

Разработка региональных экологических шкал и использование их при классификации лесов с участием сосны кедровой корейской (*Pinus koraiensis*)

Т.А. Комарова, Л.Я. Ащенкова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток
Дальневосточный государственный университет, г. Владивосток

В работах В.Л. Комарова содержится обширный материал по вопросам экологии растений, в том числе и дальневосточных видов (Комаров, 1945-1958). В дальнейшем, основываясь на своих исследованиях и наблюдениях в природных условиях, экологические особенности растений разных биоморф и растительных сообществ рассматривали многие дальневосточные исследователи (Кабанов, 1940; Колесников, 1969; Куренцова, 1973; и др.).

Из параметров условий среды, определяющих видовой состав и структуру растительного покрова, ведущая роль принадлежит комплексу прямодействующих экологических факторов, таких как свет, тепло, влага, почвенное плодородие и т.д. Вместе с тем оценить прямодействующие факторы невозможно путем одноразового учета. Так, показатели температуры воздуха или влажности почв в момент наблюдения еще не дают представления об их суточном, сезонном и многогодичном режимах; запас нитратов в почве еще не характеризует условия азотного питания растений. Все это требует длительных стационарных исследований и дорогостоящего оборудования.

В горных условиях комплексная оценка прямодействующих экологических режимов затрудняется также влиянием высотной поясности, температурных инверсий, влагонесущих потоков воздуха и других факторов. В некоторой степени оценить экологические режимы местообитаний можно по комплексу косвенно действующих факторов: положению в рельефе, типам почв, уровню залегания грунтовых вод и другим параметрам, которые в совокупности составляют понятие «условия местоположения», или «энтопий» (Раменский, 1938). На основе энтопических параметров построены многочисленные схемы и классификации типов местоположения (типов земель), типов лесорастительных условий и других понятий, используемых разными авторами как

синонимы. Вместе с тем значительная вариабельность энтопических показателей в горных условиях создает серьезные затруднения в практическом осуществлении их учета по градиентам изменчивости и в комплексной увязке.

Оценку совокупного воздействия всех факторов среды в многообразных их соотношениях позволяют получить методы индикации экологических условий экотопов, основанных на увязке признаков растительного покрова и ведущих факторов среды. Среди разнообразных методов экологической оценки земель широкое распространение получили методы индикации со шкальной или балльной оценками градиентов среды с аналогичными оценками пределов толерантности видов. Полученные с помощью индикационных методов данные об экологии видов сводятся в специальные таблицы, получившие название экологических шкал. Основой для составления экологических шкал служит правило экологической индивидуальности растений Л.Г. Раменского (1910, 1924), согласно которому растения каждого вида имеют свою определенную амплитуду по отношению к действию любого экологического фактора. Экологические шкалы позволяют классифицировать разные виды растений по их отношению к определенным экологическим факторам. К настоящему времени экологические шкалы по разным факторам среды разработаны как отечественными, так и зарубежными исследователями (Раменский, 1938; Olsen, 1923; Ellenberg, 1950, 1952, 1979; Landoldt, 1977; Цыганов, 1983; и др.). Обзор западно-европейских работ был проведен З. Амбросом (Ambros, 1988).

Из анализируемых факторов чаще всего даются характеристики видов и растительных группировок по степени увлажнения и активному богатству (трофности) почв. Градиенты трофности и водного режима местообитаний наглядно отражают эдафические сетки (Погребняк, 1931, 1968; Раменский, 1938; Ellenberg, 1950, 1952; и др.), а также «крест» В.Н. Сукачева (1931, 1934) и «треугольники» (Соловьев, 1958; Вайчис, Лабанаускас, 1972; и др.). Эдафические ареалы биоморфоциклов лесных ассоциаций Дальнего Востока и Сибири в рамках эдафической сетки П.С. Погребняка и в системе экологических координат В.Н. Сукачева показаны А.Г. Крыловым (1984).

