3	5	·	·	·	·	·	·
<i>Senecio pseudoarnica</i>	·	·	·	·	·	5	·	·	·	·	·	·

Таблица 1. Окончание

Ассоциация/Association	Сarci macrocephalae-Леуметум	Senecio pseudoarnicae-Леуметум	Varioherboso-Galietum rutenici	Varioherboso-Rosetum rugosae
<i>Calamagrostis purpurea</i> subsp. <i>langsdorffii</i>
<i>Ptarmica macrocephala</i>	.	.	1	.
<i>Cacalia robusta</i>	.	+	.	+
<i>Senecio cannabifolius</i>	.	.	.	3
<i>Arnica dioicus</i>	.	.	.	1
<i>Ligularia hodgsonii</i>	.	.	.	+
<i>Sasa kurilensis</i>
<i>Arnica unalaschensis</i>
<i>Geranium yesoense</i>
<i>Acetosa lapponica</i>
<i>Aconitum maximum</i>	.	3	.	+
<i>Pedicularis chamissonis</i>	.	.	+	+
<i>Agrostis capillaris</i>	.	.	+	+
<i>Picris kamtschatica</i>	1	.	+	+
<i>Arabis stelleri</i>	.	1	.	+
<i>Trifolium repens</i>	.	.	1	+
<i>Dactylorhiza aristata</i>	.	.	+	+
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	.	+	+
<i>Lilium pensylvanicum</i>	.	.	.	1
<i>Rhinanthus minor</i>	.	.	+	+

Примечание. Малообильные виды, встреченные только в одном описании / **Note.** Non-abundant species found in one relevé:

Описание 5 / Relevé 5 – *Cerastium fischerianum*, *Gentianella auriculata*, *Arabis stelleri*, *Cardaminopsis lyrata*, *Hieracium umbellatum*, *Duschekia maximowiczii*, *Sorbus sambucifolia*;
Описание 6 / Relevé 6 – *Equisetum hyemale*, *Ligularia hodgsonii*, *Platanthera* sp., *Taraxacum* sp., *Ranunculus novus*.

Таблица 2. Геоботаническая характеристика лугов
Table 2. Geobotanical characteristics of meadows

Ассоциация/Association	Sanguisorbetum tenuifolii							Calamagrostidetum langsdorffii					Filipenduletum camtschatici				
№ описания Relevé number	32	30	46	9	42	43	45	3	4	27	48	8a	8	11	44	28	33
Вид/Species	Проективное покрытие, %/Projective cover, %																
<i>Sanguisorba tenuifolia</i>	10	3	30	5	10	8	15	.	.	3	.	1
<i>Festuca rubra</i>	1	+	.	5	20	20	10	5	.	.	.	+	.
<i>Anemonastrum villosissimum</i>	5	15	5	20	.	8	10	+
<i>Agrostis flaccida</i>	.	.	10	15	10	10	10
<i>Saussurea riederi</i>	.	1	3	5	3	3	2	.	.	1	.	5
<i>Trisetum alascanum</i>	.	.	5	3	10	10	5
<i>Iris setosa</i>	1	8	1	3	3	5	3
<i>Potentilla stolonifera</i>	3	.	1	3	3	3	3
<i>Trifolium pacificum</i>	.	5	3	3	5	3	3
<i>Ptarmica macrocephala</i>	1	8	3	3	.	+	+	+	.	.	.	1	.
<i>Adenophora triphylla</i>	+	3	3	3	1	1	3	+
<i>Swertia tetrapetala</i>	1	.	1	.	+	+	1
<i>Ligularia hodgsonii</i>	.	5	+	1	7	.	1
<i>Parnassia palustris</i>	3	+	3	1	+	1	3
<i>Thalictrum minus</i>	3	1	3	.	1	10	5	3	.	.	+	.	.
<i>Solidago paramuschirensis</i>	+	.	+	2	+	1
<i>Carex gmelinii</i>	.	.	3	1	+	.	3	+	.	.	3
<i>Carex scabrineria</i>	15	50	15
<i>Rhodiola rosea</i>	+	.	.	3	10	1	3	+
<i>Maianthemum dilatatum</i>	1	.	1	7	5	10	3	.	.	+	.	5	.	.	5	.	.
<i>Geranium yesoense</i>	1	+	+	.	3	1	3	+	.	.
<i>Galium ruthenicum</i>	.	.	+	.	+	+	+	+
<i>Calamagrostis purpurea</i> subsp. langsdorffii	5	5	10	30	.	10	.	30	30	60	90	45	3	.	30	.	.
<i>Thermopsis lupinoides</i>	+	5	1	1	5	.	.	.	5	.
<i>Artemisia montana</i>	15	15	.	3	.	.	.	50	5	.	5	.	5	.	.	30	.
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	.	1	7	5	.	.	.	8	3	3	3	3	20	5	20	3	3
<i>Filipendula camtschatica</i>	5	30	40	20	25	90
<i>Cacalia robusta</i>	15	.	+	20	40	10	3	.
<i>Senecio cannabifolius</i>	30	20	.	.	5
<i>Petasites japonicus</i>	20	10	.	.	.
<i>Heracleum lanatum</i>	3	+	.	.	.	10	3	3	.
<i>Angelica gmelinii</i>	+	3	1	+
<i>Conioselinum filicinum</i>	.	3	.	.	1	.	5	.	3	1	.	.	+	.	+	1	+
<i>Aruncus dioicus</i>	+	3	+	3	.	.	1	.	.	5	.	+	.	.	+	10	.
<i>Cimicifuga simplex</i>	5	5	.
<i>Urtica platyphylla</i>	15	5	.	.	.
<i>Aconitum maximum</i>	+	.	.	.	1	.	+	.	+	3	1	.
<i>Rhynchospora japonicus</i>	5	.
<i>Acetosa lapponica</i>	+	1	.	+	.	+	+	1	.
<i>Aconogonon savatieri</i>	1	.	.	+	3
<i>Agrostis capillaris</i>	5	+
<i>Allium ochotense</i>	+	+	3	.	.	+	+	.
<i>Anaphalis margaritacea</i>	1	.	3	+	8	.	.	.	+	.
<i>Angelica genuflexa</i>	3	+
<i>Arctopoa emimens</i>	1

Таблица 2. Окончание

Ассоциация/Association	<i>Sanguisorbetum tenuifolii</i>	<i>Calamagrostidetum langsdorffii</i>	<i>Filipenduletum camtschatici</i>
<i>Arnica unalaschcensis</i>	. . . 1 10 3 . . .
<i>Artemisia arctica</i> 1
<i>Astragalus japonicus</i> 5
<i>Betula ermanii</i>	3
<i>Bistorta vivipara</i>	. . . 3 1 + 1
<i>Botrychium robustum</i> 2 . . +
<i>Cacalia kamtschatica</i> 5 3 +
<i>Empetrum sibiricum</i>	10
<i>Equisetum hyemale</i> 1 .
<i>Fritillaria camtschaticensis</i>	. + . . . +
<i>Galium triflorum</i> 1 . . +
<i>Geranium erianthum</i>	. . + 1 . 3
<i>Halenia corniculata</i>	. . 3 . . . 5 +
<i>Hemerocallis esculenta</i>	+ 1
<i>Hypericum kamtschaticum</i>	3 +
<i>Lagotis glauca</i> 3 3 1
<i>Leymus mollis</i> 3	5 . 3 1 .
<i>Ligusticum scoticum</i>	3 . 5 3 .
<i>Lilium debile</i>	+ . + + + +
<i>Lloydia serotina</i> 1
<i>Lonicera chamissoi</i> 3
<i>Lycopodium clavatum</i>	5
<i>Moehringia lateriflora</i> 3 . . .
<i>Oreorchis patens</i> 1 . + . .
<i>Pedicularis chamissonis</i>	. . + 5 . + + +
<i>Pedicularis resupinata</i>	. + + . . 1 1 + .
<i>Phalaroides arundinacea</i> 8 .
<i>Picris kamtschatica</i>	+ 1 + .
<i>Pleurospermum uralense</i>	+ + + 3 3 1 3 . .
<i>Poa</i> sp.	+ + + .
<i>Primula fauriei</i>	. . . 1 . . 5
<i>Sasa kurilensis</i>	+ 8
<i>Saxifraga purpurascens</i> 5 . . 1
<i>Tilingia ajanensis</i>	+ . + + . 1
<i>Trientalis europaea</i>	. . . + +	. . + . . .
<i>Trollius riederianus</i> 1 .
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3 1
<i>Vicia unijuga</i>	. . . 2 1 1 5
<i>Viola biflora</i>	. . + + . 3 + .
<i>Viola selkirkii</i> + 1 . +

Примечание. Малообильные виды, встреченные только в одном описании / **Note.** Non-abundant species found in one relevé:

Описание 32 / Relevé 32 – *Lonicera caerulea*, *Luzula capitata*, *Dianthus superbus*, *Lycopodium juniperoideum*, *Pedicularis labradorica*; 9 – *Dactylorhiza aristata*, *Euphrasia mollis*; 42 – *Viola sachalinensis*; 43 – *Carex middendorffii*; 45 – *Artemisia koidzumii*, *Tofieldia coccinea*; 4 – *Rosa rugosa*; 27 – *Sorbus sambucifolia*; 8a – *Lilium pensylvanicum*, *Hedysarum nonnae*, *Neottia makinoana*, *Streptopus amplexifolius*; 11 – *Arabis stelleri*, *Platanthera* sp., *Peracarpa circaeoides*, *Rumex obtusifolius*, *Trillium camtschaticense*, *Trillium smallii*; 28 – *Trifolium repens*, *Cerastium fischerianum*, *Gentianella auriculata*, *Lathyrus pilosus*, *Cypripedium macranthon*, *Epilobium* sp.; 33 – *Chrysosplenium kamtschaticum*, *Galium kamtschaticum*, *Polystichum braunii*.

