

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПОЧВАХ О. УРУП (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

© 2023 г. Н. С. Ликсакова^{1,*}, Е. А. Глазкова^{1,**},
Е. Ю. Кузьмина^{1,***}, С. Ф. Хохлов^{2,****}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Почвенный институт им. В.В. Докучаева
Пыжевский пер., 7, стр. 2, Москва, 119017, Россия

*e-mail: nliksakova@binran.ru; nliks@mail.ru

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

***e-mail: kuzminaeju@binran.ru; ekuzmina@yandex.ru

****e-mail: khohlov2000@mail.ru

Поступила в редакцию 29.07.2022 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

В статье представлены новые данные о растительности о. Уруп (Курильские острова), полученные в ходе исследований авторов в 2019 и 2021 гг. Дана характеристика основных лесных сообществ (каменноберезняков, ивняков и зарослей кедрового стланика), а также скальной и болотной растительности и растительности нарушенных местообитаний. Уточнена, а в ряде случаев впервые проведена эколого-фитоценологическая классификация изученных сообществ, приведены таблицы геоботанических описаний для ряда ассоциаций. Рассмотрены закономерности распределения растительности в долинах рек. Показано, что в северной части острова в растительном покрове тихоокеанской стороны возрастает роль болотных и кустарничковых сообществ по сравнению с охотоморской стороной. Приводится описание почв в связи со сформированными на них растительными сообществами. Обсуждаются причины выявленных закономерностей в распределении растительности, в частности, влияние рельефа, холодных океанических ветров и туманов.

Ключевые слова: каменноберезняки, кедровый стланник, скальная растительность, болота, растительность речных долин, эколого-фитоценологическая классификация, растительность, Курильские острова, остров Уруп

DOI: 10.31857/S0006813623030079, **EDN:** VQOXGW

Остров Уруп – один из наиболее труднодоступных островов Курильского архипелага. Во время экспедиции 2019 г. “Восточный бастион – Курильская гряда”, организованной Русским географическим обществом и Экспедиционным центром Министерства обороны, нами были получены данные о растительном покрове острова, опубликованные в ряде статей (Czernyadjeva et al., 2020; Glazkova, Liksakova, 2020, 2021a,b; Sofronova et al., 2020, 2022; Ellis et al., 2021, 2022; Liksakova et al., 2021). В работе, посвященной растительности острова Уруп (Liksakova et al., 2021), дана характеристика основных ее типов – приморской растительности, лугов, болот, лесов, кустарничковой и кустарничковой растительности. Однако полевыми исследованиями 2019 г. была охвачена лишь незначительная часть острова, и количество данных, собранных во время экспедиции, было недостаточным для детальной классификации и

подробной характеристики всех выделенных ассоциаций. В ходе второй экспедиции в 2021 г. были получены новые сведения о растительности острова. Это позволило охарактеризовать типы растительности, для которых не было достаточного количества данных в предыдущей работе, и дополнить уже изученные типы растительности новыми ассоциациями или более детально охарактеризовать их особенности.

Остров Уруп – один из островов Большой гряды Курильских островов, образовавшихся в результате вулканической деятельности в зоне субдукции – погружения тихоокеанской океанической литосферной плиты под континентальную. И если более южные острова – Итуруп и Кунашир – в разные геологические периоды соединялись через о. Хоккайдо с о. Сахалин и материком, то Уруп относится к океаническим островам. Он

отделен от Итурупа глубоким проливом Фриза, и даже во время сильных океанических регрессий в последнюю ледниковую эпоху не соединялся с ним (Razjigaeva et al., 2019).

Климат на острове океанический, характеризуется высокой влажностью (среднегодовое количество осадков 1230 мм на севере и 1040 мм на юге), относительно прохладным летом и более или менее мягкой зимой. Среднегодовая температура на севере острова $+2.2^{\circ}\text{C}$, на юге $+2.7^{\circ}\text{C}$, при этом самые высокие температуры наблюдаются в августе ($+11$ – $+13^{\circ}\text{C}$), самые низкие – в феврале (-5 – -6°C) (Spravochnik..., 1970; Nauchno-prikladnoy..., 1990; Atlas..., 2009). Большое значение для растительности имеет перераспределение снега в рельефе под действием ветра.

Остров Уруп вытянут с северо-востока на юго-запад на 116 км, его площадь составляет около 1428 км². Рельеф острова среднегорный (высота гор от 800 до 1426 м), с пологими морскими террасами, прорезанными сетью речных долин. Морские террасы сложены плотными вулканогенно-осадочными породами, которые перекрыты маломощным почвенно-пирокластическим чехлом.

Почвенный покров острова практически не изучен. Из литературных источников известны описания и химические показатели только двух разрезов в центральной части острова на Охотоморском побережье (Polokhin, 2017, 2019). Почва, описанная в нижней части юго-юго-западного склона горы Рудакова к оз. Токотан, определена как дерново-перегнойная среднечемная охристая вулканическая, а на береговом песчаном валу – как дерновая слоисто-песчаная вулканическая. Согласно карте почвенного покрова о. Уруп, на морских террасах и в нижних частях горных склонов преобладают охристые типичные и охристо-подзолистые почвы (Kostenkov et al., 2009).

Обобщающую геоботаническую характеристику Курильских островов давали М. Tatewaki (1928, 1931, 1933, 1957), Д.П. Воробьев (Vorob'ev, 1963), В.Ю. Баркалов (Barkalov, 2002), К. Ganzei (2015). Сведения о растительности есть также в статьях Р.Н. Сабирова и Н.Д. Сабировой (Sabirov, Sabirova, 2005), С.Ю. Гришина (Grishin, 2008) и др. Ряд работ посвящен характеристике растительности отдельных островов Курильского архипелага: о. Итуруп (Seledets, 1969, 1970), Матуа (Grishin, Terekhina, 2012), Атласова (Grishin et al., 2009) и др. Некоторые работы посвящены отдельному типу растительности Курильских островов – лесам (Поров, 1963), бамбучникам (Yaroshenko, 1960). Полных геоботанических описаний в работах не приводится, что существенно затрудняет сравнение и классификацию растительности.

Для растительности острова характерно преобладание на склонах каменноберезовых лесов с курильским бамбуком (*Saso–Betuletum ermanii*), часто редкостойных и низкорослых. На вершинах хребтов и в местах с разреженным бамбуком образуются каменноберезняки вейниковые (*Calamagrostio–Betuletum ermanii*). В нижних частях склонов, примыкающих к долинам, встречаются каменноберезняки высокотравные (*Filipendulo–Betuletum ermanii*). В ложбинах и местами на склонах отмечены заросли ольховника с бамбуком (*Saso–Alnetum maximowiczii*) или с высокотравьем (*Filipendulo–Alnetum maximowiczii*). Ольховники вейниковые (*Calamagrostio–Alnetum maximowiczii*) встречаются как в нижних частях склонов, так и на морских террасах. Широко распространены заросли кедрового стланика и курильского бамбука, располагающиеся на плато и в верхних частях склонов. На пологих участках морских террас произрастают разнотравные (*Sanguisorbetum tenuifolii*) и вейниковые (*Calamagrostidetum langsdorffii*) луга, в долинах рек и в нижних частях склонов морских террас преобладают высокотравные луга (*Filipenduletum samtschaticii*). Для приморской растительности характерны мертензиево-гонкениевые (*Mertensio–Honckenyetum oblongifoliae*) сообщества на песчаных и каменистых пляжах, высокотравно-колосняковые (*Senecio pseudoarnicae–Leymetum*) – вдоль береговых валов и осоково-колосняковые (*Carici macrocephalae–Leymetum*) сообщества на дюнах. Старые дюны покрыты приморскими разнотравными лугами (*Varioherboso–Galietum ruthenicii*) и зарослями шиповника (*Varioherboso–Rosetum rugosae*). В южной части острова на пологом склоне развита обширная грядово-озерковая болотная система, на которой преобладают сообщества миддендорфоосоково-сфагновой ассоциации (*Carici middendorffii–Sphagnetum papillosum*), распространены пухоносово-сфагновые сообщества (*Trichophoro cespitosae–Sphagnetum*), а пониженные участки занимают цуйсикаринскоосоково-сфагновые (*Cariceto tsuishikarense–Sphagnetum*) и топяноосоково-сфагновые (*Cariceto limosae–Sphagnetum*) болота. По понижениям в долинах рек встречаются скрытоплодноосоковые сообщества (*Carusetum caryocarpae*). Кроме того, на менее дренированных местообитаниях в широких долинах встречаются небольшие участки пушицево-сфагновых (*Sphagno–Eriophoretum vaginatum*) и тростниково-сфагновых (*Sphagno–Phragmitetum australis*) болот. На открытых пологих возвышенностях распространены кустарничковые сообщества с доминированием шикши (*Vaccinio–Empetretum sibirici*) (Likskova et al., 2021). По данным ряда исследователей (Vorob'ev, 1963; Grishin, 2008), распределение растительности на о. Уруп асимметрично: леса западной, охотоморской стороны поднимаются

выше, чем леса восточной, океанической стороны. Это связано с морскими течениями, по-разному влияющими на климат западного и восточного побережий острова.

В настоящее время остров практически необитаемый — постоянного населения здесь нет, за исключением работников маячной службы и золотодобывающего предприятия, расположенного в южной части острова. Однако в разные исторические периоды природа острова подвергалась антропогенному воздействию — от поселений айнов до размещения японских и советских воинских частей. Наиболее заметному влиянию подвергся полуостров Кастрикум, на котором расположены остатки деревянного и бетонного аэродромов.