По принципу составления все экологические шкалы Т.А. Работнов (1979) подразделил на три типа: 1) шкалы, в которых отношение видов к отдельным экологическим факторам определяется баллом (Ellenberg, 1950, 1979; Landoldt, 1977; и др.); 2) амплитудно-балльные шкалы, в которых для каждой градации участия видов в сообществах указан предел градации соответствующих экологических факторов (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967, 1970; и др.); 3) шкалы, в которых для каждой градации соответствующего экологического фактора показано участие видов в сложении фитоценозов (Olsen, 1923; и др.). Несмотря на разные принципы составления, экологические шкалы разных авторов хорошо согласуются и приводят к сравнительно близким результатам (Самойлов, 1973; Дидух, Полюта, 1993, 1994).

Большинство отечественных исследователей являются сторонниками амплитудно-балльных экологических шкал Л.Г. Раменского, подчеркивая их преимущество перед балльными шкалами тем, что они охватывают весь возможный диапазон режимов важнейших экологических факторов и учитывают амплитуду толерантности видов при различном их обилии. Наиболее подробно экологические шкалы по методу Л.Г. Раменского были разработаны для средней полосы европейской части бывшей территории СССР (Раменский и др., 1956). По этому же методу были составлены экологические шкалы для территорий Кавказа, Карпат, Памира, Урала, Средней Азии, Сибири (Цаценкин, 1967, 1970; Цаценкин, Косач, 1970; Санникова и др., 1972; Цаценкин и др., 1974; и др.). В целом школой Раменского выпущено 7 сводок, в которых приведены характеристики более 4000 видов растений по 4-6 экологическим факторам.

Многие авторы, анализирувавшие возможность применения экологических шкал, отмечали их высокую результативность в вопросах ординации и классификации растительности (Соболев, 1971; Работнов, 1979; Самойлов, 1986; и др.). С помощью экологических шкал проводилось изучение различных аспектов динамики растительности (Богачев, Соболев, 1969; Казанская, Каламарова, 1969; Казанская, Утехин, 1971).

Растительность Дальнего Востока осталась слабо охваченной этим методом. Экологические шкалы для дальневосточных луговых видов растений и сообществ были разработаны В.П. Селедцом (1975, 1976). Некоторые лесные виды приведены в общей сводке по экологической оценке кормовых угодий Сибири и Дальнего Востока (Цаценкин и др., 1978). Некоторые представители дальневосточных хвойно-широколиственных лесов включены в фитоиндикационные экологические таблицы, составленные Д.Н. Цыгановым (1983). Вместе с тем широкий ареал для указанных видов фактически исключает применение этих шкал для отдельных небольших регионов.

Ряд авторов (Работнов, 1958; Викторов и др., 1962; Корчагин, 1971; и др.) подчеркивает необходимость применения локальной фитоиндикации и разработки региональных, или местных, экологических шкал, при которых четко определяются границы сопряженной взаимосвязи между компонентами растительного покрова и условиями их местообитания. При этом информативность диагностических свойств видов и образуемых ими сообществ тем выше, чем меньше берется отрезок оцениваемого экологического градиента.

В задачу настоящей работы входила разработка региональных экологических шкал по факторам увлажнения, активного богатства почв и температурному режиму местообитаний для разных видов высших растений, произрастающих в лесах с участием сосны кедровой корейской, или кедра корейского (*Pinus koraiensis*), в пределах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня.

При этом экологическая оценка видов учитывала специфику только местной флоры, а также влияние зональных и региональных факторов на экологическую толерантность данных видов. Кроме того, нами была предпринята попытка составить классификацию лесов с участием кедра корейского исследуемого региона с помощью разработанных экологических шкал и некоторых приемов эколого-флористической классификации Браун-Бланке.

Материал и методика исследований

Основой для построения региональных экологических шкал, а также для последующей классификации лесной растительности служили более 300 геоботанических описаний, проведенных в течение 1975-1997 гг. в пределах среднегорного пояса (от 450 до 950 м над ур.м.) в бассейнах рек Соколовка, Извилинка, Павловка и Антоновка (притоки р. Уссури), а также верховьев р. Уссури. При этом в данную выборку включены одноразовые и многократные описания около 100 постоянных и временных пробных площадей (в среднем по 0,25 га), заложенных на участках, пройденных пожаром различной интенсивности и давности (от 1 до 250 лет). При закладке пробных площадей и характеристике биогеоценозов были использованы широко применяемые биогеоценологические, геоботанические и лесоводственные методики (Раменский, 1937; Сукачев и др., 1957; Сукачев, Зонн, 1961; Программа и методика..., 1974; Колесников, 1956; и др.).