ника единым комплексом, что, по-видимому, вполне правомерно, так как они довольно сходны по видовому составу и часто образуют смешанный покров.

Растительность приморских скал весьма разнообразна. На наиболее крутых скалистых участках встречаются лишь куртины *Arctanthemum arcticum*, иногда с участием *Draba borealis* и *Saxifraga bracteata*.

Таблица 3. Геоботаническая характеристика лесных и кустарниковых сообществ
Table 3. Geobotanical characteristics of forest and shrub communities

Ассоциация/Association	Saso- betuletum ermanii		Calamagrostio Betuletum ermanii		Filipendulo- betuletum ermanii		Saso-Alnetum maximowiczii		Calamagrostio- Alnetum maximowiczii		Filipendulo- Alnetum maximowiczii		Filipendulo- Salicetum udense
	13	51	52	50	56	12	14	15	47	54	55	10	
№ описания/Relevé number	13	51	52	50	56	12	14	15	47	54	55	10	
1-й ярус/High tree layer													
Сомкнутость/Cover abundance	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.7	0.7	0.8	0.8	0.9	0.8	0.7	
Высота (м)/Height (m)	6	7	6	7	7	7	6	6	3	5	6	5	
Вид/Species	Количество единиц в формуле древостоя/Number of units in the stand formula												
<i>Betula ermanii</i>	9	10	10	10	10	8	1	2	.	.	+	.	
<i>Alnus maximowiczii</i>	+	+	.	.	+	.	7	8	10	10	8	.	
<i>Salix udensis</i>	10	
<i>Sorbus commixta</i>	1	+	.	.	.	2	2	.	.	.	2	.	
2-й ярус/Low tree layer	Проективное покрытие, %/Projective cover, %												
<i>Sorbus commixta</i>	.	1	+	5	3	
<i>Alnus maximowiczii</i>	.	.	+	+	
Подрост/Undergrowth													
<i>Acer taylorii</i>	+	
<i>Acer ukurunduense</i>	+	1	1	
<i>Cerasus nipponica</i>	+	.	.	3	
<i>Sorbus commixta</i>	3	+	
Подлесок / Shrub layer													
<i>Taxus cuspidata</i>	3	15	20	3	3	.	+	
<i>Ilex rugosa</i>	1	1	1	1	1	.	+	
<i>Euonymus alatus</i>	+	.	+	.	+	
<i>Euonymus × miniatus</i>	.	.	.	+	
<i>Hydrangea petiolaris</i>	8	.	.	5	
<i>Lonicera chamosii</i>	+	.	+	
<i>Sambucus miquelii</i>	1	.	.	.	+	.	.	
<i>Weigela middendorffiana</i>	+	+	.	
Травяно-кустарниковый ярус Herb layer													

Таблица 3. Продолжение

Ассоциация/Association	Saso- betuletum ermanii	Calamagrostio Betuletum ermanii	Filipendulo- betu-letum ermanii	Saso-Ainetum maximowiczii	Calamagrostio- Ainetum maximowiczii	Filipendulo- Ainetum maximowiczii	Filipendulo- Salicetum uralsense
<i>Sasa kurilensis</i>	100	10	10	100	3	20	+
<i>Carex falcata</i>	3	10	10	2	·	·	·
<i>Calamagrostis purpurea</i> subsp. <i>langsdorffii</i>	3	50	20	·	20	3	3
<i>Filipendula camtschatica</i>	·	+	30	·	1	8	20
<i>Cacalia kamtschatica</i>	·	·	+	·	·	+	·
<i>Aruncus dioicus</i>	·	·	5	·	10	+	·
<i>Cacalia robusta</i>	·	·	10	·	1	60	5
<i>Heracleum lanatum</i>	·	1	·	·	1	5	+
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	·	·	·	·	2	10	+
<i>Carex lyngbyei</i> subsp. <i>cryptocarpa</i>	·	·	·	·	·	·	30
<i>Lysichiton camtschaticense</i>	·	·	·	·	·	·	30
<i>Senecio cannabifolius</i>	·	·	·	·	·	·	15
<i>Angelica genuflexa</i>	·	·	·	·	·	·	5
<i>Dryopteris expansa</i>	3	3	10	+	·	·	·
<i>Maianthemum dilatatum</i>	+	1	+	+	5	5	+
<i>Oxalis acetosella</i>	+	·	·	+	·	·	·
<i>Orthilia secunda</i>	+	+	·	·	·	·	·
<i>Trientalis europaea</i>	+	·	·	+	1	+	·
<i>Galium kamtschaticum</i>	+	+	+	·	·	·	·
<i>Solidago paramuschirensis</i>	+	+	·	·	1	+	·
<i>Pleurospermum uralense</i>	+	+	+	·	·	3	·
<i>Aconitum maximum</i>	·	+	+	·	+	+	+
<i>Allium ochotense</i>	·	+	3	·	+	·	+
<i>Peracarpa circaeoides</i>	·	·	+	·	·	+	+
<i>Streptopus amplexifolius</i>	·	1	+	·	+	+	·
<i>Conioselinum filicinum</i>	·	·	·	·	·	3	·
<i>Arabis stelleri</i>	+	·	·	·	·	+	·
<i>Arnica unalaschensis</i>	·	·	·	·	+	·	·
<i>Asarum heterotropoides</i>	+	+	·	·	·	+	·
<i>Botrychium robustum</i>	·	·	+	·	+	·	·

Таблица 3. Окончание

Ассоциация/Association	Saso- betuletum ermanii	Calamagrostio betuletum ermanii	Filipendulo- betu-letum ermanii	Saso-Alnetum maximowiczii	Calamagrostio- Alnetum maximowiczii	Filipendulo- Alnetum maximowiczii	Filipendulo- Salicetum udense
<i>Chrysosplenium kamtschaticum</i>	·	·	·	·	·	·	1
<i>Equisetum hyemale</i>	+	+	·	·	·	·	·
<i>Equisetum pratense</i>	·	·	·	·	·	·	5
<i>Galium triflorum</i>	·	·	1	·	·	+	+
<i>Lilium debile</i>	·	·	·	·	·	+	·
<i>Moehringia lateriflora</i>	·	·	·	·	+	·	·
<i>Oreorchis patens</i>	·	·	·	·	·	+	·
<i>Neolindleya kamtschatica</i>	·	·	·	·	·	·	·
<i>Platanthera chorisiana</i> var. <i>elata</i>	·	·	·	·	·	+	·
<i>Platanthera sachalinensis</i>	+	+	·	·	·	·	+
<i>Poa palustris</i>	·	·	·	·	·	·	1
<i>Poa austrokurilensis</i>	+	+	·	·	·	·	·
<i>Polystichum braunii</i>	·	·	3	+	·	·	·
<i>Ranunculus repens</i>	·	·	·	·	+	·	3
<i>Rumex obtusifolius</i>	·	·	·	·	·	+	+
<i>Saxifraga purpurascens</i>	·	·	·	1	·	+	+
<i>Stellaria fenzlii</i>	+	·	·	·	·	·	·
<i>Thalictrum minus</i>	·	·	·	·	·	+	·
<i>Thermopsis lupinoides</i>	·	·	·	·	·	·	·
<i>Urtica platyphylla</i>	·	·	·	·	·	·	·
<i>Vaccinium ovalifolium</i>	·	·	·	·	+	·	+
<i>Viola selkirkii</i>	·	·	·	·	·	·	·
Моховой ярус					2	·	
Moss layer							
<i>Rhytidadelphus subpinnatus</i>	3	·	10	·	·	·	·
<i>Thamnobryum neckeroides</i>	·	·	5	·	·	·	·

Примечание. Малообильные виды, встречающиеся только в одном описании / **Note.** Non-abundant species found in one relevé:

Описание 13 / Relevé 13 — *Coptis trifolia*, *Corallorhiza trifida*, *Vaccinium hirtum*; 50 — *Tripterosperrum japonicum*; 52 — *Agrostis capillaris*, *Calamagrostis sachalinensis*, *Anaphalis margaritacea*, *Epilobium* sp.; 56 — *Huperzia miyoshiana*, *Phlegopterus connectilis*; 12 — *Arabis borealis*; 14 — *Arachniodes mutica*, *Plagiogyria maisumureana*, *Cerasus nipponica*; 15 — *Hieracium umbellatum*, *Petasites japonicus*; 54 — *Angelica gmelinii*; 55 — *Acetosa lapponica*; 10 — *Geranium yesoense*, *Trillium camschatcense*, *Trollius riedertanus*.