Настоящая статья включает характеристику растительных ассоциаций, не приводившихся нами ранее (Liksakova et al., 2021), а также дополненную новыми данными характеристику ранее описанных ассоциаций. Кроме того, рассмотрены закономерности распределения растительности в долинах рек и приведена характеристика почвенного покрова под лесной растительностью, бамбучником, разнотравными и вейниковыми лугами и осоково-сфагновыми болотами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились Н.С. Ликсаковой, Е.А. Глазковой и С.Ф. Хохловым в конце августа — начале сентября 2019 и 2021 гг. Е.Ю. Кузьмина определила собранные образцы мхов камерально. Исследования в 2019 г. проводили в районе бухты Новокурильской и залива Шукина, в 2021 г. — в районе оз. Токотан, бухты Ирины (залив Наталии), ручья Рыбного (бухта Песочная) и на полуострове Кастрикум. Большинство точек исследования расположены на западном берегу острова, омываемом Охотским морем, лишь на п-ове Кастрикум удалось исследовать также часть восточного берега (со стороны Тихого океана).

Во время экспедиций на о. Уруп было выполнено 164 геоботанических описания — на пробных площадях размером 20 × 20 м в лесах и 10 × 10 м или в границах фитоценозов в травяных и кустарничковых сообществах. Для лесов отмечались высота древостоя и сомкнутость крон, для всех сообществ — видовой состав по ярусам и проективное покрытие видов в процентах. Образцы сосудистых растений и напочвенных мхов были собраны для последующего определения. В 2021 г. наибольшее внимание уделялось новым и слабо изученным ранее типам сообществ. Кроме того, исследовались сообщества ранее описанных нами ассоциаций для дальнейшего уточнения их характеристик. Координаты приведенных в работе

описаний даны в табл. 7 (таблицы представлены в электронном приложении к статье).

Описания, выполненные в ходе двух экспедиций, были собраны в единую базу данных в программе Turboveg (Hennekens, Schaminée, 2001). Обработка велась табличным методом, 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). Названия сосудистых растений в большинстве случаев даны в соответствии с монографией В.Ю. Баркалова (Barkalov, 2009) с учетом современных таксономических обработок по некоторым группам растений (Probatova, Barkalov, 2015; Tzvelev, Probatova, 2019; и др.). Названия мхов приводятся по списку мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006), с учетом современных таксономических публикаций.

Исследования почв проводились в основном на субгоризонтальной поверхности морских террас, а также в днищах балок и поймах рек. Изучены прибрежно-морские природные комплексы и заболоченные массивы торфяников.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Болотная растительность

На п-ове Кастрикум в северной части о. Уруп встречаются небольшие болота. Все они приурочены к морской террасе на тихоокеанской стороне острова, занимая ее горизонтальную поверхность. Площадь болот колеблется от 1 до 7 га. Они варьируют по типу питания и слагающим их растительным сообществам. В основном это переходные болота, лишь небольшие участки низинных болот отмечены у водотоков. Глубина торфа 50–60 см, реже до 2 м.

Среди описанных фитоценозов выделяются сообщества обводненных мочажин, сообщества выровненных участков сфагновых болот (ковров), сообщества кочек и гряд. Как на выровненных участках, так и на кочках и грядах встречаются фитоценозы, в которых сфагновые мхи не играют значительной роли. Здесь совместно растут болотные и тундровые кустарнички, заметную роль играют виды лугового разнотравья.

Рассмотрим наиболее выраженные группы ассоциаций и ассоциации исследованных нами болот (табл. 1).

В сильнообводненных мочажинах встречаются осоковые и осоково-сфагновые сообщества с доминированием *Carex dolichocarpa* — длинноплодноосоковые **Caricetum dolichocarphae** и длинноплодноосоково-сфагновые **Caricetum dolichocarphae-Sphagnetum**, с участием *Eriophorum angustifolium*, *Juncus fauriensis* subsp. *kamschatcensis*. Местами

обильны *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* и *Trichophorum cespitosum*. В некоторых мочажинах встречается *Carex livida*, впервые отмеченная нами для Урупа в 2019 г. на болоте в южной части острова (Glazkova, Liksakova, 2021a, b). Моховой покров часто не выражен — осоки растут прямо на обводненном сильно разложившемся торфе. В других же сообществах встречаются *Sphagnum papillosum*, *S. fallax*, реже *S. pulchrum* и другие мхи.

Неглубокие мочажины, ровные участки и невысокие кочки покрыты более или менее сомкнутым сфагновым ковром. В нем преобладает *Sphagnum papillosum*, встречаются *S. capillifolium*, *S. pulchrum*, *S. russowii*, *S. alaskense* и др. В травяно-кустарничковом ярусе наиболее регулярно и обильно растет *Sieversia pentapetala*, образуя асс. **Sieversio-Sphagnetum papillosum** и **Sieversio-Sphagnetum alaskensis**, местами доминирует *Scirpus maximowiczii* (асс. **Scirpo-Sphagnetum papillosum**, **Scirpo-Sphagnetum girgensohnii**), реже *Trichophorum cespitosum* (**Trichophoro-Sphagnetum papillosum**), *Empetrum sibiricum* или *Juncus fauriensis* subsp. *kamschatcensis* (асс. **Juncus fauriensis-Sphagnetum alaskensis**). В большинстве сообществ этих ассоциаций регулярно встречаются *Andromeda polifolia*, *Carex pauciflora*, *C. nardina*, *C. middendorffii*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*, *Ledum palustre*, местами — невысокие экземпляры *Pinus pumila*, *Betula ermanii* и *Alnus maximowiczii*.

На более высоких кочках и слабо заболоченных участках распространены шикшево-сфагновые и миддендорфоосоково-шикшево-сфагновые сообщества (**Empetro-Sphagnetum fusci**, **Carici middendorffii-Empetro-Sphagnetum girgensohnii**, **Carici middendorffii-Empetro-Sphagnetum russowii**). В моховом покрове преобладают *Sphagnum fuscum*, *S. russowii*, *S. girgensohnii*, встречаются *S. papillosum* и *S. alaskense*. В травяно-кустарничковом ярусе, помимо шикши и осоки Миддендорфа, отмечены *Eriophorum vaginatum*, *Geum calthifolium*, *Arctous alpina*, *Drosera rotundifolia* и др.

В сообществе асс. **Carici middendorffii-Empetro-Sphagnetum russowii** (№169, табл. 1) сделана прикопка на глубину 70 см. Слаборазложившийся сфагновый торф мощностью 50 см развит на современных отложениях локальных извержений вулканов общей мощностью 30 см, которые подстилает торфяная толща. Установившийся уровень воды — 60 см от поверхности. На глубине 20 и 50 см были взяты образцы торфа. В самом сообществе наиболее обильны *Sphagnum russowii* (50%), присутствуют *S. fuscum* (15%) и *S. papillosum* (5%), в то время как торф сложен исключительно *Sphagnum russowii*. Вероятно, с нарастанием толщины мохового покрова произошло усиление роли атмосферного минерального питания, и внедрили более олиготрофные виды.

Еще более сухие участки характеризуются отсутствием сфагновых мхов. Такие участки встречаются на высоких кочках и по краям болот, иногда образуя плавный переход между заболоченными участками и тундроподобными кустарничковыми сообществами, к которым можно отнести некоторые из описанных сообществ. Здесь развиваются миддендорфоосоково-шикшевые, пушицево-шикшевые и разнотравно-шикшевые сообщества с участием как болотных, так и луговых видов сосудистых растений (**Vaccinio uliginosi-Empetretum sibirici**, **Carici middendorffii-Empetretum sibirici**, **Eriophoro vaginati-Empetretum sibirici**, **Sanguisorbo tenuifolii-Empetretum sibirici**). Доминирует или играет заметную роль в них *Empetrum sibiricum*, местами совместно с *Eriophorum vaginatum*, регулярно встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron aureum*, *Carex middendorffii*, реже *Arctous alpina*, *Rubus chamaemorus*, *Juncus haenkei*, заметную роль играют виды лугового разнотравья — *Anemonastrum villosissimum*, *Saussurea riederii*, *Trisetum molle*, *Geranium erianthum*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Iris setosa*. Последние два вида, хоть и характерны для разнотравных лугов, обычны и на мезотрофных болотах (Boch, Mazing, 1979). В моховом покрове наиболее часто встречаются *Rhytidadelphus squarrosus* и *Dicranum majus*. Местами моховой покров практически не выражен, хотя осоки и болотные виды играют заметную роль в сложении сообществ.

На прямоугольном участке площадью 0.5 га было описано сообщество с доминированием *Carex vaginata* var. *petersii* и *Juncus haenkei*, под которыми обильно разросся *Maianthemum dilatatum*. Совместно с ними встречаются *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *Festuca rubra*, *Bistorta vivipara*, *Luzula kjellmaniana* и ряд луговых видов. Сообщество с доминированием ситника Генке описано С.Ю. Гришиным и Н.В. Терехиной (Grishin, Terekhina, 2012) на о. Матуа, где оно располагалось в понижении на плоской террасе. Пока неясно, являются ли такие сообщества сукцессионной стадией после нарушений. В нашем случае в пользу этого предположения может говорить близость к аэродрому.

Среди описанных нами фитоценозов наиболее широко распространены сообщества с доминированием *Carex middendorffii* и *Sphagnum papillosum*. Эти сообщества встречаются от Японии и Сахалина до Камчатки (Gimingham, 1984; Vlastova, 1960; Boch, Mazing, 1979; Neshataeva, 2009; Nishimura et al., 2009). Большую роль они играют и на болотном массиве в южной части острова Уруп (Liksakova et al., 2021). Однако сочетание *Carex middendorffii* со *Sphagnum russowii* или *S. girgensohnii* ранее и в литературе нам не встречалось. В сочетании с шикшей *Carex middendorffii* приводится М.С. Боч и В.В. Мазингом для Западнокам-

чатской провинции (Boch, Mazing, 1979), а на восточной Камчатке *Carex middendorffii* и *Sphagnum papillosum* встречаются совместно с *Myrica tomentosa* (Neshataeva, 2009; Neshataeva et al., 2021). Также ранее не отмечена асс. *Sieversio-Sphagnetum papillosum* — на болоте на юге острова *Sieversia pentapetala* является содоминантом с *Carex middendorffii* в асс. *Carici middendorffii-Sphagnetum papillosum*, здесь же *Carex middendorffii* растет на кочках совместно с шикшей, а в сообществах с сиеверсией ее роль незначительна. Возможно, близка к асс. *Carici middendorffii-Sphagnetum papillosum* и асс. *Scirpo-Sphagnetum papillosum*, поскольку *Carex middendorffii* играет в ней заметную роль. Вероятно, при более детальном исследовании некоторые сообщества, одним из доминантов в которых является *Carex middendorffii* или *Sphagnum papillosum*, можно будет отнести к вариантам асс. *Carici middendorffii-Sphagnetum papillosum*, либо объединить близкие с ней ассоциации в одну группу.