При описании растительных сообществ устанавливался детальный видовой состав растений и определялось количественное участие каждого вида. При оценке степени участия видов в фитоценозах использовались различные показатели: проективное обилие по Л.Г. Раменскому (1937), частное проективное покрытие, обилие по Друде, а также показатель обилия–покрытия, используемый в методике эколого-флористической классификации Браун-Бланке (Ellenberg, 1956; Александрова, 1969; и др.), соотношение которых приведено в табл. 1.

Показатели обилия–покрытия по шкале Браун-Бланке соответствуют следующим процентным соотношениям частного проективного покрытия: + – <1%, 1 – 1-5%, 2 – 6-15%, 3 – 16-25%, 4 – 26-50%, 5 – > 51%.

При описании растительных сообществ давалась характеристика их местоположения (высота над уровнем моря, экспозиция, крутизна и открытость склонов), а также учитывались почвенные условия (характер и мощность подстилки и почвенных слоев, общие условия увлажнения). Характеристика почв примерно на 100 участках была дана А.П. Сапожниковым при совместных комплексных исследованиях. Определение кислотности почв проведено Т.М. Ильиной. Подробный анализ почв на некоторых постоянных пробных

Соотношение показателей проективного обилия (ПО), частного проективного покрытия (ЧПП), обилия по Друде (ОД) и обилия-покрытия (ОП)

ПО обозначения		ЧПП	ОД	ОП
буквенные	числовые, %	%		
m	Более 8	Более 26	cop ₂ , cop ₃	4-5
c	2,5-8	7-26	sp, cop ₁	2-3
n	0,2-2,5	2-6	sol, sp	1-2
p	0,1-0,2	Не более 1	sol	1
s	Менее 0,1	Не более 0,1	un	+

площадях содержится в коллективной монографии «Почвообразование и особенности...» (1993).

Природные условия района исследований довольно подробно охарактеризованы в работах А.С. Жильцова, (1978), Т.А. Комаровой, (1992а), а также книге «Почвообразование и особенности ...» (1993) и др.

Названия растений приводятся по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985-1996).

Разработка региональных экологических шкал

Разработка экологических шкал, согласно методике Л.Г. Раменского (1938), проходила в несколько этапов: 1) составление групп описаний и установление опорных, или представительных, описаний, необходимых для диагностики условий местообитания в группах; 2) расположение опорных точек и соответствующих им групп описаний вдоль направления возрастания или убывания экологического фактора; 3) определение функций толерантности растительных видов к экологическому фактору и построение экологической шкалы как системы вложенных интервалов, задающих диапазоны толерантности на факторной оси; 4) оценка близости конкретных описаний к каждой из групп описаний, с учетом выявленных диапазонов толерантности, и уточнение принадлежности описаний к группам; 5) определение направлений изменения растительного покрова под влиянием прямодействующих факторов среды. Решение данных вопросов позволило сформировать ряды растительных сообществ и характеризуемых ими типов местообитаний, а также ориентировать их в многомерном пространстве прямодействующих факторов среды – увлажнения, активного богатства почв и температурного режима местообитаний.

В исходный ряд данных включили 17 групп описаний, характеризующихся, по нашим представлениям, сравнительно близкими отношениями к условиям среды внутри группы и различными – между группами.

Для построения экологических шкал использовали сведения о ведущих факторах среды, в пространственных координатах которых упорядочивали выборку описаний. Вначале выбирали первый по значимости фактор – увлажненность местообитания и подбирали две группы описаний, представляющих растительные сообщества самых крайних ступеней исследованного диапазона изменения фактора, т.е. сообщества самых сухих и самых влажных местообитаний. Затем между этими группами помещали все промежуточные группы описаний, упорядоченные вдоль направления возрастания значений (градаций) данного фактора. Каждой группе присваивали определенную градацию фактора. Для усреднения наборов описаний по каждой градации фактора использовали процедуру получения опорного описания, дающего сравнительно объективное представление о растительности каждого класса вдоль градиента фактора. В соответствии с идеей Л.Г. Раменского о «функциональном среднем», из выборки описаний, ассоциированных с определенным уровнем экологического фактора, представительные (опорные) описания составлялись из 75 процентов-квантилей показателей проективного обилия (по Раменскому) для каждого вида растений.