Таблица 4. Геоботаническая характеристика болот
Table 4. Geobotanical characteristics of bogs

Ассоциация/Association	Carici middendorffii-Sphagnetum papillosi										Rhynchospora alba-Sphagnetum	Carici limosae-Sphagnetum	Juncetum kamtschaticense	Carycetum		Sphagnetum australis	Sphagnetum vaginatum	Oxycocco-Sphagnetum	
	17	22	18	23	24	21	20	19	17a	34				35	37				36
№ описания/Relevé number	1	2	1	3	3	4	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	
Местоположение*/Habitat*	Проективное покрытие, % / Projective cover, %																		
Вид/Species	Проективное покрытие, % / Projective cover, %																		
<i>Carex middendorffii</i>	10	15	5	60	5	15	3	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Sieveria pentapetala</i>	30	10	10	10	15	+	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Sphagnetum papillosum</i>	40	25	80	15	·	20	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Drosera rotundifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Pedicularis labradorica</i>	1	+	3	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Andromeda polifolia</i>	1	+	+	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Parnassia palustris</i>	1	·	+	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Coptis trifolia</i>	+	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Ledum decumbens</i>	·	3	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Carex tsuiskikarensis</i>	·	·	·	5	1	·	5	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Rhynchospora alba</i>	·	·	·	3	1	·	30	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Sphagnetum fallax</i>	·	·	·	·	·	80	30	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	50
<i>Carex limosa</i>	·	·	10	·	·	1	·	15	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Carex sp.</i>	·	·	·	·	·	1	·	10	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Sphagnetum jensenii</i>	·	·	·	·	·	·	·	90	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Juncus kamtschaticensis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	30	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Carex livida</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	5	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Carex lyngbyei</i> subsp. <i>cryptocarpa</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Sanguisorba tenuifolia</i>	+	+	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Comarum palustre</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Lobelia sessilifolia</i>	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Phragmites australis</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Sphagnetum mirum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Eriophorum vaginatum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

Таблица 4. Продолжение

Ассоциация/Association	Carici middendorffii-Sphagnetum papilloso		Rhynchosporo- albae- Sphagnetum	Carici limosae- Sphagnetum	Juncetum kamtschat- cense	Carycetum cryptocarpaе	Sphagno- Phragmitetum australis	Sphagno- Eriophoretum vaginati	Oxycocco- Sphagnetum
<i>Calamagrostis neglecta</i>
<i>Vaccinium oxycoccos</i>	5	.	5	10
<i>Triglochin palustris</i>	10
<i>Solidago paramuschirensis</i>	+	+	+	+	.
<i>Cornus suecica</i>	+	+	+
<i>Maianthemum dilatatum</i>	+	.	+	+	.
<i>Empetrum sibiricum</i>	3	5
<i>Betula exilis</i>	1	3
<i>Ledum hypoleucum</i>	+	1
<i>Sphagnetum pulchrum</i>	30
<i>Sphagnetum russowii</i>	20
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3	.	.	+
<i>Carex pauciflora</i>	3
<i>Pinus pumila</i>	3
<i>Juniperus sibirica</i>	3
<i>Sphagnetum fuscum</i>	5
<i>Sphagnetum divinum</i>	3
<i>Aulacomnium palustre</i>	5
<i>Sphagnetum capillifolium</i>	.	10	20
<i>Sphagnetum subfulvum</i>	.	60
<i>Polytrichum strictum</i>	.	5
<i>Bryanthus gmelinii</i>	.	.	5	3
<i>Gentiana jamesii</i>	.	.	+	5
<i>Tofieldia coccinea</i>	.	.	.	1
<i>Loiseleuria procumbens</i>
<i>Sphagnetum compactum</i>	.	.	.	20	1
<i>Dilutineuron fasciculare</i>	.	.	.	5
<i>Cladonia rangiferina</i>	.	.	.	2	1
<i>Cladonia kanewskii</i>	.	.	.	3
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	80

Таблица 4. Окончание

Ассоциация/Association	Carici middendorffii-Sphagnetum papillosi	Rhynchosporoalbae-Sphagnetum	Carici limosae-Sphagnetum	Juncetumkamtschaticense	СарысарпаСарысарпа	Sphagno-Phragmitetumaustralis	Sphagno-Eriophoretumvaginati	Охусоссо-Sphagnetum
<i>Calamagrostis purpurea</i> subsp. <i>langsдорffii</i>	20	.	5	.
<i>Sphagnum majus</i>
<i>Lathyrus pilosus</i>	30	.	.	.
<i>Lysichiton kamtschaticense</i>	+	+	.	.
<i>Scutellaria yezoensis</i>	+	+	.	.
<i>Trientalis europaea</i>	+	+	.	+
<i>Equisetum palustre</i>	+	.	.
<i>Filipendula kamtschatica</i>	3	.	.	.
<i>Cirsium kamtschaticum</i>	2	.	.	.
<i>Viola langsдорffii</i>	1	.	.	.
<i>Carex dolichocarpa</i>	+	.	.	+
<i>Drosera anglica</i>	.	.	+
<i>Hosta rectifolia</i>
<i>Iris setosa</i>	+	.	.	+	.	.	5	.
<i>Platanthera tipuloides</i>	+	.	.	.	1	.	.	+
<i>Primula cuneifolia</i>
<i>Tilingia ajanensis</i>	1	.	+	.	.	.	3	.
<i>Trichophorum cespitosum</i>	1
<i>Pleurozium schreberi</i>	.	+

Примечание. Малообильные виды, встречающиеся только в одном описании / **Note.** Non-abundant species found in one relevé:

Описание 17 / Relevé 17 — *Swertia tetrapetala*, *Vaccinium microcarpum*; 22 — *Вруш* cf. *pseudotriquetrum*; 18 — *Selaginella selaginoides*, *Calamagrostis* aggr. *purpurea*; 23 — *Dicranum majus*; 24 — *Agrostis flaccida*, *Pedicularis chamissonis*; 17a — *Juncus proeminens*, *J. filiformis*; 34 — *Acetosa lapponica*, *Angelica geniflexa*, *Pleurosperrum uralense*, *Ptarmica macrocephala*, *Trollius riederianus*; 36 — *Lonicera caerulea*, *Sasa kurilensis*, *Thermopsis lupinoides*.

*Местоположение: 1 — край болота, 2 — кочка, 3 — гряда, 4 — пологая часть, 5 — мочажина, 6 — пойма.

*Habitat: 1 — swamp edge, 2 — hummock, 3 — ridge, 4 — plain, 5 — hollow, 6 — flood-land.

Таблица 5. Координаты описаний
Table 5. Relevé coordinates

№ описания Relevé number	Дата Date	N (°)	E (°)	Высота (м над ур. м.) Height (m a. s. l.)
1	29.08.2019	46.2139807	150.3149204	8.97
2	29.08.2019	46.21402978	150.314364	7.25
3	29.08.2019	46.21295079	150.3118043	3.35
4	29.08.2019	46.21246536	150.3122418	7.22
5	30.08.2019	46.2123534	150.3174073	19.05
6	30.08.2019	46.21200752	150.3179532	27.88
7	30.08.2019	46.21437541	150.3247646	11.59
8	30.08.2019	46.21487294	150.3274691	93.04
8a	30.08.2019	46.21507086	150.3277253	87.88
9	30.08.2019	46.22078446	150.3348585	90.03
10	01.09.2019	46.20927537	150.3199332	14.87
11	01.09.2019	46.20916561	150.3201378	11.72
12	01.09.2019	46.20906052	150.3200745	8.06
13	01.09.2019	46.20846613	150.3202546	46.58
14	02.09.2019	46.16693153	150.3399713	189.57
15	02.09.2019	45.6305277	149.462895	9.28
16	03.09.2019	45.65417492	149.5444697	251.01
17	04.09.2019	45.65420587	149.5444681	252.9
18	04.09.2019	45.65318934	149.5457416	252.18
19	04.09.2019	45.65231944	149.5459281	249.81
20	04.09.2019	45.6519402	149.5459702	247.68
20a	04.09.2019	45.6518762	149.5461672	245.78
21	04.09.2019	45.65018079	149.5465539	243.8
22	04.09.2019	45.6495168	149.5463511	238.08
23	04.09.2019	45.64912954	149.5490847	241.35
24	04.09.2019	45.6498703	149.550535	244.58
25	05.09.2019	45.63407246	149.4655893	15.33
25a	05.09.2019	45.63407327	149.4656462	12.37
25b	05.09.2019	45.63407331	149.4655062	16.06
26	05.09.2019	45.63616043	149.4663116	15.36
27	05.09.2019	45.64557	149.47049	20.28
28	05.09.2019	45.64552207	149.4706127	21.55
29	05.09.2019	45.64601841	149.4710217	27.52
30	05.09.2019	45.64627352	149.4713524	40.35
31	05.09.2019	45.64742903	149.4744157	106.12
32	05.09.2019	45.6487688	149.4756459	137.62
33	05.09.2019	45.64613597	149.4754874	49.55
34	05.09.2019	45.64531981	149.47546	15.95
35	05.09.2019	45.64525856	149.4757441	16.53
36	05.09.2019	45.64523641	149.4758675	18.46
37	05.09.2019	45.6449554	149.47667	19.88
38	05.09.2019	45.64304054	149.4770346	12.17
39	05.09.2019	45.62776104	149.4987225	217.6

Таблица 5. Окончание

№ описания Relevé number	Дата Date	N (°)	E (°)	Высота (м над ур. м.) Height (m a. s. l.)
40	05.09.2019	45.62784187	149.4988161	218.28
41	05.09.2019	45.62806524	149.499238	221.96
42	07.09.2019	46.21457135	150.3080208	109.73
43	07.09.2019	46.20890632	150.3061177	145.33
44	07.09.2019	46.20668292	150.3040278	207.98
45	08.09.2019	46.22476014	150.4006596	16.78
46	08.09.2019	46.22404735	150.4021341	59.54
47	08.09.2019	46.22254631	150.4025091	63.24
48	08.09.2019	46.22411876	150.4017409	56.09
48a	08.09.2019	46.22472574	150.4012131	47.24
49	08.09.2019	46.22610834	150.3952044	21.85
50	09.09.2019	46.2100428	150.3206544	35.61
51	09.09.2019	46.21015782	150.3207932	44.5
53	09.09.2019	46.2108435	150.321367	89.98
54	09.09.2019	46.21163915	150.3216441	93.42
55	10.09.2019	46.20893401	150.3221896	47.44
56	10.09.2019	46.20878472	150.3232139	60.9
57	10.09.2019	46.2110	150.3187	19.43

На более пологих склонах растительные сообщества очень богаты, часто в них невозможно выделить доминирующие виды. Наиболее характерными являются *Potentilla megalantha*, *Rhododendron kamtschaticum*, *Stellaria ruscifolia*, *Tilingia ajanensis*, *Artemisia schmidtiana*, *Rhodiola rosea*, вместе с ними виды разнотравных лугов. У подножия скал в Новокурильской бухте найден небольшой участок с доминированием *Cochlearia officinalis* – вида, характерного для сырых скал, находящихся под действием прибоя (Barkalov, 2002).