Довольно широко распространены и сообщества *Trichophoro-Sphagnetum papillosum*. На Сахалине *Trichosporum cespitosum* обычен по краям мочажин грядово-мочажинных болот (Vlastova, 1960). Такие сообщества были описаны нами и на болотном массиве в южной части о-ва Уруп (Liksakova et al., 2021).

Carex dolichocarpa (= *C. michauxii*) также приводится в составе флоры болот от Японии до Камчатки. Она характерна для болот, расположенных на океанических побережьях Восточнокамчатской провинции (Boch, Mazing, 1979). Встречается также в Японии на о-ве Хонсю, где занимает пониженные участки с низкой рН и относительно более высокой температурой (Sasaki et al., 2013).

По сравнению с болотным массивом, расположенным на юге острова (Liksakova et al., 2021), на полуострове Кастрикум мы наблюдаем гораздо более значительное участие шикши и голубики, смещение экологической приуроченности *Carex middendorffii* от мочажин и ковров к более сухим кочкам, большую роль *Arctous alpina* и других тундровых видов. Возможно, это связано с разницей в климатических условиях — северная часть острова и тихоокеанское побережье отличаются более прохладным климатом, здесь наблюдается более поздняя вегетация и большая частота туманов. Так, на берегу Тихого океана на склоне террасы к морю растения находились в более ранней фазе, чем на охотоморской стороне — в начале сентября здесь цвели многие виды, уже перешедшие в стадию плодоношения на берегу Охотского моря.

Кустарничковые сообщества с доминированием шикши некоторые авторы относят к тундрам (Krestov, 2004; Neshataeva et al., 2021). Авторы последней работы выделяют шикшевики на дре-

нированных приморских равнинах в приморские кустарничковые тундры. Они считают эти сообщества инверсионными в восточной части Камчатки, где тундровые сообщества располагаются ниже каменноберезовых лесов и кедрового стланика. По мнению авторов, причиной такой инверсии является застаивание на приморских равнинах холодных воздушных масс, стекающих с окружающих гор. В нашем случае шикшевые сообщества также расположены ниже каменноберезовых лесов и зарослей кедрового стланика и, вероятно, могут быть названы инверсионными. Однако из-за постоянных и часто сильных ветров трудно представить, чтобы причиной образования этих сообществ было застаивание холодного воздуха. Гораздо более заметно здесь влияние холодных океанических течений и зимних северо-восточных ветров. Распространение шикшевику вблизи морских берегов ниже уровня луговых, древесных и кустарниковых сообществ характерно и для других островов Курильской гряды (Grishin et al., 2009).

Скальная растительность

По всему острову на каменистых склонах морских террас и речных долин развиваются скальные сообщества. Это комплексные сообщества или группировки, образованные как скальными, так и поселяющимися на пологих карнизах и в заполненных рыхлым субстратом трещинах скал луговыми и приморскими видами. Часто они несомкнутые — растительностью покрыты отдельные участки, разрозненные или более или менее связанные между собой (рис. 1). Для скальных сообществ характерны особые условия местообитания: скудный субстрат, нерегулярное увлажнение, воздействие сильных ветров и резких перепадов температур. Это способствует формированию ксероморфного облика скальных растений (Egorova, 1970).

Наиболее крутые скалы, образованные застывшими лавами, обычно не покрыты растительностью — на них встречаются лишь отдельные экземпляры некоторых петрофильных видов сосудистых растений. Особенно декоративны куртины *Chrysanthemum arcticum*, поселяющегося на отвесных приморских скалах. На практически голых приморских скалах встречаются также отдельные особи или куртины *Saxifraga cherlerioides*, *Plantago camtschatica*, *Cochlearia officinalis*, *Artemisia schmidtiana*, *Stellaria ruscifolia*. На отвесных обнажениях горных пород вдоль рек произрастают скальные папоротники *Woodsia polystichoides* и *Cystopteris fragilis*. Все эти виды не встречаются в других местообитаниях, их можно отнести к облигатным петрофитам. Только на скалах нами были встречены также *Draba borealis*, *Potentilla megalantha*, *Primula matsumurae*, *Puccinellia kurilensis*,



Рис. 1. Скальная растительность.

Fig. 1. Rock communities.

Sagina saginoides. Некоторые виды чаще встречаются на скалах, но отмечены и в других местообитаниях — на лугах, в кустарничковых сообществах или на речных отмелях: *Rhodiola rosea*, *Rhododendron camtschaticum*, *Cassiope lycopodioides*, *Euphrasia mollis*, *Lloydia serotina*, *Mertensia pterocarpa*.

Общее проективное покрытие варьирует от близкого к 0 до 80%, при этом всегда ту или иную площадь занимают голые скалы. Участие луговых и приморских видов зависит от крутизны склона, от близости к морю, а также связано с расположением сообщества в той или иной части склона. Сверху, как правило, заходят луговые виды, приморские растения чаще встречаются в нижних частях склонов. Высока пестрота и мозаичность растительного покрова. Размер более или менее однородных сообществ иногда не превышает 3—5 м². Нами исследована растительность как при-

морских скал, так и крутых скалистых берегов рек и ручьев в глубине острова (табл. 2). При выделении групп сообществ мы использовали как доминантные виды, так и виды, характерные только для данной группы, но не являющиеся обильными.

В описанных нами сообществах наиболее часто встречаются *Rhodiola rosea*, *Potentilla megalantha*, *Stellaria ruscifolia*, *Rhododendron camtschaticum*, *Anemonastrum villosissimum*, *Aruncus dioicus*, *Saussurea riederii*, *Poa macrocalyx*, *Festuca rubra*, *Leymus mollis*. По доминирующим или наиболее обильным видам или группам видов описанные сообщества можно разбить на следующие группы:

1. Сообщества с доминированием или высоким обилием скальных и приморских видов. Располагаются на слабо заросших скалах, обращенных к морю. Наиболее постоянны в них *Chrysan-*

themum arcticum, *Cochlearia officinalis*, *Stellaria ruscifolia*, *Ligusticum scoticum*, *Poa macrocalyx*. Практически отсутствуют луговые виды. Моховой покров не выражен.

2. Сообщества с высоким обилием скальных, приморских и луговых видов. Приурочены к более пологим склонам с выходами скальных пород вдоль берега моря. Характеризуются, как правило, более сомкнутым растительным покровом. Наиболее значимую роль в растительных сообществах играют *Potentilla megalantha*, *Hedysarum nonnae*, *Poa macrocalyx*, *Leymus mollis*, *Festuca rubra*, *Carex gmelinii*, *Anemonastrum villosissimum*, *Saussurea riederii*, *Bistorta vivipara* и др. Наибольшее участие луговых видов отмечается в верхних частях склонов и на более пологих участках. В моховом ярусе наиболее часто встречаются *Rhytidiadelphus japonicus* и *Brachythecium* sp.

3. Сообщество с обилием горно-тундровых видов приурочено к скальным выступам над берегом реки недалеко от устья, где еще заметно морское влияние. Обильны *Cassiope lycopodioides*, *Rhododendron camtschaticum*, *Geum calthifolium*, заметную роль играют луговые виды.

4. Сообщества приречных и приручьевых скал. Здесь другой состав петрофитов, встречаются *Woodsia polystichoides*, *Cystopteris fragilis*, *Mertensia pterocarpa*. Эти виды не были встречены нами на приморских скалах, хотя у В.Ю. Баркалова (Barkalov, 2009) для последних двух видов в качестве местообитаний отмечены каменистые склоны морских террас. Для этих сообществ характерно участие или доминирование *Calamagrostis sachalinensis*, свойственного также склоновым камменноберезнякам. Везде отмечен *Rhododendron camtschaticum*, а из луговых видов встречены только *Aruncus dioicus*, *Anemonastrum villosissimum* и *Saussurea riederii*. На скалах отмечены и кустарники — *Alnus maximowiczii*, *Weigela middendorffiana*, *Botryostegia bracteata*. Моховой покров в разной степени развит, его состав сильно различается на описанных нами участках, среди собранных мхов найдено много новых для острова видов (Sofronova et al., 2022)

Березняки

Ранее нами на основе 6 геоботанических описаний и маршрутных наблюдений были выделены 3 ассоциации камменноберезовых лесов: камменноберезняки бамбучниковые (*Saso–Betuletum ermanii*), камменноберезняки вейниковые (*Calamagrostio–Betuletum ermanii*) и камменноберезняки высокотравные (*Filipendulo–Betuletum ermanii*) (Liksakova et al., 2021). Данные экспедиции 2021 г. подтверждают это разделение и позволяют уточнить и дополнить характеристику ассоциаций на

основе 14 описаний, выполненных нами за две экспедиции (табл. 3).

Наиболее частым спутником каменной березы в древостое является *Sorbus commixta*. *Alnus maximowiczii* выступает в качестве примеси лишь по понижениям и вблизи водотоков, а *Cerasus nipponica* и клены (*Acer ukurunduense*, *A. mayrii*) встречаются значительно реже и, как правило, вдали от побережья. В подлеске наиболее обычны *Taxus cuspidata* и *Ilex rugosa* — чаще всего они произрастают совместно в камменноберезняках бамбучниковых со значительным участием вейника *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii* и осоки *Carex vaginata* var. *petersii*.