Из установленной последовательности 17 опорных описаний находили аппроксимирующие выпуклые ступенчатые функции толерантности каждого вида к данному экологическому фактору. “Ступени” проектировались на ось фактора, образуя на ней систему вложенных интервалов, так что каждый интервал соответствовал величине проективного обилия Л.Г. Раменского – m , s , n , p и s . Эта система вложенных интервалов и составляла основу экологической шкалы на данном шаге итерации. С ее помощью оценивали удаленность отдельных описаний (Q_{im}) от группы описаний (Γ_l) по формуле:

$$r(Q_{im}, \Gamma_l) = \sum_{k=1}^{17} (P_{kim} - P_{kl})^2 / P_k,$$

где i – номер описания в группе Γ_m ,

m, l – номера групп описаний ($m, l = 1, 2, \dots, 17$),

k – номер градации фактора F_k ,

P_{kim} – относительная частота присутствия видов из описания Q_{im} при условиях среды, соответствующих градации фактора F_k ,

P_{kl} – относительная частота присутствия видов из всей группы описаний Γ_l при условиях среды, соответствующих градации фактора F_k ,

F_k – k -я градация экологического фактора ($k = 1, 2, \dots, 17$).

Описания фитоценозов, в значительной мере отклоняющиеся от своих групп, были отбракованы или отнесены к другим группам. В результате этой процедуры, повторенной неоднократно, были сформированы достаточно

однородные группы, связанные с определенными комплексами условий среды. По ним и были окончательно составлены экологические шкалы.

По завершении ранжирования описаний растительных сообществ по фактору увлажнения местообитаний проводили построение второго ряда групп описаний. По второму ряду – экологической шкалы для следующего фактора – активного богатства почв, а затем третьего – для температурного режима местообитаний. Для удобства и быстроты обработки обширного геоботанического материала нами была составлена соответствующая компьютерная программа.

С целью упорядочения последовательности групп описаний по отдельным экологическим факторам уточняли ряд ступеней значений каждого из выбранных экологических факторов и проводили их ориентацию. Из 120 ступеней увлажнения стандартной шкалы Раменского для составления местных шкал нами было отобрано одиннадцать, соответствующих следующим условиям местообитаний:

Ступени	Условия местообитаний
59-60	Мезоксерофитные с сухими периодически свежими почвами
61-62	Ксеромезофитные со свежими периодически сухими почвами
63-65	Мезофитные со свежими почвами
66-67	Гигромезофитные со свежими периодически влажными почвами
68-69	Мезогигрофитные с влажными периодически свежими почвами

В среднегорном поясе южного Сихотэ-Алиня, где проводились наши исследования, наиболее сухие мезоксерофитные местообитания, которым соответствуют ступени 59-60, а также ксеромезофитные местообитания (ступени 61-62), приурочены главным образом к верхним выпуклым частям склонов и их перегибов, а также крутым южным и юго-западным склонам. Затем через промежуточные крутые и среднекрутые западные и восточные, а также пологие южные склоны (ступени 63-65) топографический градиент увлажнения переходит к нижним частям и шлейфам склонов разных экспозиций (ступени 66-67) и достигает из взятой нами выборки описаний своего максимума на террасах речных долин и плоских платообразных вершинах хребтов (ступени 68-69). С водным режимом местообитания тесно связан и воздушный фактор почвенной среды, что было показано Д.Д. Лавриненко (1978) в его варианте эдафической сетки Погребняка. Согласно

данному варианту, наиболее благоприятный водно-воздушный режим почв отмечается в свежих или мезофитных местообитаниях (при хорошем водном и воздушном обеспечении) и влажных, т.е. в гигромезофитных и мезогигрофитных, местообитаниях (при достаточном поступлении воды и воздуха).