Луга

Луга распространены в основном на морских террасах вдали от моря, а также вдоль рек и ручьев. Среди них можно выделить разнотравные, вейниковые и высокотравные луга, местами плавно переходящие друг в друга.

Разнотравные луга (*Sanguisorbetum tenuifolii*) располагаются на приморских террасах, в основном на пологих наветренных участках. В их сообществах многие растения имеют сходное обилие, наиболее заметную роль играют *Sanguisorba tenuifolia*, *Anemonastrum villosissimum*, *Iris setosa*, с большим постоянством встречаются *Festuca rubra*, *Agrostis flaccida*, *Trisetum alaskanum*, *Potentilla stolonifera*, *Saussurea riederi* и др. (табл. 2). На более крутых склонах в сложении сообществ участвуют *Artemisia arctica*, *Bistorta vivipara*, *Lloydia serotina*,

Tofieldia coccinea, *Vaccinium vitis-idaea*, *Primula fauriei* – виды, более характерные для субальпийских лужаек, скальных выходов и тундровых сообществ, или верещатников (Tatewaki, 1957; Barkalov, 2002).

По данным Д.П. Воробьева (Vorob'ev, 1963), разнотравные и вейниково-разнотравные луга на о. Уруп встречаются также в горах на высотах 600–800 м, на местах, наиболее подверженных воздействию ветров – на перегибах склонов и бровках морских террас. В середине прошлого века луга активно выкашивались, причем не только вблизи поселений – сенокосы закладывали в горах, откуда сено привозили по снегу зимой.

Вейниковые луга (*Calamagrostidetum langsдорфii*) с доминированием *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsдорфii* располагаются в долинах рек и на удаленных от моря участках приморских террас, часто между высокотравными и разнотравными лугами с одной стороны и бамбучниками и ольховниками – с другой. В сообществах с доминированием вейника встречаются как виды высокотравья – *Cirsium kamtschaticum*, *Artemisia montana*, так и невысокий бамбук *Sasa kurilensis*, а местами и отдельные экземпляры *Sorbus sambucifolia* и *Spiraea betulifolia*. В.Ю. Баркалов (Barkalov, 2002) связывает развитие вейниковых лугов с ухудшением дренажа, а М. Tatewaki (1957) относит долинские сообщества, принадлежащие к выделенной им

Calamagrostis-Filipendula Association, к травяным болотам.

Высокотравные луга (*Filipenduletum camtschatici*), образованные *Filipendula camtschatica*, *Cirsium kamtschaticum*, *Cacalia robusta*, *Senecio cannabinifolius*, располагаются как в нижних частях склонов, прилегающих к морю, так и в долинах рек и ручьев. По данным В.Ю. Баркалова (Barkalov, 2002), они приурочены к местам с богатыми гумусированными почвами. Высота травостоя достигает двух и более метров. Под пологом высокотравья довольно часто встречаются *Botrychium robustum*, *Viola selkirkii*, *Oreorchis patens*, *Galium triflorum*, из мхов — *Rhytidiadelphus japonicus*. По более влажным местам растет *Lysichiton camtschaticense*, а вдоль ручьев — *Saxifraga purpurascens*. Вдоль рек и ручьев разрастается *Petasites japonicus*, который иногда входит в состав высокотравных лугов или образует практически чистые заросли.

Болота

Обширная грядово-озерковая болотная система расположена в южной части острова. Она занимает полого наклоненное плато, озерки вытянуты перпендикулярно уклону. Система состоит из нескольких болотных массивов, один из которых — мезоолиготрофный грядово-озерковый массив — был обследован нами.

Болотный массив расположен на высоте 240–250 м над ур. м., на склоне, сложенном водоупорными вулканическими породами. Ближе к центру массива склон образует невысокие (0.5–1 м) террасы, где на поверхность выходит минеральный грунт. Глубина торфа около 0.5–1.5 м. Поверхность болота повторяет очертания подстилающей поверхности — у края массива встречаются бугры с литогенной основой (С.Ф. Хохлов, личное сообщение), а ближе к центру гряды повторяют уступы склона, а озерки располагаются под ними.

Наиболее часто на исследованном болотном массиве встречаются сообщества **миддендорфоосоково-сфагновой ассоциации (*Carici middendorfii-Sphagnetum papillosum*)**. Они занимают пологие окраины болотного массива, ближе к центру встречаются на кочках, а в наиболее обводненной центральной части — на грядах. Ассоциация характеризуется доминированием или заметным участием в травяно-кустарничковом ярусе *Carex middendorfii* и *Sieversia pentapetala*, а в моховом покрове — *Sphagnum papillosum*. Обычны также *Drosera rotundifolia*, *Pedicularis labradorica*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Parnassia palustris*. В зависимости от местоположения сообществ, можно выделить варианты с участием мезофильных видов, таких как *Solidago paramuschirensis*, *Cornus suecica*, и болотных кустарничков — *Empetrum sibiricum*, *Betula exilis*, *Ledum hypoleucum*, *Vaccinium uliginosum*. Та-

кие сообщества располагаются по более сухим местообитаниям на краю массива и на кочках недалеко от края. В моховом ярусе, кроме *Sphagnum papillosum*, по краю массива обильны *S. pulchrum*, *S. russowii*, *Polytrichum juniperinum*, а на кочках — *Sphagnum subfulvum*, *S. fuscum*, *S. divinum*, *S. capillifolium*. По грядам, заходящим вглубь массива и окруженным озерами, в миддендорфоосоково-сфагновых сообществах заметную роль играют виды кустарничковых тундр — *Bryanthus gmelinii*, *Tofieldia coccinea*, *Loiseleuria procumbens*, встречаются *Gentiana jamesii*, *Ledum decumbens*, *Trichophorum cespitosum*, а по краям гряд, поскольку ширина их незначительна (1–2 м), располагаются виды более увлажненных местообитаний — *Carex tsuishikarensis* и *Rhynchospora alba*. В моховом покрове заметную роль играет *Sphagnum compactum*, встречаются *Dilutineuron fasciculare*, *Dicranum majus*, *Pleurozium schreberi*. В центральной части массива найдены гряды, на которых моховой покров образован *Racomitrium lanuginosum*, без участия сфагновых мхов. На некоторых грядах заметную роль играют лишайники — *Cladonia rangiferina*, *C. kanewskii*.

На более влажных местообитаниях, располагающихся между краем массива и озерами, в миддендорфоосоково-сфагновых сообществах встречаются более влаголюбивые виды — *Carex limosa*, *Hosta rectifolia*, а ближе к озерам — *Lobelia sessilifolia*. Количество видов разнотравья заметно ниже, чем по краям массива. В моховом покрове обильны *Sphagnum fallax*, местами преобладающий над *S. papillosum*. Здесь же распространены **пухляково-сфагновые сообщества (*Trichophoro cespitosae-Sphagnetum*)**, а более пониженные участки занимают **цуйсикаринскоосоково-сфагновые (*Cariceto tsuishikarensis-Sphagnetum*)** и **топяноосоково-сфагновые болота (*Cariceto limosae-Sphagnetum*)**. Это довольно бедные сообщества, местами занимающие обширные площади. Кроме доминирующих видов, в них встречаются *Drosera anglica* и *Pedicularis labradorica*, изредка — *Primula cuneifolia*. В моховом покрове обильны *Sphagnum fallax*, *S. jenzenii*. По окраинам обводненных мочажин располагаются небольшие куртины *Rhynchospora alba* и *Eleocharis palustris*, в мочажинах встречаются *Carex tsuishikarensis* и *Juncus kamtschaticensis*. В мочажинах, расположенных по краю массива, отмечены также *Carex dolichocarpa*, *C. livida*, *Juncus prominens*, *J. filiformis*.

Водная растительность большинства озерков довольно бедная, в них встречаются сообщества *Potamogeton natans* и *Sparganium hyperboreum*. В центральной части болотного массива в одном из озерков, расположенных под террасовидным уступом минерального склона, обнаружены заросли *Myriophyllum ussuriense*, обильны также *Isoetes asiatica* (Glazkova, Liksakova, 2021), единично

встречается *Utricularia* × *ochroleuca*¹. Здесь же был обнаружен *Sparganium kawakamii*, ранее известный на Курилах только с о. Итуруп (Barkalov, 2009).

Предварительно данный массив можно отнести к болотам-плащам. Описаний подобных болотных массивов в литературе не найдено. По мнению Т.К. Юрковской (личн. сообщение), ознакомившейся с нашими материалами, с большой вероятностью его можно отнести к особому типу, однако для этого необходимы дополнительные, более подробные исследования.