Камменноберезняки бамбучниковые (*Saso–Betuletum ermanii*) (рис. 2) — это самая распространенная ассоциация во всех исследованных районах острова. Чаще всего они довольно бедны — помимо бамбука, встречаются *Dryopteris expansa*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*. В местах, где бамбук разрежен (покрытие меньше 100%), видовое разнообразие увеличивается — наиболее заметная роль принадлежит *Carex vaginata* var. *petersii*, встречаются *Galium kamtschaticum*, *Oxalis acetosella*, *Orthilia secunda*, *Allium ochotense*, *Heracleum lanatum* и др.

Камменноберезняки вейниковые (*Calamagrostio–Betuletum ermanii*) встречаются как в нижних частях склонов, так и по вершинам хребтов (рис. 3). На хребтах их распространение, по-видимому, связано со сдуванием снега — поскольку бамбук нуждается в глубоком снежном покрове (Yaroshenko, 1960), здесь он не выживает и замещается вейником. Совместно с вейником растут *Dryopteris expansa*, *Maianthemum dilatatum*, *Allium ochotense*, *Heracleum lanatum* и другие виды.

В камменноберезняках высокотравных (*Filipendulo–Betuletum ermanii*) доминируют *Filipendula camtschatica*, *Cacalia kamtschatica*, заметную роль играют *Cacalia robusta*, *Aruncus dioicus*, *Conioselinum filicinum*, *Cirsium kamtschaticum*, встречаются *Streptopus amplexifolius*, *Galium triflorum*, *Aconitum maximum* и др.

Высота древостоя в камменноберезовых лесах на Урупe нигде не превышает 10 м. В большинстве литературных источников они характеризуются как редкостойные, нам же встретились березняки с разной сомкнутостью — от 0.3 до 0.8, причем леса с сомкнутостью 0.7–0.8 встречаются довольно часто. Наиболее сомкнуты молодые леса с диаметром стволов 12–15 см. Древостои из старых берез более разрежены, диаметр стволов в них достигает 45–50 см, а возраст — до 300 лет. Возобновления древесных видов в описанных сообществах не наблюдалось. Лишь в одном сообществе на крутом склоне к ложбине была отмечена заметная разница между возрастом деревьев — наряду со старыми деревьями 45 см диаметром



Рис. 2. Каменноберезняк бамбучниковый *Saso-Betuletum ermanii*.
Fig. 2. *Saso-Betuletum ermanii*.



Рис. 3. Каменноберезняк вейниковый *Calamagrostio-Betuletum ermanii*.
Fig. 3. *Calamagrostio-Betuletum ermanii*.

встречались более молодые 12–15 см. В остальных же случаях древостой выглядел более-менее одновозрастным.

О сложности возобновления древесных пород под пологом бамбука писал Н.А. Попов (Поров, 1963). Он отмечал, что бамбук создает крайне неблагоприятную обстановку для лесовозобновления, занимая территорию на многие годы. П.Д. Ярошенко (Yaroshenko, 1960) пишет, что под

бамбуком образуется подстилка из опавших листьев и обломков стеблей, непроницаемая для проростков, а его корневища создают густые сплетения до глубины 30–40 см, что также препятствует возобновлению. По нашим данным, мощность дернового горизонта под бамбуком варьирует — на открытом месте она составляет 20–30 см, а под пологом леса не превышает 10–15 см. По данным Т. Nakashizuka (1988), в Японии в бу-

ковых лесах с бамбуком возобновление древостоя возможно лишь после цветения и массового отмирания бамбука, являющегося монокарпиком. Во время экспедиций на острове мы лишь однажды наблюдали цветение бамбука и один раз — отмирание на небольшом участке вдоль реки. Возможно, нам не встретились большие площади отмирания бамбука. Также вероятно, что возобновлению березы могут способствовать нарушения — влияние вулканической деятельности и антропогенные воздействия.

Ивняки

В долинах рек и ручьев распространены ивняки из *Salix udensis* (табл. 4). Высота ив 4–7 м, сомкнутость 0.6–0.9. Ивняк таволговый **Filipendulo-Salicetum** описан в долине руч. Тараканного (приток р. Быстрой, бухта Новокурильская). В травостое обильны *Filipendula camtschatica*, *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *Lysichiton camtschatcensis*, встречаются виды высокотравья и влажных местообитаний. Ивняк канареечниковый **Phalario-Salicetum** описан у руч. Шабалина (впадает в протоку из оз. Токотан). Помимо канареечника, обильны *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* и *C. maximowiczii*. Ивняк вздутоносооооковый **Cariceto rhynchophysae-Salicetum** располагался вдоль р. Обжитой (бухта Наталии), в расширенном понижении долины реки. Там же описан ивняк бамбучниково-высокотравный **Saso kurilensi-Senecio cannabifolii-Salicetum**. Общими видами для этих сообществ являются *Senecio cannabifolius* и *Urtica platyphylla*, в большинстве описаний встречаются *Angelica genuflexa* и *Cacalia robusta*, присутствуют и другие виды высокотравья. Помимо приведенных описаний, мы наблюдали ивняки белокопытниковые **Petasito japonici-Salicetum**.

Сходные ивняки описаны на о. Сахалин (Korzniakov, Porova, 2018), где они выделены в союз *Filipendulo camtschaticae-Salicetum udensis* класса *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973. В пределах союза авторами описаны асс. *Petasito amplii-Salicetum udensis* и *Filipendulo palmatae-Salicetum udensis*, во многом сходные с описанными нами, но отличающиеся присутствием ряда видов, не произрастающих на о. Уруп (*Alnus hirsuta*, *Ulmus japonica* и др.). Высокотравные ивняки из *Salix udensis* приводятся и для Камчатки (Neshataeva, 2009).

Заросли кедрового стланика

Кедровостланиковые сообщества были изучены нами на нижнем пределе произрастания, где они соседствуют с бамбуком (табл. 5). Бамбук присутствует во всех сообществах с большим или меньшим обилием. Наиболее густые заросли кедрового стланика описаны в южной части острова,

вблизи болота, где распространены сообщества **Saso-Pinetum pumilae nanoherbosum**. Стланик здесь плотно сомкнут, образуя труднопроходимые заросли высотой до 1.5 м. Сомкнутость его 80–85%, из древесных видов совместно с ним растет каменная береза, практически не превышающая стланик по высоте. Из кустарников в просветах между куртин встречается *Vaccinium ovalifolium*, а под стлаником — *Ilex rugosa*. Под пологом стланика и бамбука преобладают виды мелкотравья — *Cornus suecica*, *Linnaea borealis*, встречаются *Cornus canadensis*, *Coptis trifolia* и др. Моховой покров местами почти отсутствует, местами хорошо выражен — преобладает *Pleurozium schreberi*, встречаются *Dicranum majus*, *Pleuroziopsis ruthenica* и др. Ближе к берегу моря роль бамбука возрастает, его покрытие достигает 50–80%, а сомкнутость стланика 10–20%. Стланик здесь растет отдельными куртинами. В наименее сомкнутом сообществе в верхней части склона к долине р. Кама обильно *Lycopodium complanatum*, в плотно сомкнутом встречаются лишь отдельные экземпляры видов травяно-кустарничкового яруса (табл. 5).

Сообщества белокопытника японского

В предыдущей нашей работе (Liksakova et al., 2021) белокопытниковые сообщества (*Petasitetum japonici*) были упомянуты нами при рассмотрении высокотравных лугов. Сейчас о них получена более подробная информация (табл. 6). Сообщества белокопытника японского **Petasitetum japonici** располагаются вдоль русел рек и ручьев на песчано-каменистых субстратах, часто на отмелях или на небольших прирусловых повышениях (рис. 4). Они встречаются вдоль всей длины русла при наличии подходящих отмелей и субстратов, заходя более чем на 5 км вглубь острова, но наибольшие площади занимают в низовьях рек. Высота белокопытника достигает 1.5–2 м. Под его пологом наиболее часто встречаются *Heracleum lanatum* и *Urtica platyphylla*, по краям сообществ на открытых отмелях местами обильна *Artemisia unalaskensis*. Изредка встречается *Equisetum hyemale*. Совместно с белокопытником произрастают и другие виды высокотравья — *Filipendula camtschatica*, *Cacalia robusta*, *Cirsium kamtschaticum*, *Aconogonon savatieri*.

Растительность нарушенных местообитаний

На незаболоченных участках на п-ове Кастрикум нами были описаны сообщества с доминированием шикши и значительным участием луговых видов, которые можно отнести к асс. **Empetretum varioherbosum**. Из луговых видов в их сложении принимают участие *Trisetum molle*, *Festuca rubra*, *Anemonastrum villosissimum*, *Carex scabri-nervia*, регулярно встречаются также *Vaccinium vi-*



Рис. 4. Сообщество белокопытника *Petasitetum japonici*.
Fig. 4. *Petasitetum japonici*.

tis-idaea, *Parnassia palustris*, *Rhodiola rosea*, *Tilingia ajanensis*, *Arnica unalaschcensis*, *Hedysarum nonnae*, *Ophelia tetrapetala* и др. Как правило, такие сообщества приурочены к нарушенным местообитаниям — они были встречены на старых дорогах и на заросшем аэродроме.

Асс. *Empetretum varioherbosum* была описана В.Ю. Нешатаевой с соавторами (Neshataeva et al., 2021) на Камчатке. Состав видов разнотравья в ней отличается от описанной нами ассоциации на Урупe, но есть и общие виды. Сообщества этой ассоциации распространены на крутых склонах приморских хребтов на зарастающих осыпях, т.е.

так же, как и у нас, на нарушенных (хоть и естественными причинами) местообитаниях.

Интересна ранняя стадия восстановления растительности, которую мы наблюдали на зарастающем аэродроме на п-ове Кастрикум. Взлетно-посадочная полоса с бетонным покрытием вытянута вдоль полуострова. Здесь на выровненных поверхностях проявляется естественный рисунок грунтового увлажнения, обусловленный внутренним рельефом водоупорной поверхности. Зарастание теми или иными растениями и их группами варьирует в зависимости от увлажнения. В первую очередь освоение начинается по стыкам и трещинам бетонного покрытия, распространяясь дальше по поверхности плит.