Из 30 ступеней стандартной шкалы активного богатства и засоленности почв Л.Г. Раменского нами было отобрано 6, соответствующих следующим условиям почвенного богатства или трофности почв:

Ступени	Почвенное богатство
6	Олиготрофное
7-8	Мезоолиготрофное
9	Олигомезотрофное
10	Мезотрофное
11	Мегамезотрофное

Информативными показателями почвенного богатства служат также мощность гумусового горизонта, объем корнеобитаемого слоя, содержание и запас гумуса. С увеличением этих показателей плодородие почвы возрастает. Результаты множественного корреляционного анализа, проведенного А.С. Шейнгаузом с соавторами (1984) по материалам исследования на территории Верхнеуесурийского стационара, показали следующие связи между эдафическими, орографическими и фитоценотическими показателями. При подъеме на каждые 100 м над ур. м. мощность гумусового горизонта в среднем уменьшается на 0,4 см, содержание гумуса возрастает на 0,7%, а глубина распространения корней сокращается на 0,6 см. С увеличением крутизны склона на 10° мощность гумусового горизонта уменьшается на 1,1 см, а содержание в нем гумуса увеличивается на 1,2%. Увеличение инсолированности склона за счет экспозиции на 20% вызывает возрастание мощности гумусового горизонта на 0,7 см. Увеличение суммарной доли неморальных древесных пород, характерных для широколиственно-кедровых лесов, на единицу состава приводит к увеличению мощности гумусового горизонта на 0,06 см и одновременно снижает иллювируемость.

С показателями почвенного богатства тесно связана интенсивность биологического круговорота веществ. Интенсивность круговорота в целом более высокая в широколиственно-кедровых по сравнению с темнохвойно-кедровыми и кедрово-темнохвойными лесами. Это обусловлено большим разнообразием зольных элементов, содержащихся в опаде широколиственных пород и кустарников, свойственных широколиственно-кедровым лесам. Опад в таких лесах быстро подвергается деструкции, высвобождая значительное количество оснований, и в первую очередь кальция, который связывается с

гумусовыми кислотами, образуя неподвижные устойчивые комплексы (Сапожников, 1972,1973; Костенкова, 1978,1984; Ильина, 1982; и др.).

Экологический ряд температурного режима, или зонального режима тепла, был составлен на основе шкалы терморегима, разработанной Д.Н. Цыгановым (1976, 1983). Из 8 экологических свит, присущих подзоне хвойно-широколиственных лесов, нами были отобраны следующие пять:

Баллы	Экологическая свита
6	Мезобореальная
7	Суббореальная
8	Бореонеморальная
9	Эунеморальная
10	Термонеморальная

Как известно, изменение температурного режима в горных условиях зависит от высоты над уровнем моря. С увеличением абсолютной высоты в исследуемом регионе отмечается уменьшение средней температуры воздуха в среднем на 0,32°C на каждые 100 м (Жильцов, 1978). Кроме того, с высотным градиентом возрастает суммарная солнечная радиация, при этом доля прямой радиации увеличивается, а рассеянной – уменьшается.

Изменение термического режима связано не только с высотным градиентом, но и с особенностями рельефа: его формой, экспозицией, открытостью склонов и т. д. В пределах зоны хвойно-широколиственных лесов Д.Н. Цыганов (1976, 1983) выделяет термофильные, зональные и криофильные варианты. В среднегорном поясе местообитания с термофильным вариантом тепла приурочены главным образом к крутым склонам южных румбов, вершинам невысоких хребтов и хорошо прогреваемым платообразным элементам рельефа. В таких условиях произрастают преимущественно дубово-кедровые леса с преобладанием неморальных видов. В местообитаниях с криофильным термическим режимом, характерным для северных склонов значительной протяженности, открытых для холодных воздушных масс, а также узких долин горных речек, способствующих застою холодного воздуха, формируются леса с преобладанием ели аянской, пихты белокорой и их бореальных спутников. Переходную полосу между теплолюбивыми дубово-кедровыми и холодостойкими кедрово-темнохвойными лесами занимают широколиственно-кедровые и темнохвойно-кедровые леса, характеризующиеся сравнительно одинаковым участием неморальных и бореальных видов и относящиеся к зональному варианту термического режима.