Низинные и переходные болота встречаются в долинах рек и были описаны нами у р. Кама. На низинных болотах наиболее широко распространены **скрытоплодноосоковые** сообщества (**Caryetum cryptocarpaе**) с доминированием *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, совместно с которой наряду с видами заболоченных местообитаний — *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Lobelia sessilifolia*, *Lathyrus pilosus*, *Lysichiton camtschaticense*, *Scutellaria yezeensis* — произрастают луговые виды *Sanguisorba tenuifolia*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, *Iris setosa*, *Viola langsdorffii* и др. Местами развит моховой покров из *Sphagnum majus*. Кроме того, встречаются небольшие участки **пушицево-сфагновых** (**Sphagno—Eriophoretum vaginati**) сообществ с доминированием *Eriophorum vaginatum*, а также **тростниково-сфагновые** (**Sphagno—Phragmitetum australis**) болота с обилием *Phragmites australis*, *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*, *Sphagnum mirum*. На наиболее заболоченных участках, образовавшихся на месте заросших стариц, хорошо выражен сфагновый покров. Здесь развиваются озера, вытянутые перпендикулярно течению реки. На таких участках по понижениям встречается *Triglochin palustris*, а на грядах — *Vaccinium oxycoccos*, *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, образуя **клеквенно-сфагновые болота** (**Oxycocco—Sphagnetum**), в моховом покрове которых доминирует *Sphagnum fal-lax*.

М. Tatewaki (1928) приводит для заболоченных речных долин Урупа *Carex lyngbyei*-Consociation, которая объединяет сообщества с доминированием осоки (*Carex lyngbyei*, *C. vesicaria*) и участием видов заболоченных местообитаний. Эти сообщества сходны с описанными нами скрытоплодно-осоковыми сообществами.

Помимо описанных нами сообществ для острова приводятся небольшие сфагновые болота, расположенные вдоль морских побережий и об-

разованные путем отделения и заболачивания лагун (Tatewaki, 1931; Razjigaeva et al., 2019).

Леса и кустарниковые сообщества

На о. Уруп распространены **каменноберезовые леса**, образованные *Betula ermanii*. Здесь это единственная лесная формация. В древостое вместе с каменной березой растут *Sorbus commixta*, *Alnus maximowiczii* и *Cerasus kurilensis*. Высота древостоя в исследованных сообществах 5–7 м, сомкнутость крон 0.5–0.7. Преобладают **каменноберезняки бамбучниковые** (**Saso—betuletum ermanii**) с доминированием *Sasa kurilensis* высотой до 2 м. Под покровом бамбука располагается подлесок, состоящий из *Taxus cuspidata*, *Ilex rugosa*, реже *Euonymus alata*, *E. miniata*, *Lonicera chamissoi*, *Toxicodendron orientale*, а при продвижении от побережья в глубь острова появляются *Weigela mid-dendorffiana* и *Hydrangea petiolaris*. В травяном ярусе встречаются виды бореального мелкотравья — *Maianthemum dilatatum*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Orthilia secunda*, а также *Dryopteris expansa*, *Galium kamtschaticum* и др., заходят виды высокотравья (табл. 3). Довольно разнообразен состав орхидных: здесь встречаются *Goodyera maximowicziana*, *Oreorchis patens*, *Platanthera sachalinensis*, *P. chorisiana* var. *elata* и др. Встречаются каменноберезняки с плотно сомкнутым бамбуком (до 100%), под пологом которого присутствуют лишь единичные травянистые растения. В каменноберезовых лесах с разреженным ярусом бамбука в травяном покрове местами доминирует *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*, образуя **каменноберезняки вейниковые** (**Calamagrostio—Betuletum ermanii**). Покрытие вейника достигает в них 60%. В некоторых сообществах обильна *Carex falcata*. Моховой покров в обеих ассоциациях выражен слабо, изредка на участках с разреженным бамбуком проективное покрытие мхов достигает 15%. В нижних частях склонов, примыкающих к долинам, в полосе 10–20 м шириной располагаются **каменноберезняки высокотравные** (**Filipendulo—betuletum ermanii**). В их подлеске встречается *Sambucus miquelii*, а в травостое доминирует *Filipendula camtschatica*, обильны *Cacalia robusta*, *Aruncus dioicus*, *Dryopteris expansa*, *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii*. Под высокотравьем встречаются *Allium ochotense*, *Galium triflorum*, *Peracarpa circaeoides* и др.

По данным С.Ю. Гришина (Grishin, 2008), каменноберезняки на охотоморской стороне острова поднимаются выше, чем на тихоокеанской, и достигают 600–700 м над ур. м., причем первые характеризуются более разнообразным флористическим составом.

Заросли ольховника *Alnus maximowiczii* отмечены вдоль ручьев, в ложбинах и местами на склонах. Встречаются **ольховники бамбучниковые**

¹ Впервые приводится для о. Уруп. Обнаруженные нами растения ранее были ошибочно отнесены к *Utricularia minor* L. (Glazkova Liksakova, 2021), позднее определены А.А. Бобровым как гибрид *U. intermedia* Hayne × *U. minor* (= *U. × ochroleuca* R. W. Hartm.).

(**Saso—Alnetum maximowiczii**), сходные по составу нижних ярусов с каменноберезняками. Такой ольховник был описан в верхнем течении р. Быстрой. Высота древостоя 5–7 м, сомкнутость 0.7. К *Alnus maximowiczii* примешиваются *Sorbus commixta* и *Betula ermanii*. В подлеске встречаются *Taxus cuspidata*, *Ilex rugosa*, *Euonymus macroptera* и лиана *Hydrangea petiolaris*, которая поднимается по стволам или образует стелющиеся формы. В травяно-кустарничковом ярусе кроме видов бореального мелкотравья иногда встречаются *Vaccinium ovalifolium* и редкие папоротники *Arachniodes mutica* и *Plagiogyria matsumureana*. **Ольховники высокотравные (Filipendulo—Alnetum maximowiczii)** распространены в долинах ручьев и в ложбинах. Высота древостоя 5–7 м, сомкнутость 0.8–0.9. Кустарниковый ярус практически не выражен или представлен единичными экземплярами *Sambucus miquelii*. В травостое доминируют *Filipendula camtschatica* или *Caecalia robusta*, встречаются *Heracleum lanatum*, *Caecalia kamtschatica*, *Arunco dioicus*, *Cirsium kamtschaticum* и др. **Ольховники вейниковые (Calamagrostio—Alnetum maximowiczii)** встречаются как в нижних частях склонов, так и на морских террасах за полосой вейниковых и высокотравных лугов (по направлению от моря вглубь острова). В последнем случае они невысокие (2–3 м). В травостое вместе с вейником растут виды высокотравья.

Ивняки из *Salix udensis* распространены в поймах рек. Встречаются **ивняки белокопытниковые, высокотравные и заболоченные** с *Carex lynghbyei* subsp. *cryptocarpa* и *Lysichiton camtschaticense*.

Заросли кедрового стланика (Pinetum pumilae), судя по спутниковым снимкам, широко распространены в горах и в северной оконечности острова. Мы наблюдали их на пологих горных склонах и плато в южной части острова, где они образуют сообщества совместно с бамбуком, рябиной бузинолистной (*Sorbus sambucifolia*), часто с примесью каменной березы. Ближе к морю они образуют комплексы с участками разнотравных лугов.

М. Tatewaki (1957) указывает, что заросли кедрового стланика распространены по всему острову выше 200–300 м, а часто спускаются и ниже по склонам холмов и морских террас. По данным Д.П. Воробьева (Vorob'ev, 1963), на о. Уруп кедровый стланик встречается от береговых террас до высоты 800–900 м над ур. м.

Заросли бамбука

Заросли бамбука, или бамбучники (Sasetum kurilensis) распространены как на склонах, так и на плато, а также на прирусловых валах в пойме р. Быстрой. Высота бамбука колеблется от 0.5 до 2.5 м. Встречаются как чистые заросли, так и с примесью *Pinus pumila* и *Sorbus sambucifolia*. Под

пологом бамбука отмечены *Taxus cuspidata*, *Ilex rugosa*, *Lonicera chamissoi*, в травостое местами обильны осоки, встречаются *Thermopsis lupinoides*, *Cirsium kamtschaticum*, *Lilium debile* и виды бореального мелкотравья. На прирусловых валах под бамбуком обилён *Equisetum hyemale*.

Для выживания бамбука зимой необходим высокий снеговой покров, поэтому бамбучники не встречаются на обдуваемых склонах. Кроме того, бамбук избегает заболачивания и затенения (Vorob'ev, 1963; Barkalov, 2002).

Кустарничковые сообщества

Сообщества с доминированием вересковых кустарничков относят к горно-тундровым или к верещатникам (Vorob'ev, 1963; Grishin, 2008; Barkalov, 2009). Они были описаны нами на вершине сопки в южной части острова, на высоте 215–220 м над ур. м. Это **кустарничковые сообщества с доминированием шикши (Vaccinio—Empretretum sibirici)**, наряду с которой встречаются *Arctostaphylos alpina*, *Ledum hypoleucum*, *Vaccinium uliginosum*. Отдельными пятнами среди шикшевников располагаются сообщества с преобладанием *Bryanthus gmelinii* и *Loiseleuria procumbens (Bryantho—Loiseleurietum)*, в которых также обильна *Sieversia pentapetala*, встречаются *Carex stylosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Tilingia ajanensis*, *Trichophorum cespitosum*, *Calamagrostis urelytra*. По окраинам верещатникового участка располагаются куртины кедрового стланика, вокруг которых обильны *Rhododendron aureum* и *Ledum hypoleucum*.