По растительному покрову и степени увлажнения можно выделить следующие участки (рис. 5):

1. Участок не имеет грунтового увлажнения, и микрорельеф поверхности служит источником перераспределения поступающей атмосферной влаги. Зарастание происходит относительно медленно, растения сосредоточены в трещинах и микропонижениях. В данных условиях образуются отдельные куртины *Rhodiola rosea*, *Chrysanthemum arcticum*, реже *Campanula lasiocarpa*, *Lagotis glauca*, *Saxifraga merkii*, как правило, они располагаются в небольших пятнах мхов.

2. На увлажненном участке растения образуют полосы вдоль трещин. Такие участки осваивают преимущественно *Hedysarum nonnae* и *Trisetum molle*, вместе с ними встречаются *Taraxacum ceratophorum*, *Anaphalis margaritacea*, *Deschampsia para-*



Рис. 5. Расположение сообществ на зарастающем аэродроме.
Fig. 5. Location of communities on an overgrown airfield.



Рис. 6. Зарастающий аэродром.

Fig. 6. Overgrown airfield.

mushirensis, *Artemisia unalaskensis*, *Festuca rubra* (рис. 6)

3. Еще более влажный участок почти полностью покрыт растительностью. Здесь встречается невысокий подрост *Alnus maximowiczii* и *Betula ermanii*, по бетону распластаны куртины ивы *Salix nakamura*, обильны виды разнотравных лугов. Обилие растений может быть связано не только с достаточным увлажнением, но и с наличием субстрата поверх бетона. Вероятно, освоение началось по трещинам и стыкам поверхности, где образовались кулисы, которые задерживали пыль, создавая условия для распространения по поверхности полосы.

4. Участок, покрытый почти сплошными зарослями *Leymus mollis* — здесь несколько меньшая влажность сочетается с наличием субстрата.

5. Участок, как и первый, не имеет грунтового увлажнения, но, в отличие от первого, на его поверхности значительные пространства покрыты моховым ковром и разрастающимися отдельными куртинами *Empetrum sibiricum*.

6. Участок почти полностью покрыт мхами, с отдельными куртинами *Rhodiola rosea*, *Polygonum viviparum*, *Hedysarum nonnae*, *Crepis hokkaidoensis* и других видов.

С.Ю. Гришиным и Н.В. Терехиной описано зарастание аэродрома на о. Матуа — большинство видов, которыми зарастает аэродром, являются общими с нашим описанием (Grishin, Terekhina, 2012).

Другой нарушенный участок — съезд с дороги в верхней части склона морской террасы на п-ове Кастрикум, где 40% поверхности составляет голая почва. Здесь в сообществе доминирует *Oxytropis retusa*, встречаются *Lagotis glauca*, *Tilingia ajanensis*, *Primula fauriei*, *Bistorta vivipara*, *Parnassia pa-*

lusttris, *Empetrum sibiricum*, *Trisetum molle*, *Salix nakamura*, *Ophelia tetrapetala*, *Rhodiola rosea*, *Casiope lycopodioides* и др.

П-ов Кастрикум был сильно преобразован деятельностью человека, и значительная часть его носит следы антропогенного воздействия. Здесь, в отличие от других частей острова, на морской террасе большие площади занимают волоснецовые луга *Leymetum varioherbosum*. Покрытие *Leymus mollis* составляет на них 50–60%, к нему примешиваются *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdoerffii*, *Tilingia ajanensis*, *Cirsium kamtschaticum*, другие виды разнотравных лугов встречаются единично — *Aconitum maximum*, *Angelica gmelinii*, *Achillea macrocephala* и др. Исходно волоснецовые сообщества распространены на песчаных отложениях вдоль берега моря. Распространение *Leymus mollis* на нарушенных местообитаниях известно также на о. Атласова, где он является одним из доминантов начального этапа сукцессии на рыхлых вулканических материалах после извержения (Grishin et al., 2009).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ДОЛИНАХ РЕК

Распределение растительности вдоль рек и ручьев тесно связано со строением их долин. Сообщества ряда ассоциаций образуют комплексы, связанные с теми или иными пойменными ландшафтами. Для выявления закономерностей распределения растительных сообществ в долинах нами были обследованы р. Быстрая и руч. Тараканный (Новокурильская бухта), р. Обжитая и руч. Бездольный (бухта Ирина в зал. Наталии), низовья р. Токотан и руч. Шабалина, руч. Рыбный (бухта Песочная), низовья р. Кама.



Рис. 7. Долина р. Кама в нижнем течении.

Fig. 7. The valley of the Kama River in the lower reaches.

Для о. Уруп характерна речная сеть низкого порядка с грубым аллювием (Razjigaeva et al., 2022). Для верхних частей долин рек и ручьев характерны узкие крутосклонные русла с эрозионным врезом 30–40 м, в которых практически не происходит осадконакопления. На приустьевых участках преобладает аккумуляция как делювиальных и эоловых материалов, так и пирокластических, связанных с извержениями вулканов (Razjigaeva, Ganzey, 2006).

В нижнем течении рек долины образуют расширения, а русла более или менее сильно меандрируют. Ближе к берегу моря на песчаных отложениях располагаются сообщества с доминированием *Leymus mollis*. В низовьях р. Токотан волоснецовые сообщества по долине заходят до 700 м в глубь острова. В широких долинах вдоль русла в местах его изгибов образуются отмели и прирусловые валы. На наиболее высоких валах развиваются плотные заросли бамбука. Менее высокие валы часто заняты зарослями высокотравья, вейника Лангсдорфа, реже — хвощем зимующим *Equisetum hyemale*. К каменистым и песчано-каменистым отмелям приурочены белокопытниковые сообщества (*Petasietum japonicae*). Местами на камнях встречаются ивы и куртины полыни *Artemisia unalaschkensis*. Вдоль прямых участков, где русло не образует отмелей и валов, к нему примыкают высокотравные луга (*Filipenduletum camtschatici*). Они занимают наибольшие площади на расширенных участках долин, простираясь от русла до коренного берега. Здесь же встречаются ивняки высокотравные и белокопытниковые. В широких долинах ивняки и высо-

котравные сообщества распространены и за прирусловыми валами.

На пологих участках наиболее широких долин вдоль коренного берега в условиях застойного увлажнения распространены заболоченные понижения. На таких понижениях вдоль р. Кама развиваются сфагновые болота с выраженными грядами и озерками, расположенными перпендикулярно течению (рис. 7). На более дренированных участках встречаются низинные болота, образованные тростниково-сфагновыми (*Sphagno-Phragmitetum australis*), пушицево-сфагновыми (*Sphagno-Eriophoretum vaginati*) и скрытоплодноосоковыми (*Carycetum cryptocarphae*) сообществами (Liksakova et al., 2021). Скрытоплодноосоковые сообщества встречаются также по берегам стариц и озер, изредка — вдоль русел в местах с замедленным течением.

Ближе к подошвам гор долины сужаются, древесная растительность подходит вплотную к руслам рек. В местах, где русла прорезают горные склоны, по крутым берегам к рекам спускаются заросли ольховника и леса из каменной березы. Ближе к руслам часто встречаются каменноберезняки и ольховники высокотравные, выше переходящие в бамбучниковые ассоциации. Местами каменноберезняки бамбучниковые (*Saso-Betuletum ermanii*) подходят непосредственно к руслу. На отвесных склонах распространены скальные сообщества. Именно в таких местах чаще всего можно встретить редкие виды растений, основной ареал которых связан с более южными широтами — например, *Botryostege bracteata*, *Plagiogyria matsumureana*, *Hydrangea petiolaris*, здесь же встре-

чаются виды клена (*Acer ukurunduense*, *A. mayrii*), *Cerasus nipponica*, *Weigela middendorffiana*, встречающиеся лишь на удалении от моря. Вероятно, в глубоких узких долинах растительность защищена от холодных морских ветров и туманов, и микроклимат здесь более благоприятен для теплолюбивых видов.

Почвы

Почвы острова на морских террасах выше 20 м имеют сложный профиль на субаэральных отложениях, который формировался в течение голоценового времени. Горизонты профиля скорее отражают условия природной среды, в которой происходило постоянное накопление субаэрального материала и одновременно формирование и функционирование поверхностного горизонта. Все профили почв с поверхности перекрыты пирокластическими отложениями недавних локальных извержений.

На полуострове Кастрикум почвы перекрыты двумя слоями отложений, общей мощностью 30–35 см. Нижний слой палево-бурый, крупнопесчаный, верхний – светло-серый, пылеватый. В центральной части почвы перекрыты тремя слоями песчано-пылеватых отложений, общей мощностью 20 см. Полевой тест с NaF показал, что горизонты, погребенные под современными пирокластическими отложениями, имеют ясные признаки диагностического свойства *andic*. Для свойств *andic* характерно присутствие слабоокристаллизованных минералов и металлоорганических комплексов. Эти компоненты соответствуют поздним стадиям выветривания пирокластических отложений (FAO, 2014). В то же время поверхностные горизонты, сформированные на современных отложениях, не проявляют выраженных свойств *andic*, что характерно для начальной стадии выветривания пирокластического материала. Такие почвы можно определить как органоаккумулятивные на тефровых отложениях, подстилаемые погребенными вулканическими почвами. В зависимости от растительной ассоциации могут формироваться различные поверхностные горизонты.

На участках с курильским бамбуком местами развивается рыхлый дерновый горизонт мощностью 20–30 см (под пологом леса и в увлажненных местах он не превышает 10–15 см). Под разнотравными растительными сообществами на морских террасах, как правило, формируется маломощный дерновый горизонт не более 10 см. Под кустарничковой растительностью выделяется корневой горизонт мощностью 10–13 см. Горизонт состоит из живых и отмерших корней различной размерности, густо переплетенных между собой, представляя собой жесткий каркас, в про-

странстве которого содержится механическая смесь детрита и минеральной массы.