Изучение изменения растительных сообществ и отдельных их компонентов вдоль различных градиентов среды позволило Р. Уиттекеру (1980) сделать

важный вывод о том, что изменения в составе и строении сообществ вдоль градиента влажности происходят быстрее в травяном ярусе, медленнее – в кустарниковом, а еще медленнее – в древесном. Вместе с тем на изменение температурного режима в наибольшей степени реагируют древесные породы, а в наименьшей – травянистые растения.

Одним из важных критериев при установлении экологических различий сообществ и их различных сочетаний служит экологический состав слагающих их видов, который может дать достаточно полную информацию об условиях среды. Ценоотические условия и особенности местообитания наиболее полно характеризуют группы видов с близкими требованиями к условиям среды и фитоценоотическим особенностям. Такие виды получили различные наименования: экологические группы (Ellenberg, 1950, 1956), эколого-ценоотические группы (Лукичева, Сабуров, 1971), биоэкогруппы (Апаля-Шидлене, 1971), а также группы детерминантных (Раменский, 1950; Миркин, 1968), индикаторных (Работнов, 1983) видов и т.д. Сходные группы дифференциальных (диагностических) видов, сопряженных с определенными условиями местообитания и фитоценоотическими особенностями, устанавливаются по методу, разработанному школой Браун-Бланке.

С целью достоверной увязки изменений в растительном покрове под влиянием отдельных экологических факторов и группирования сообществ со сходными требованиями к данным факторам мы использовали способ табличной сортировки геоботанических описаний, который приводит к выделению групп сопряженных дифференциальных видов, а затем и безранговых единиц растительности (фитоценонов), объединяющих сообщества со сходным сочетанием блоков дифференцирующих видов (Ellenberg, 1956; Карамышева, 1967; Александрова, 1969; и др.).

С помощью этой табличной обработки было выделено 28 блоков взаимно сопряженных дифференциальных видов и 17 фитоценонов, имеющих сходный набор диагностических видов. Громоздкая дифференцирующая таблица в настоящей работе не приводится. Общее представление о выделенных блоках диагностических видов можно получить из табл. 2, построенной на основе дифференцирующей таблицы. Устойчивость диагностических видов при возрастных и послепожарных лесовосстановительных сменах в одном и том же типе лесорастительных условий характеризуют классы постоянства, используемые в методике эколого-флористической классификации Браун-Бланке. Показатели постоянства для каждого диагностического вида были рассчитаны по дифференцирующей таблице. Для этого устанавливались доли описаний, в которых присутствовал тот или иной вид, во множестве всех описаний в выделенных фитоценонах. Полученные значения долей (%) служили для определения классов постоянства, традиционно используемых в методике Браун-Бланке: I – < 20, II – 21-40, III – 41-60, IV – 61-80, V – 81-100. В качестве