Тундроподобные сообщества – шикшевники – также отмечены на наиболее обдуваемых участках склонов и на бровках морских террас. В их сложении принимают участие *Lloydia serotina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Rhodiola rosea*, *Tilingia ajanensis*, местами обилён *Cornus suecica*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основе имеющихся литературных источников мы сравнили растительность о. Уруп с растительностью соседних островных и материковых территорий. Наиболее широко распространены мертензиево-гонкениевые и колосняково-высокотравные сообщества. Они характеризуются преобладанием видов, более или менее устойчивых к воздействию засоления. Это ограниченный набор видов, и такие сообщества встречаются и на других островах Курильской гряды, на Командорских, Алеутских островах, Сахалине и в северной части о. Хоккайдо, характерны они и для континентального побережья Японского и Охотского морей (Talbot, Talbot 1994; Dudov, 2018). Более ограниченное распространение имеют сообщества асс. *Carici macrocephalae—Leymetum* и моно-

доминантные сообщества из *Carex pumila*, поскольку слагающие их виды распространены только на южных островах или имеют дизъюнктивный ареал (Barkalov, 2002, 2009). На территориях, где *Carex macrocephala* и *C. pumila* отсутствуют, в песчаных местообитаниях представлены сообщества асс. *Lathyrus maritimus*–*Elymus mollis* (Talbot, Talbot 1994). Менее однозначна ситуация с приморскими разнотравными лугами (*Varioherboso*–*Galietum ruthenicum*). Так, В.Ю. Баркалов (Barkalov, 2002) приводит подобные сообщества для большинства Курильских островов. Сообщества с доминированием шиповника широко распространены как на островах, так и на материке, из них сообщества с участием видов разнотравных лугов (асс. *Varioherboso*–*Rosetum rugosae*) встречаются лишь на Южных Курилах (Vorob'ev, 1963).

Сообщества кедрового стланика распространены на большинстве островов Курильского архипелага. Отсутствуют они лишь в районах активной вулканической деятельности, поскольку кедровый стланик плохо переносит пеплопад (Vorob'ev, 1963; Barkalov, 2002). Заросли кедрового стланика обычны и на материковой части северо-восточной Азии, в особенности в лесотундровой зоне и в высокогорьях (Kolesnikov, 1955).

Каменноберезняки высокотравные распространены на Южных и Средних Курильских островах, на Сахалине, в материковой части российского Дальнего Востока от Приморья до Камчатки, в Японии и Корее, занимая высокогорья на юге и спускаясь до уровня моря на севере (Kolesnikov, 1955; Krestov, 2003; Neshataeva, 2009). Каменноберезняки бамбучниковые встречаются преимущественно на Южных Курилах, а также на Сахалине, в Японии и Корее, причем южнее они поднимаются в горы и встречаются у верхней границы леса, примыкая к зарослям кедрового стланика (Okitsu, 2003). На о. Уруп проходит северная граница распространения каменноберезняков бамбучниковых. Именно здесь они господствуют – южнее встречаются и другие типы лесов, а севернее бамбук находится в угнетенном состоянии и не играет заметной роли в сложении растительных сообществ (Vorob'ev, 1963).

Наибольшую сложность представляло выделение ассоциаций травяных и кустарничковых сообществ, поскольку они, как правило, полидоминантны и часто содержат ряд общих видов. Кластерный анализ позволил объединить наиболее близкие описания и составить представление о дистанции между выделенными группами описаний (рис. 1). Так, сообщества асс. *Carici macrocephalae*–*Leymetum* сложены видами с особыми экологическими требованиями – галофильными и факультативно-галофильными псаммофитами, из-за чего некоторые авторы выделяют их в от-

дельную группу (Volkova et al., 2007). На кластерной диаграмме эти сообщества также стоят совершенно особняком.

Сообщества вересковых кустарничков широко распространены на Северных Курилах, на Командорских и Алеутских островах, где они занимают обширные площади, образуя кустарничковые тундры. Южнее, как и на о. Уруп, верещатники занимают обдуваемые местообитания с бедными почвами. Встречаются они также в тундровом поясе на Камчатке и в Японии (Barkalov, 2002; Krestov, 2004; Okitsu, 2016).

Довольно широко распространены ивняки из ивы удской (*Salix udensis*). Они встречаются в поймах рек на Сахалине и Хоккайдо, Южных и Средних Курилах, п-ове Камчатка и, вероятно, – полосой вдоль материкового побережья Татарского пролива (Grishin, Barkalov, 2009; Korznikov, Popova, 2018).

Высокотравные луга распространены на о. Хоккайдо, Южных и Средних Курилах, Сахалине, Камчатке. Такую же ассоциацию ранее выделял М. Tatewaki (1963). По его данным, высокотравные луга являются тихоокеанским элементом, не идущим восточнее Командорских островов. В более ранней работе М. Tatewaki (1928) выделяет среди высокотравных лугов две ассоциации: *Filipendula*–*Cirsium*–Association и *Senecio*–*Cacalia*–Association, отмечая приуроченность второй к аллювиальным местообитаниям. Позднее же М. Tatewaki (1931) объединяет их в одну ассоциацию *Filipendula*–*Cacalia*–*Petasites*–Association, а в обобщающей работе по Средним Курилам (Tatewaki, 1957) отмечает, что *Cacalia hastata* subsp. *orientalis* (*C. robusta*) на Урупе находится на северном пределе распространения. Д.П. Воробьев (Vorob'ev, 1963) выделяет ряд ассоциаций с господством разных видов – *Filipendula camtschatica*, *Cacalia robusta*, *Senecio cannabifolius*, *Heracleum lanatum*, *Petasites japonicus*. В.Ю. Нешатаева (Neshataeva, 2009) выделяет группу формаций *Filipenduletosum kamtschaticae* – камчатские крупнотравные луга, сообщества которой представлены одной формацией *Filipenduleta kamtschaticae* и рядом ассоциаций – шеломайниковой, разнотравно-крупнотравной и вейниково-шеломайниковой. В отличие от приведенных исследований, согласно нашим данным, на изученных нами территориях на Урупе преобладают высокотравные сообщества со смешанным составом доминантов.

Разнотравные луга *Sanguisorbetum tenuifolii* широко распространены на Южных и Средних Курилах. Они практически не отличаются от лугов в северной части о. Итуруп, сходны с лугами на о. Симушир, южнее же их видовой состав и обилие некоторых видов заметно меняются (Tatewaki, 1931; Vorob'ev, 1963). На Камчатке рас-

пространены разнотравные луга (Neshataeva, 2009), которые, несмотря на сходство некоторых доминантных видов, довольно значительно отличаются по видовому составу от лугов на о. Уруп. Вейниковые луга М. Tatewaki (1931) считает наиболее распространенными травяными сообществами на Средних Курилах. По его мнению, они сформировались относительно недавно на вулканических почвах.

Согласно палинологическим исследованиям, луга широко распространились на Курилах в позднем голоцене, в период похолодания 1300–1700 лет назад (Razjigaeva et al., 2008).

Бамбучники приводятся для Южных и Средних Курильских островов, а также для Сахалина и Японии, причем южнее в их сложении принимают участие не только *Sasa kurilensis*, но и другие виды бамбука. Чистые заросли бамбука образуются на вырубках и гарях (Vorob'ev, 1963; Barkalov, 2002).

Довольно мало информации о растительности болот. Лишь некоторые из описанных нами ассоциаций удалось найти в литературе. Описания миддендорфоосоково-сфагновых сообществ приводятся для Камчатки, Сахалина, Хоккайдо (Vlastova, 1960; Neshataeva, 2009; Nishimura et al., 2009). Флористический состав этих сообществ сходный, единственным существенным отличием описанных нами сообществ от таковых Сахалина и Хоккайдо является широкое распространение *Sieversia pentapetala*, обычной также для кустарничково-моховых болот большей части Курильских островов и Камчатки (Barkalov, 2002; Neshataeva, 2009). Скрытоплодноосоковые сообщества приводятся для Сахалина, Средних и Северных Курил, встречаются они и на Командорских островах (Tatewaki, 1957; Vlastova, 1960; Barkalov, 2002; Krestov, 2004). Пухоносово-сфагновые и топяноосоково-сфагновые сообщества приводятся для Сахалина, для мочажин и их окраин, однако в них преобладает другой вид сфагнума – *Sphagnum lindbergii*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нашими исследованиями охвачена значительная часть разнообразия растительности острова – леса, заросли кустарников, луга, болота, кустарничковые сообщества. При анализе материала использована эколого-фитоценотическая классификация растительности. Приведены геоботанические описания с указанием видового состава сообществ и обилия слагающих их видов.

Пока неясным остается типологическое положение крупного болотного комплекса в южной части острова. Болото расположено на пологом склоне, подстилаемом вулканическими породами, вне долин крупных рек, его массивы облада-

ют хорошо выраженной грядово-озерковой структурой. Подобных по структуре болотных массивов не удалось найти ни по данным дистанционного зондирования Земли, ни по описаниям в литературе.

Растительность острова, несомненно, нуждается в дальнейших, более подробных исследованиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность организаторам и участникам комплексной экспедиции “Восточный бастион – Курильская гряда”, проведенной Экспедиционным центром Министерства обороны РФ и Русским географическим обществом в 2019 г. Авторы признательны С.Ф. Хохлову за информацию о подстилающих породах болота, Т.К. Юрковской за консультацию по типологии болот, И.С. Степанчиковой за определение лишайников и Л.Е. Курбатовой за определение *Racomitrium lanuginosum*, а также В.Ю. Баркалову за консультацию при определении *Poa austrokurilensis*, П.Г. Ефимову и И.А. Савинову за помощь при определении сложных в систематическом отношении таксонов Orchidaceae и *Euonymus*, А.А. Боброву за определение *Utricularia × ochroleuca* и А.В. Гребенюку за определение *Sparganium kawakamii*. Отдельное спасибо П.В. Крестову и И.Н. Сафроновой за глубокий и содержательный анализ рукописи нашей статьи и ценные замечания.