Таким образом, под бамбучником и разнотравными луговыми сообществами развиваются серогумусовые на тефровых отложениях, подстилаемые погребенными охристыми почвами, под осоково-вейниковыми – перегнойно-серогумусовые на охристых почвах и т.п., под осоково-сфагновыми болотами образуются торфяники. Глеевые почвы в полугидроморфных условиях не были обнаружены. Вероятно, в переувлажненных местах не образуются анаэробные застойные процессы вследствие хорошего дренажа, а обводнение поддерживается постоянным притоком свежей воды.

Наибольший эффект растительность оказывает на формирование поверхностных горизонтов почв, изменяя физико-химические свойства исходных материалов. Так, например, под кустарничковой растительностью значения pH поверхностных горизонтов на 1–1.5 единицы ниже, чем под травянистым покровом.

Наличие погребенных почв и пирокластических отложений, связанных с извержениями вулканов, говорит о значительном влиянии вулканизма на формирование растительности и почв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительность о. Уруп складывалась под влиянием многих экологических факторов. Так, на полуострове Кастрикум можно наблюдать изменение растительного покрова и условий его формирования от охотоморского берега, где распространены волоснецовые, разнотравные и высокотравные луга, к тихоокеанской стороне, при переходе к которой увеличивается роль шикшеников и болотных сообществ, часто с участием тундровых видов. Это связано, с одной стороны, с более прохладным климатом на тихоокеанской стороне острова. С другой стороны, полуостров Кастрикум представляет собой морскую террасу, которая имеет слабый уклон от побережья Охотского моря в сторону Тихого океана (рис. 8). В результате сток воды направлен в сторону тихоокеанского побережья, что способствует обводнению выложенных участков поверхностей и образованию на их месте торфяников и болот.

Эти данные хорошо иллюстрируют асимметрию в распределении растительности, отмеченную в работе К.С. Ганзей (Ganzei, 2015) на Курильских островах для вертикальных поясов и выраженную здесь на относительно плоском рельефе полуострова. По данным автора, эта асимметрия связана как с муссонной циркуляцией воздушных масс, при которой в зимнее время преобладают северо-западные ветра, так и с воз-

Полуостров Кастрикум

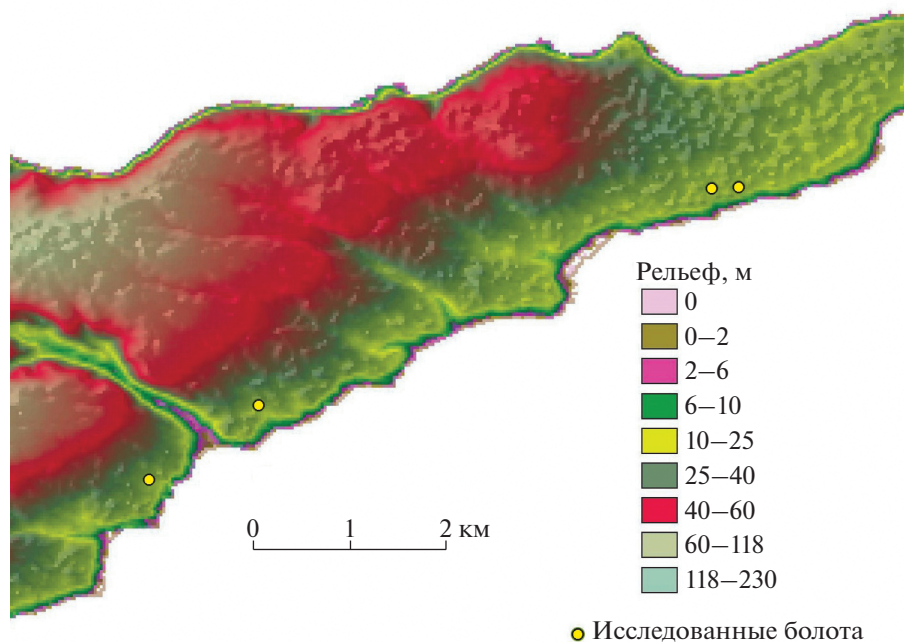


Рис. 8. Рельеф и расположение болот на полуострове Кастрикум.
Fig. 8. Relief and location of mires on the Kastrikum (Castricum) Peninsula.

действием холодных течений, проходящих вдоль тихоокеанского берега.

Многие теплолюбивые виды укрываются в долинах рек вдали от зон влияния морских ветров и туманов. Вершины хребтов, обдуваемые ветром, лишены свойственного большей части острова бамбука – вероятно, из-за сдувания снежного покрова, важного для его сохранения в зимние холода. Поймы рек довольно слабо проработаны из-за незначительной протяженности и величины самих рек, тем не менее, можно выявить единые закономерности распределения растительных сообществ в ландшафтах долин в разных частях острова.

Тип растительного сообщества определяет в большой степени специфику формирования поверхностных горизонтов почв. В свою очередь, орографические условия, перераспределяя выпадающие осадки и движения воздушных масс, вкпе с литологической неоднородностью создают различные биотопы с растительными сообществами определенных ассоциаций. Наличие почвенных горизонтов с отложениями пирокластического материала говорит о значительном влиянии вулканизма на формирование почв и растительности.

Влияют на растительность и антропогенные факторы. Шикшевые сообщества занимают участки с твердым или уплотненным покрытием – аэродромы, дороги, а в местах с более рыхлым субстратом распространяются волоснецовые луга. На участках с недавно оголенной почвой разрастается *Oxytropis retusa*.

Многие авторы большое значение придают связям растительности с палеоисторией островов. Значительное количество флористических исследований на Курильских островах посвящено влиянию сухопутных коридоров – так, на основе флористического сходства между островами делаются выводы о миграционных путях и их влиянии на формирование растительного покрова (Takahashi, 2004, 2006, 2009). Если исходить из этих положений, отсутствие в прошлом сухопутного моста между о. Уруп и о. Итуруп должно было бы сильно ограничить флористический обмен между этими островами. Тем не менее, растительность Урупа весьма сходна с северной частью о. Итуруп, которую многие авторы при районировании объединяют вместе с Урупом в единый геоботанический район (Kolesnikov, 1963; Vorob'ev, 1963). Возможно, влияние сухопутных мостов на флору и растительность несколько преувеличено, поскольку расселение растений в данном случае

могло происходить и другими способами (например, посредством анемо-, орнито- и гидрохории).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность организаторам и участникам комплексной экспедиции “Восточный бастион – Курильская гряда”, проведенной Экспедиционным центром Министерства обороны РФ и Русским географическим обществом.

Работа авторов из Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН проводилась в рамках государственного задания 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 (работа Е.Ю. Кузьминой). Работа С.Ф. Хохлова выполнена в рамках темы НИР 0591-2019-0028 “Разработать новые подходы к картографированию, мониторингу и классификации почв для информационного обеспечения оптимизации использования почвенных ресурсов России”. Подтема 28.4 “Уточнить знания о почвах России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Atlas...] Атлас Курильских островов. 2009. Тихоокеан. ин-т географии ДВО РАН. М.; Владивосток. 516 с.
- [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.
- [Boch, Mazing] Боч М.С., Мазинг В.В. 1979. Экосистемы болот СССР. Л. 188 с.
- [Czernjadjeva 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., Шадрин С.Н., Яковченко Л.С. 2020. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. б. – Новости сист. низш. раст. 54 (2): 537–557. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.537>
- [Egorova] Егорова Е.М. 1970. К эколого-географической характеристике скальной флоры Сахалина и Курильских островов. – Известия Сибирского отделения АН СССР. 5 (1): 30–37.
- Ellis L.T., Alataş M., Aleffi M., Álvaro Alba W.R., Becerra Infante D.A., Cárdenas Espinosa K.A., Aziz Md.N., Bakalin V.A., Bergamo Decarli G., Boiko M., Zagorodniuk N., Borovichev E.A., Brusa G., Cano M.J., Jiménez J.A., Choi S.S., Draper I., Lara F., Dunlin M.V., Enroth J., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Garilleti R., Albertos B., Gradstein S.R., Graulich A., Hugonnot V., Hyun C.W., Kırmaç M., Filiz F., Çatak U., Konstantinova N.A., Savchenko A.N., Kropik M., Kučera J., Kürschner H., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maity D., Martin P., McIntosh T.T., van Melick H.M.H., Moncada B., Németh Cs., O’Leary S.V., Peñalozaboja G.F., Maciel-Silva S.A., Poponessi S., Cogoni A., Porley R.D., Potemkin A.D., Puglisi M., Scianrello S., Rawat K.K., Sahu V., Paul R.R., Ryan M., Saha P., Salas D.S., Segarra-Moragues J.G., Sguazzin F., Shafigullina N.R., Shevock J.R., Ştefănuţ S., Uygur A., Karaman Erkul S., Ursavaş S., Özen A., Zechmeister H.G., Zander R.H. 2021. New national and regional bryophyte records, 66. – *Journal of Bryology*. 43(2): 193–212. <https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1942590>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Alia M.H.B., Burghardt M., Cabezudo B., Cano M.J., Cottet A.C., Csiky J., Deme J., Erzberger P., Evangelista M., Glazkova E.A., Gómez-González D., Guerra J., Jiménez J.A., Kuzmina E. Yu., Liksakova N.S., Messuti M.I., Natcheva R., Norhazrina N., Pantović J.P., Papp B., Potemkin A.D., Rodríguez-Quiel E., Sabovljević M.S., Spitale D., Ştefănuţ S., Syazwana N., Tossou M.G., Vilnet A.A. 2022. New national and regional bryophyte records, 70. – *Journal of Bryology*. 44 (2): 175–183. <https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2095145>
- FAO, ISRIC, and ISSS. 2014. World Reference Base for Soil Resources. Rome.
- 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>
- Gimingham C.H. 1984. Some mire systems in Japan. – In: *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. 44(3): 169–176. <https://doi.org/10.1080/03746608408685385>
- [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 E.A., Liksakova N.S. 2021a. New and Rare Vascular Plant Species of the Kuril Islands: Distribution, Ecology, and Population Status. – *Contemporary Problems of Ecology*. 14 (2): 128–137. <https://doi.org/10.1134/S1995425521020049>
- [Glazkova, Liksakova] Глазкова Е.А., Ликсакова Н.С. 2021b. 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 et al.] Гришин С.Ю., Баркалов В.Ю., Верхолат В.П., Рашидов В.А., Шляхов С.А., Яковлева А.Н. 2009. Растительный и почвенный покров острова Атласова (Курильские острова). — Комаровские чтения. LVI: 64–119.
- [Grishin, Terekhina] Гришин С.Ю., Терехина Н.В. 2012. Растительный покров острова Магуга (Курильские острова). — Комаровские чтения. LIX: 188–229.
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. — J. Veg. Sci. 12: 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- 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., Kannukene 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. 1963. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов. — Вopr. географии Дальнего Востока. Хабаровск. 6: 158–182.
- [Korznikov, Porova] Корзников К.А., Попова К.Б. Пойменные крупнотравные леса острова Сахалин (класс Salicetea sachalinensis Ohba 1973). — Растительность России. 33: 66–91.
- [Kostenkov et al.] Костенков Н.М., Ознобихин В.И., Шляхов С.А. 2009. Почвенный покров. — В кн.: Атлас Курильских островов. М.; Владивосток. С. 262–277.
- [Krestov] Крестов П.В. 2004. Растительный покров Командорских островов. — Бот. журн. 89(11): 1740–1762.
- [Liksakova et al.] Ликсакова Н.С., Глазкова Е.А., Кузьмина Е.Ю. 2021. К растительности острова Уруп (Курильские острова). — Бот. журн. 106 (8): 731–755. <https://doi.org/10.31857/S0006813621080068>
- Nakashizuka T. 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous dearth of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). — Ecol. Res. 3: 21–35.
- [Nauchno-prikladnoy...] Научно-прикладной справочник по климату. 1990. Сер. 3. Многолетние данные. Вып. 34. Сахалинская область. Л. 351 с.
- [Neshataeva] Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М. 537 с.
- [Neshataeva et al.] Нешатаева В.Ю., Пестеров А.О., Кораблев А.П. 2021. Растительность восточного вулканического пояса Камчатки (в пределах Кроноцкого заповедника). СПб. 328 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>
- [Polokhin] Плохин О.В. 2017. Морфологические особенности и кислотно-основные свойства почв центральной части острова Уруп (Курильский архипелаг). — Научное обозрение. Биологические науки. 5: 18–22. <https://doi.org/10.17513/srbs.1084>
- [Polokhin] Полохин О.В. 2019. Морфолого-генетическая специфика почв острова Уруп. — Международный научно-исследовательский журнал. 12(90): 186–189. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2019.90.12.035>
- [Porov] Попов Н.А. 1973. Леса южных Курильских островов и перспективы их использования. — В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока (труды конференции). Красноярск. С. 59–69.
- [Probatova, Barkalov] Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю. 2015. Новые таксоны мятлика (*Poa* L., Poaceae) с Дальнего Востока России. — Новости сист. высш. раст. 46: 57–65.
- [Razjigaeva, Ganzey] Разжигаета Н.Г., Ганзей Л.А. 2006. Обстановки осадконакопления островных территорий в плейстоцене—голоцене. Владивосток. 365 с.
- [Razjigaeva et al.] Разжигаета Н.Г., Ганзей Л.А., Гребенникова Т.А., Белянина Н.И., Ганзей К.С., Кайстренко В.М., Арсланов Х.А., Максимов Ф.Е., Рыбин А.В. 2019. Проявление климатических изменений и природных катастроф в позднем голоцене на юге о. Уруп (Курильские острова). — Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 3: 37–53. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2019-3-37-53>
- [Razjigaeva et al.] Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Arslanov Kh.A., Pshenichnikova N.F. 2022. Coastal dunes of Urup Island (Kuril Islands, North-Western Pacific): palaeoclimatic and environmental archive. — Geosystems of Transition Zones. 6 (2): 100–113. <https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.2>
- [Sabirov, Sabirova] Сабиров Р.Н., Сабирова Н.Д. 2005. Дикорастущие декоративные растения о. Уруп. — Вестник Сахалинского музея. 12: 386–397.
- Sasaki T., Katabuchi M., Kamiyama Ch., Shimazaki M., Nakashizuka T., Nikosaka K. 2013. Variations in Species Composition of Moorland Plant Communities Along Environmental Gradients Within a Subalpine Zone in Northern Japan. — Wetlands. 33 (2): 269–277. <https://doi.org/10.1007/s13157-013-0380-6>
- [Seledets] Селедец В.П. 1969. К ботанико-географическому районированию острова Итуруп (Южные Курилы). — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 181–192.
- [Seledets] Селедец В.П. 1970. К эколого-ценотической характеристике растительности береговой зоны острова Итуруп. — Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук. 3 (15): 9–14.

- [Shennikov] Шеников 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., Ганзевич 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>
- Sofronova E.V., Afonina O.M., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Erzhapova R.S., Fedosov V.E., Grishutkin O.G., Kucherov I.B., Kurbatova L.E., Kutenkov S.A., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maksimov A.I., Mamontov Yu.S., Neshataeva V.Yu., Pechenkina K.O., Popova N.N., Potemkin A.D., Schutyakov D.S., Shchukina K.V., Shkurko A.V., Skvortsov K.I., Yambushe A.R. 2022. New Bryophyte Records. 18. — *Arctoa* 31: 62–75. <https://doi.org/10.15298/arctoa.31.09>
- [Spravochnik...] Справочник по климату СССР. 1970. Вып. 34. Ч. 2. Л.: Гидрометеиздат, 200 с.
- Takahashi H. 2004. Distribution patterns of gymnosperms in Sakhalin and a comparison with those in the Kurils: newly proposed S-K index. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 1: 3–13.
- Takahashi H. 2006. Geographical Distribution Patterns of the Ericaceae in Sakhalin and the Kurils. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 2: 1–39.
- Takahashi H. 2009. Geographical Distribution Patterns of the Apiaceae in Sakhalin and the Kuril Islands. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 3: 1–34.
- 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.
- [Tzvelev, Probatova] Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М. 646 с.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2010. Проблема классификации растительности. — *Бот. журн.* 95 (9): 1201–1218.
- [Vlastova] Властова Н.В. 1960. Торфяные болота Сахалина. М.—Л. 167 с.
- [Vorob'ev] Воробьев Д.П. 1963. Растительность Курильских островов. М.—Л. 92 с.
- [Yaroshenko] Ярошенко П.Д. 1960. Бамбуковые заросли Южных Курильских островов. — В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан. С. 155–165.

NEW DATA ON VEGETATION AND SOILS OF URUP (KURIL ISLANDS)

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

^aKomarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^bV.V. Dokuchaev Soil Science Institute

Pyzhyovskiy Lane, 7, Bld. 2, Moscow, 119017, Russia

[#]e-mail: nlikzakova@binran.ru; nliks@mail.ru

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

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

^{####}e-mail: khokhlov2000@mail.ru

The article presents new data on the vegetation of the island of Urup (Kuril Islands) obtained during the research of the authors in 2019 and 2021. The characteristics of the main forest communities (Erman's birch forests, willow forests and *Pinus pumila* thickets), as well as rock and mire vegetation and vegetation of disturbed habitats, are given. The ecological-phytocenotic classification of the studied communities has been refined or carried out for the first time, the tables of geobotanical descriptions for a number of associations are given. Patterns of vegetation distribution in river valleys are considered. It is shown that in the northern part of the island, in the vegetation cover of the Pacific side, the role of mires and shrub communities increases in comparison with the Okhotsk Sea side. The description of soils is given in connection with the plant communities formed on them. The reasons of the revealed regularities are discussed, in particular, the influence of the relief, cold oceanic winds and fogs on the vegetation cover of the island.

Keywords: Erman's birch forests, *Pinus pumila* thickets, rock vegetation, mire vegetation, vegetation of river valleys, eco-phytocenotic classification, Kuril Islands, Urup

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to the organizers and participants of the Complex Expedition "Eastern Bastion – Kuril Ridge" held by Expedition Center of the Ministry of De-

fense of the Russian Federation and the Russian Geographical Society.

The work of authors from the Komarov Botanical Institute RAS was held within the framework of the state task on

the following projects: “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity, dynamics, principles of organization”, № 121032500047-1 (study of N.S. Liksakova), “Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, plant resources”, № AAAA-A 19-119031290052-1 (study of E.A. Glazkova), “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world”, № 121021600184-6 (study of E.Yu. Kuzmina). The work of S.F. Khokhlov was carried out as part of the research project 0591-2019-0028 “Development of new approaches to mapping, monitoring and classification of soils for information support for optimization of the use of soil resources of Russia”. Subtheme 28.4 “To clarify knowledge about the soils of Russia”.

REFERENCES

Atlas Kuril'skykh ostrovov [Atlas of the Kuril Islands]. 2009. Moscow, Vladivostok. 516 p. (In Russ.).

Barkalov V.Yu. 2002. Ocherk 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.).

Boch M.S., Mazing V.V. 1979. Ekosistemy bolot SSSR [Mire ecosystems of USSR]. Leningrad. 188 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., Nikolayev I.A., Popova N.N., Safronova T.V., Shadrina S.N., Yakovchenko L.S. 2020. New cryptogamic records. 6. – *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 54 (2): 537–557. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.537>

Egorova Ye.M. 1970. K ekologo-geograficheskoy kharakteristike skal'noy flory Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov [On the ecological and geographical characteristics of the rocky flora of Sakhalin and the Kuril Islands]. – *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR*. 5 (1): 30–37 (In Russ.).