Работа авторов проводилась в рамках госзадания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по следующим темам: “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”, № 121032500047-1 (работа Н.С. Ликсаковой), “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы”, № АААА-А 19-119031290052-1 (работа Е.А. Глазковой), “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” № 121021600184-6 и частично поддержана грантом РФФИ № 18-05-60093 (работа Е.Ю. Кузьминой).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 2002. Очерк растительности. – В кн.: Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы международного Курильского проекта). Владивосток. С. 35–66.
- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 2009. Флора Курильских островов. Владивосток. 468 с.
- [Czernyadjeva et al.] Чернядьева И.В., Ахти Т., Болдина О.Н., Чесноков С.В., Давыдов Е.А., Дорошина Г.Я., Федосов В.Э., Хетагуров Х.М., Конорева Л.А., Коткова В.М., Кузьмина Е.Ю., Лаврентьев М.В., Ликсакова Н.С., Николаев И.А., Попова Н.Н., Сафронова Т.В., Шадрина С.Н., Яковченко Л.С. 2020. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 6. – Ново-

- сти сист. низших раст. 54 (2): 537–557.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.537>
- [Dudov] Дудов С.В. 2018. Травяная растительность побережья Японского моря (Лазовский гос. природный заповедник им. Л.Г. Капланова. Приморский край). — Растительность России. 32: 19–34.
- Ellis L.T. et al. 2021. New national and regional bryophyte records. — *Journal of Bryology* (in press).
- Engler A., Diels L. 1936. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Aufl. 11. 374–386.
- [Ganzei] Ганзей К.С. 2008. Геосистемы Южных и Средних Курильских островов. — *Геогр. и природ. ресурсы*. 3: 90–95.
- Ganzei K.S. 2015. Some geo-botanic features of the Kurile Islands. — *Miscellanea Geographica. — Regional Studies on Development*. 19 (2): 33–39.
<https://doi.org/10.1515/mgrsd-2015-0004>
- [Glazkova, Liksakova] Глазкова Е.А., Ликсакова Н.С. 2020. Новые и редкие адвентивные виды сосудистых растений Курильских островов. — *Бот. журн.* 105 (12): 1226–1234.
<https://doi.org/10.31857/S000681362010004X>
- [Glazkova, Liksakova] Глазкова Е.А., Ликсакова Н.С. 2021. Новые и редкие виды сосудистых растений с Курильских островов: распространение, экология и состояние популяций. — *Сибирский экологический журнал*. 2: 162–173.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20210203>
- [Grishin] Гришин С.Ю. 2008. География растительного покрова Курильских островов (к карте растительности архипелага). — *Изв. РГО*. 140 (5): 8–15.
- [Grishin, Barkalov] Гришин С.Ю., Баркалов В.Ю. 2009. Растительный покров северных Курил. — *Вестник ДВО РАН*. 3: 61–69.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1955. *Очерк растительности Дальнего Востока*. Хабаровск. 105 с.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1963. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов. — *Вопросы географии Дальнего Востока*. Хабаровск. 6: 158–182.
- [Korzniuk, Popova] Корзников П.А., Попова К.Б. 2018. Пойменные крупнотравные леса острова Сахалин (класс *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973). — *Растительность России*. 33: 66–91.
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.33.66>
- [Kovtunovich] Ковтунович П.Ю. 2009. Геологическое строение. — В кн.: *Атлас Курильских островов*. М.; Владивосток. С. 138–153.
- Krestov P. 2003. Forest Vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East). — In: *Forest Vegetation of North-east Asia*. P. 93–180.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0143-3>
- [Krestov] Крестов П.В. 2004. Растительный покров Командорских островов. — *Бот. журн.* 89 (11): 1740–1762.
- Lance G.N., Williams W.T. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems. — *The Computer Journal*. 9 (4): 373–380.
- [Lavrenko] Лавренко Е.М. 1950. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. — *Проблемы ботаники*. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 530–548.
- McCune B., Mefford M.J. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6.12. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software.
- [Neshataeva] Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М. 537 с.
- Nishimura A., Tsuyuzaki Sh., Haraguchi A. 2009. A chronosequence approach for detecting revegetation patterns after Sphagnum-peat mining, northern Japan. — *Ecol. Res.* 24: 237–246.
<https://doi.org/10.1007/s11284-008-0499-8>
- Okitsu S. 2003. Forest Vegetation of Northern Japan and the Southern Kurils. — In: *Forest Vegetation of North-east Asia*. P. 231–262.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0143-3>
- Okitsu S. 2016. Vegetation comparison between the Russian Far East and the Taisetsu Mountains, Central Hokkaido, northern Japan. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 5 (1): 3–18.
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Grebennikova T.A., Belyanina N.I., Ganzei K.S., Kaistrenko V.M., Arslanov Kh.A., Maksimov F.E., Rybin A.V. 2019. Multiproxy record of late Holocene climatic changes and natural hazards from paleolake deposits of Urup Island (Kuril Islands, North-Western Pacific). — *Journal of Asian Earth Sciences*. 181: 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.jseaes.2019.103916>
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Mokhova L.M., Pshenichnikova N.F., Eremenko N.A. 2008. The origin and age of grasslands in the southern Kuril Islands. — In: *Grasslands: Ecology, Management and Restoration*. Chapter 10. P. 205–234.
- [Sabirov, Sabirova] Сабиров Р.Н., Сабирова Н.Д. 2005. Дикорастущие декоративные растения о. Уруп. — *Вестник Сахалинского музея*. 12: 386–397.
- [Shennikov] Шенников А.П. 1964. *Введение в геоботанику*. Л. 445 с.
- [Sofronova et al.] Софронова Е.В. (ред.), Афонина О.М., Бойчук М.А., Дорошина Г.Я., Федосов В.Э., Ганасевич Г.Н., Казакова М.В., Кузьмина Е.Ю., Лапшина Е.Д., Ликсакова Н.С., Попова Н.Н., Шильников Д.С., Смагин В.А., Вильк Е.Ф. 2020. Новые бриологические находки. 15. — *Arctoa* 29: 75–97.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.29.06>

- Talbot S.S., Talbot S.L. 1994. Numerical classification of the coastal vegetation of Attu Island, Aleutian Islands, Alaska. — *J. Veg. Sci.* 5 (6): 867–876.
https://doi.org/10.2307/3236199
- Tatewaki M. 1928. On the plant communities in the middle part of the island of Urup in the Kuriles. — *Bot. Mag. Tokyo.* 42: 426–436.
- Tatewaki M. 1931. The Primary survey of the Vegetation of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University.* 29 (4): 127–190.
- Tatewaki M. 1933. The Phytogeography of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University.* 29 (5): 191–363.
- Tatewaki M. 1957. Geobotanical studies on the Kurile Islands. — *Acta Horti Gotoburgensis.* 21: 43–123.
- Tatewaki M. 1963. Hultenia. — *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University.* 53 (2): 131–199.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2010. Проблема классификации растительности. — *Бот. журн.* 95 (9): 1201–1218.
- [Vasilevskiy] Василевский А.А. 2009. Археология Курильских островов. — В кн.: Атлас Курильских островов. М.; Владивосток. С. 27–31.
- [Vlastova] Властова Н.В. 1960. Торфяные болота Сахалина. М.—Л. 167 с.
- [Volkova et al.] Волкова Е.А., Макарова М.А., Храмов В.Н. 2007. Приморская растительность. — В кн.: Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Березовые острова (Финский залив). СПб. С. 117–135.
- [Vorob'ev] Воробьев Д.П. 1963. Растительность Курильских островов. М.—Л. 92 с.

TO THE VEGETATION OF URUP ISLAND (THE KURILES)

N. S. Liksakova^{a,#}, E. A. Glazkova^{a,##}, and E. Yu. Kuzmina^{a,###}

^a Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]e-mail: nliks@mail.ru

^{##}e-mail: elena.glazkova@binran.ru; eglazkova@hotmail.com

^{###}e-mail: ekuzmina@yandex.ru

The vegetation of Urup Island is still insufficiently studied. Based on field geobotanical studies carried out in 2019, an eco-phytocenotic classification of the island's vegetation is elaborated. As a result, 22 associations are identified in the main types of vegetation, as well as their landscape and geographical characteristics are given. The tables of geobotanical descriptions are represented for some associations. A large meso-oligotrophic bog with ridge-lake complexes might belong to a previously unspecified type of blanket bogs.

Keywords: vegetation, eco-phytocenotic classification, meadows, *Betula ermanii* forests, Saso-Betuletum ermanii, bogs, Kuril Islands, Urup

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to the Expedition Center of the Ministry of Defense of the Russian Federation and the Russian Geographical Society, which organized the Complex Expedition “Eastern Bastion – Kuril Ridge” in 2019, and participants of this field trip. We are deeply indebted to S.F. Khokhlov for the information on underlying rocks of the bog, as well as T.K. Yurkovskaya for her advice on the typology of the island bogs, I.S. Stepanchikova for the determination of lichens and L.E. Kurbatova for determination of *Racomitrium lanuginosum*, as well as V.Yu. Barkalov for his consultations on *Poa austrokurilensis*, P.G. Efimov and I.A. Savinov for their help with determination of some species of Orchidaceae and *Euonymus*, A.A. Bobrov for determination of *Utricularia* × *ochroleuca* and A.V. Grebenjuk for determination of *Sparganium kawakamii*. Special thanks to P.V. Krestov and I.N. Safronova for a deep analysis of the manuscript and valuable comments.