Ellis L.T., Alataş M., Aleffi M., Álvaro Alba W.R., Berra Infante D.A., Cárdenas Espinosa K.A., Aziz Md.N., Bakalin V.A., Bergamo Decarli G., Boiko M., Zagorodniuk N., E.A. Borovichev E.A., Brusa G., Cano M.J., Jiménez J.A., Choi S.S., Draper I., Lara F., Dunlin M.V., Enroth J., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Garilleti R., Albertos B., Gradstein S.R., Graulich A., Hugonnot V., Hyun C.W., Kırmacı M., Filiz F., Çatak U., Konstantinova N.A., Savchenko A.N., Kropik M., Kučera J., Kürschner H., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maity D., Martin P., McIntosh T.T., van Melick H.M.H., Moncada B., Németh Cs., O'Leary S.V., Peñaloza-Bojacá G.F., Maciel-Silva S.A., Poponessi S., Cogoni A., Porley R.D., Potemkin A.D., Puglisi M., Sciandrello S., Rawat K.K., Sahu V., Paul R.R., Ryan M., Saha P., Salas D.S., Segarra-Moragues J.G., Sguazzin F., Shafiqullina N.R., Shevock J.R., Ştefănuţ S., Uyğur A., Karaman Erkul S., Ursavaş S., Özen A., Zechmeis-

ter H.G., Zander R.H. 2021. New national and regional bryophyte records, 66. – *Journal of Bryology*. 43 (2): 193–212. <https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1942590>

Ellis L.T., Afonina O.M., Alia M.H.B., Burghardt M., Cabezudo B., Cano M.J., Cottet A.C., Csiky J., Deme J., Erzberger P., Evangelista M., Glazkova E.A., Gómez-González D., Guerra J., Jiménez J.A., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Messuti M I., Natcheva R., Norhazrina N., Pantović J.P., Papp B., Potemkin A.D., Rodríguez-Quiel E., Sabovljević M.S., Spitale D., Ştefănuţ S., Syazwana N., Tossou M.G., Vilnet A.A. 2022. New national and regional bryophyte records, 70. – *Journal of Bryology*. 44 (2). <https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2095145>

FAO, ISRIC, and ISSS. 2014. World Reference Base for Soil Resources. Rome.

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>

Gimingham C.H. 1984. Some mire systems in Japan. – In: *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. 44 (3): 169–176. <https://doi.org/10.1080/03746608408685385>

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.S. 2021a. New and Rare Vascular Plant Species of the Kuril Islands: Distribution, Ecology, and Population Status. – *Contemporary Problems of Ecology*. 14 (2): 128–137. <https://doi.org/10.1134/S1995425521020049>

Glazkova E.A., Liksakova N.S. 2021b. Novyye i redkiye vidy sosudistykh rasteniy s Kuril'skikh ostrovov: rasprostraneniye, ekologiya i sostoyaniye populyatsii [New and Rare Vascular Plant Species of the Kuril Islands: Distribution, Ecology, and Population Status] *Sibirskii ekologicheskii zhurnal. – Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. 2: 162–173 (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SEJ20210203>

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.).

Grishin S.Yu., Terekhina N.V. 2012. Vegetation cover of Matua Island (the Kuril Islands). – *Komarovskiye chteniya*. LIX: 188–229 (In Russ.).

Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. – *J. Veg. Sci.* 12: 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>

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., Kannukene 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. 1963. Geobotanicheskoye rayonirovaniye Dal'nego Vostoka i zakonomernosti razmeshcheniyae-go 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.).
- Korznikov 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>
- Kostenkov N.M., Oznobikhin V.I., Shlyakhov S.A. 2009. Pochvennyy pokrov [Soil cover]. – In: Atlas Kuril'skiykh ostrovov. Moscow, Vladivostok. P. 262–277.
- Krestov P.V. 2004. Plant cover of Commander islands. – *Bot. Zhurn.* 89 (11): 1740–1762 (In Russ.).
- Liksakova N.S., Glazkova E.A., Kuz'mina E.Yu. 2021. To the vegetation of Urup Island (the Kuriles). – *Bot. Zhurn.* 106 (8): 731–755 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621080068>
- Nakashizuka T. 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous dearth of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). – *Ecol. Res.* 3: 21–35.
- Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu. Sakhalinslaysia oblast' [Scientific and applied guide to climate, Sakhalin Region]. 1990. 3(34). Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Neshataeva V.Yu. 2009. Rastitel'nost' poluoostrova Kamchatka [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow. 537 p. (In Russ.).
- Neshataeva V.Yu., Pesterov A.O., Korablev A.P. 2021. Rastitel'nost' vostochnogo vulkanicheskogo poyasa Kamchatki (v predelakh Kronotskogo zapovednika) [Vegetation of the eastern volcanic belt of Kamchatka (within the Kronotsky Reserve)]. St. Petersburg. 328 p. (In Russ.).
- 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. <http://doi.org/10.1007/s11284-008-0499-8>
- Plokhin O.V. 2017. Morphological peculiarities and acid-basic properties of the soil the central part of Urup Island (Kuril archipelago). – *Scientific review. Biological sciences*. 5: 18–22 (In Russ.). <http://doi.org/10.17513/srbs.1084>
- Plokhin O.V. 2019. Morphological and genetic features of soils in Urup island. – *International Research Journal*. 12 (90): 186–189. <http://doi.org/10.23670/IRJ.2019.90.12.035>
- Popov N.A. 1973. Lesa Yuzhnykh Kuril'skiykh ostrovov i perspektivy ikh ispol'zovaniya [Forests of the Southern Kuril Islands and prospects for their use]. – In: *Materi-aly po izucheniyu lesov Sibiri i Dal'nego Vostoka* (trudy konferentsii). Krasnoyarsk. P. 59–69 (In Russ.).
- Probatova N.S., Barkalov V.Yu. 2015. Novyye taksony myatlika (*Poa* L., Poaceae) s Dal'nego Vostoka Rossii [New taxa of *Poa* from Russian Far East]. – *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 46: 57–65 (In Russ.).
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A. 2006. Sedimentary environments on islands in Pleistocene-holocene. Vladivostok. 365 p. (In Russ.).
- 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. Manifestation of late holocene climatic changes and natural hazards on the south of Urup island (Kuril archipelago). – *Bulletin of the North-East Scientific Center RAS, Far East Branch*. 3: 37–53 (In Russ.). <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2019-3-37-53>
- Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Arslanov Kh.A., Pshenichnikova N.F. 2022. Coastal dunes of Urup Island (Kuril Islands, North-Western Pacific): palaeoclimatic and environmental archive. – *Geosystems of transition zones*. 6 (2): 100–113. <https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.2>
- 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.).
- Sasaki T., Katabuchi M., Kamiyama Ch., Shimazaki M., Nakashizuka T., Hikosaka K. 2013. Variations in Species Composition of Moorland Plant Communities Along Environmental Gradients Within a Subalpine Zone in Northern Japan. – *Wetlands*. 33 (2): 269–277. <http://doi.org/10.1007/s13157-013-0380-6>
- Seledets V.P. 1969. K botaniko-geograficheskomy raionirovaniyu ostrova Iturup (Yuzhnyye Kurily) [To the botanical and geographical zoning of Iturup Island (Southern Kuriles)]. – In: *Voprosy botaniki na Dal'nem Vostoke*. Vladivostok. P. 181–192 (In Russ.).
- Seledets V.P. 1970. K ekologo-tsenoticheskoy kharakteristike rastitel'nosti beregovoy zony ostrova Iturup [On the ecological and cenotic characteristics of vegetation of the coastal zone of Iturup Island]. – *Isvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk* 3 (15): 9–14 (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., Liksakova N.S., Popova N.N., Shilnikov D.S., Smagin V.A., Vilks E.F. 2020. New bryophyte records. 15. – *Arctoa*. 29: 75–97. (In Russ.). <https://doi.org/10.15298/arctoa.29.06>
- Sofronova E.V., Afonina O.M., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Erzhapova R.S., Fedosov V.E., Grishutkin O.G., Kucherov I.B., Kurbatova L.E., Kutenkov S.A., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maksimov A.I., Mamontov Yu.S., Neshataeva V.Yu., Pechenkina K.O., Popova N.N., Potemkin A.D., Schutyakov D.S.,

- Shchukina K.V., Shkurko A.V., Skvortsov K.I., Yambushe A.R. 2022. New Bryophyte Records. 18. – *Arctoa*. 31: 62–75.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.09>
- Spravochnik po klimatu SSSR. 1970. 34 (2). Leningrad. 200 p.
- Takahashi H. 2004. Distribution patterns of gymnosperms in Sakhalin and a comparison with those in the Kurils: newly proposed S-K index. – *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 1: 3–13.
- Takahashi H. 2006. Geographical Distribution Patterns of the Ericaceae in Sakhalin and the Kurils. – *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 2: 1–39.
- Takahashi H. 2009. Geographical Distribution Patterns of the Apiaceae in Sakhalin and the Kuril Islands. – *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 3: 1–34.
- 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.
- Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. *Zlaki Rossii [Grasses of Russia]*. Moscow. 646 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2010. The problem of vegetation classification. – *Bot. Zhurn.* 95(9): 1201–1218 (In Russ.).
- Vlastova N.V. 1960. *Torfyanyye bolota Sakhalina (Sakhalin peat bogs)*. Moscow; Leningrad. 167 p. (In Russ.).
- Vorob'ev D.P. 1963. *Rastitel'nost' Kuril'skikh ostrovov [Vegetation of the Kuril Islands]*. Moscow; Leningrad. 92 p. (In Russ.).
- Yaroshenko P.D. *Bambukovyye zarosli Yuzhnykh Kuril'skykh [Bamboo thickets of the Southern Kuril Islands]*. – In: *Materialy po prirodnym resursam Kaamchatki i Kuril'skikh ostrovov*. Magadan. P. 155–165 (In Russ.).