The work of the authors was carried out within the research projects of Komarov Botanical Institute of RAS: “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity,

dynamics, organization principles”, № 121032500047-1 (study by N.S. Liksakova), “Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, plant resources”, № AAAA-A 19-119031290052-1 (study by E.A. Glazkova), “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world”, № 121021600184-6 and was partially supported by the Russian Foundation of Basic Research, № 18-05-60093 (study by E.Yu. Kuzmina).

REFERENCES

- Barkalov V.Yu. 2002. Oчерк rastitel'nosti [Outline of the vegetation]. — Flora and fauna of the Kuril Islands (Materials of the international Kuril project). Vladivostok. P. 35–66 (In Russ.).
- Barkalov V.Yu. 2009. Flora of the Kuril Islands. Vladivostok. 468 p. (In Russ.).
- Czernyadjeva I.V., Ahti T., Boldina O.N., Chesnokov S.V., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Fedosov V.E., Khetagurov Kh.M., Konoreva L.A., Kotkova V.M., Kuzmina E.Yu., Lavrentiev M.V., Liksakova N.S., Ni-

- kolayev I.A., Popova N.N., Safronova T.V., Shadrina S.N., Yakovchenko L.S. 2020. New cryptogamic records. 6. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 54 (2): 537–557. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.537>
- Dudov S.V. 2018. Grasslands of the Sea of Japan coast (L.G. Kaplanov Lazovskiy Nature Reserve. Primorsky Krai). – *Vegetation of Russia*. 32: 19–34 (In Russ.).
- Ellis L.T. et al. 2021. New national and regional bryophyte records, 66. – *Journal of Bryology*. 43 (2) (in press).
- Engler A., Diels L. 1936. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Aufl. 11. 374–386.
- Ganzei K.S. 2008. Geosistemy Yuzhnykh i Srednykh Kuril'skikh ostrovov [Geosystems of the South and Middle Kuril Islands]. – *Geogr. and nature resources*. 3: 90–95 (In Russ.).
- Ganzei K. 2015. Some geo-botanic features of the Kurile Islands. – *Miscellanea Geographica. – Regional Studies on Development*. 19 (2): 33–39. <https://doi.org/10.1515/mgrsd-2015-0004>
- Glazkova E.A., Liksakova N.L. 2020. New and rare alien vascular plant species from the Kurils islands. – *Bot. Zhurn.* 105 (12): 1226–1234 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S000681362010004X>
- Glazkova E.A., Liksakova N.L. 2021. New and Rare Vascular Plant Species from the Kuril Islands: Distribution, Habitats and Population Status. – *Contemporary Problems of Ecology*. 14 (2): 128–137. <https://doi.org/10.1134/S1995425521020049>
- Grishin S.Yu. 2008. Geografiya rastitel'nogo pokrova Kuril'skikh ostrovov (k karte rastitel'nosti arhipelaga) [Geography of vegetation of the Kuril Islands (to vegetation map of the archipelago)]. – *News of the Russian Geographical Society*. 140 (5): 8–15 (In Russ.).
- Grishin S.Yu., Barkalov V.Yu. 2009. Vegetative cover of the northern Kuriles. – *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*. 3: 61–69 (In Russ.).
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kankukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Kolesnikov B.P. 1955. *Oчерк rastitel'nosti Dal'nego Vostoka* [An outline of the vegetation of the Far East]. Khabarovsk. 105 p. (In Russ.).
- Kolesnikov B.P. 1963. Geobotanicheskoye rayonirovaniye Dal'nego Vostoka i zakonornosti razmeshcheniya ego rastitel'nykh resursov [Geobotanical zonation of the Far East and patterns of its plant resources allocation]. – *Questions of geography of the Far East*. 6: 158–182 (In Russ.).
- Korznirov P.A., Popova K.B. 2018. Floodplain tall-herb forests on Sakhalin Island (class *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973). – *Vegetation of Russia*. 33: 66–91. (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.33.66>
- Kovtunovich P.Yu. 2009. Geologicheskoye stroeniye [Geological structure]. – In: *Atlas kuril'skikh ostrovov* [Atlas of the Kuril Islands]. Moscow, Vladivostok. P. 138–153 (In Russ.).
- Krestov P.V. 2003. Forest Vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East). – In: *Forest Vegetation of North-east Asia*. P. 93–180. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-0143-3>
- Krestov P.V. 2004. Plant cover of Commander islands. – *Bot. Zhurn.* 89 (11): 1740–1762 (In Russ.).
- Lance G.N., Williams W.T. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems. – *The Computer Journal*. 9 (4): 373–380.
- Lavrenko E.M. 1950. Osnovnyye cherty botaniko-geograficheskogo razdeleniya SSSR i sopedel'nykh stran [The main features of the botanical and geographical division of the USSR and neighboring countries]. – *Problemy botaniki*. Vol. 1. Moscow–Leningrad. P. 530–548 (In Russ.).
- McCune B., Mefford M.J. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6.12. Gleneden Beach, Oregon.
- Neshataeva V.Yu. 2009. *Rastitel'nost' poluostrova Kamchatka* [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow. 537 p. (In Russ.).
- Nishimura A., Tsuyuzaki Sh., Haraguchi A. 2009. A chronosequence approach for detecting revegetation patterns after Sphagnum-peat mining, northern Japan. – *Ecological Research*. 24: 237–246. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0499-8>
- Okitsu S. 2003. Forest Vegetation of Northern Japan and the Southern Kurils. – In: *Forest Vegetation of North-east Asia*. P. 231–262. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-0143-3>
- Okitsu S. 2016. Vegetation comparison between the Russian Far East and the Taisetsu Mountains, Central Hokkaido, northern Japan. – *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 5 (1): 3–18.
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Grebennikova T.A., Belyanina N.I., Ganzey K.S., Kaistrenko V.M., Arslanov Kh.A., Maksimov F.E., Rybin A.V. 2019. Multiproxy record of late Holocene climatic changes and natural hazards from paleolake deposits of Urup Island [Kuril Islands, North-Western Pacific]. – *Journal of Asian Earth Sciences*. 181: 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jseaes.2019.103916>
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Mokhova L.M., Pshenichnikova N.F., Eremenko N.A. 2008. The origin and age of grasslands in the southern Kuril Islands. – In: *Grasslands: Ecology, Management and Restoration*. Chapter 10. P. 205–234.
- Sabirov R.N., Sabirova N.D. 2005. Dikorastushchiye dekorativnyye rasteniya o. Urup [Wild decorative plants of the Urup Island]. – *Bulletin of the Sakhalin Museum*. 12: 386–397 (In Russ.).
- Shennikov A.P. 1964. *Vvedeniye v geobotaniku* [Introduction to Geobotany]. Leningrad. 445 p. (In Russ.).

- Sofronova E.V. (ed.), Afonina O.M., Boychuk M.A., Doroshina G.Ya., Fedosov V.E., Ganasevich G.N., Kazakova M.V., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Likskova N.S., Popova N.N., Shilnikov D.S., Smagin V.A., Vilk E.F. 2020. New bryophyte records. 15. — *Arctoa*. 29: 75–97.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.29.06> (In Russ.).
- Talbot S.S., Talbot S.L. 1994. Numerical classification of the coastal vegetation of Attu Island, Aleutian Islands, Alaska. — *J. Veg. Sci.* 5 (6): 867–876.
<https://doi.org/10.2307/3236199>
- Tatewaki M. 1928. On the plant communities in the middle part of the island of Urup in the Kuriles. — *Bot. Mag. Tokyo*. 42: 426–436.
- Tatewaki M. 1931. The Primary survey of the Vegetation of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture. Hokkaido Imperial University*. 29 (4): 127–190.
- Tatewaki M. 1933. The Phytogeography of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture. Hokkaido Imperial University*. 29 (5): 191–363.
- Tatewaki M. 1957. Geobotanical studies on the Kuril Islands. — *Acta Horti Gotoburgensis*. 21: 43–123.
- Tatewaki M. 1963. *Hultenia*. — *Journal of the Faculty of Agriculture. Hokkaido University*. 53 (2): 131–199.
- Vasilevich V.I. 2010. The problem of vegetation classification. — *Bot. Zhurn.* 95 (9): 1201–1218 (In Russ.)
- Vasilevskiy A.A. 2009. *Arkheologiya Kuril'skikh ostrovov (Archaeology of the Kuril Islands)*. — In: *Atlas of the Kuril Islands. Moscow, Vladivostok*. P. 27–31 (In Russ.).
- Vlastova N.V. 1960. *Torfyanyye bolota Sakhalina (Sakhalin peat bogs)*. Moscow; Leningrad. 167 p. (In Russ.).
- Volkova E.A., Makarova M.A., Khramtsov V.N. 2007. *Priorskaya rastitel'nost' [Littoral vegetation]*. — In: *Prirodnaya sreda i biologicheskoye raznoobraziye arhipelaga Berezoviye ostrova [Environment and biological diversity of Berezovye islands archipelago (the Gulf of Finland)]*. St. Petersburg. P. 117–135.
- Vorob'ev D.P. 1963. *Rastitel'nost' Kuril'skikh ostrovov [Vegetation of the Kuril Islands]*. Moscow; Leningrad. 92 p. (In Russ.).