	Климатические комплексы															
	Nemoreto-Pinetesum koraiensis								Borecto-Pinetesum koraiensis							
	Экологические комплексы															
	A				AB		B		C				D			
	Типы леса и их варианты															
	I	II.1	II.2	III	IV	V	VI	VII	VIII.1	VIII.2	IX	X	XI	XII.1	XII.2	XIII.1
Количество описаний																
10	5	17	15	10	11	10	11	10	11	10	11	10	11	6	10	11
7. <i>Potentilla fragarioides</i>	.	IV*	I	II	.	IV ¹⁻²
<i>Maackia amurensis</i>	I.	IV*	I	II	.	IV ¹⁻²
<i>Lilium distichum</i>	V ⁻¹	I	I	I	.	I
<i>Aconitum szczukinii</i>	.	.	.	I	.	V ¹⁻²	IV ⁻¹	II	I	II	.	III	.	I	.	.
<i>Mentha dahurica</i>	.	.	I	.	.	V ⁻²
<i>Eunymus sacrosancta</i>	V ⁻²
<i>Dictamnus dasycarpus</i>	.	I	.	.	.	V ⁻¹	I
<i>Doellingeria scabra</i>	.	III	.	.	.	V ⁻²	I
<i>Polemonium liniflorum</i>	.	.	.	I	.	IV ⁻¹	II
<i>Rhamnus davurica</i>	IV ⁻¹	II	I	I	I	.	.	.	I	.	.
8. <i>Rosa ussuriensis</i>	.	III	.	II	V ⁻¹	.	.	I	I	.	.
<i>Chimaphila japonica</i>	II	II	.	III	V ⁻¹	.	.	I	I	III	.	I
<i>Picea koraiensis</i>	III	I	.	II	V ¹⁻²	II	.	II	I	.	I	I	.	.	.	I
9. <i>Chloranthus japonicus</i>	III	V ¹⁻⁴
<i>Dioscorea nipponica</i>	.	.	.	I	.	III	IV ⁻¹	.	I
<i>Tilia amurensis</i>	II	V ¹⁻⁵
<i>Viburnum sargentii</i>	I	III
<i>Polygonatum involucreatum</i>	.	.	.	I	.	III	III
<i>Panax ginseng</i>	I	III	I
Экологический комплекс	Boreotempero-hygromesophyta Picceto-Pinetosium															
10. <i>Oxalis acetosella</i>	.	.	.	I	.	.	V ¹⁻²	IV ⁻¹	V ²⁻³	V ²⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ²⁻³
<i>Acer tegmentosum</i>	.	I	.	II	I	.	V ¹⁻³	IV ⁻¹	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻²	II	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²
<i>Mitella nuda</i>	I	.	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻⁴	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻³
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	.	.	.	I	.	III	V ¹⁻²	IV ⁻¹	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ²⁻³	V ²⁻³	IV ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²
<i>Pseudocystopteris spinulosa</i>	I	.	V ¹⁻²	III	IV ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻³	IV ⁻²	III	III	IV ²⁻³	V ¹⁻³
<i>Cacalia praetermissa</i>	I	.	IV ⁻¹	III	IV ⁺	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	IV ¹	V ¹⁻²	III	III	III
<i>Adoxa moschatellina</i>	IV ⁻¹	IV ⁻¹	IV ⁻¹	IV ¹⁻³	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	II	II	IV ⁻¹	V ⁻¹

	Климатические комплексы																			
	Nemoro-Pinetum koraiensis								Boreo-Pinetum koraiensis											
	Экологические комплексы																			
	А				АВ			В			С					D				
	Типы леса и их варианты																			
	I	II.1	II.2	III	IV	V	VI	УП	УП.1	УП.2	IX	X	XI	XII.1	XII.2	XIII.1	XIII.2			
Количество описаний																				
10	5	17	15	10	11	10	11	10	11	10	11	10	11	6	10	11				
11. <i>Hylomecon vernalis</i>	V ¹⁻²	II	V ¹⁻²	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	.	.	.	I				
<i>Cardamine leucantha</i>	V ⁺²	II	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²	IV ¹⁻²				
<i>Paris mandshurica</i>	IV ⁺¹	IV ⁺	V ⁺¹	V ¹⁻²	V ⁺¹	V ¹	II	I	I	II				
12. <i>Daphne camtschatica</i>	.	.	.	I	.	.	V ⁺¹	III	II	.	I	I	II	II	.	.				
<i>Atragene ochotensis</i>	.	.	.	I	I	I	V ¹⁻²	II	IV ⁺¹	.	I	IV ¹⁻²	III	III	II	II				
13. <i>Lunathyrium pycnosorum</i>	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	I	.	I	.				
<i>Enemion raddeanum</i>	I	I	.	V ⁺¹	II	III	V ¹⁻²	.	.	.	I				
<i>Circaea lutetiana</i>	III	III	V ⁺¹	V ¹⁻²				
<i>Galium paradoxum</i>	IV ⁺¹	IV ⁺²	IV ⁺²	V ¹⁻²	.	.	.	I				
<i>Dryopteris sichotensis</i>	V ¹⁻²	V ⁺²	V ¹⁻²	IV ⁺²	.	II	III	II				
<i>Rhizomatopteris sudetica</i>	I	.	.	IV ⁺²	V ¹⁻²	IV ⁺¹	V ⁺²	.	.	III	.				
14. <i>Leptorhynchos amurensis</i>	I	I	I	I	V ²⁻⁴	V ²⁻³	V ¹⁻⁴	V ¹⁻³	V ¹⁻²	V ^{3,5}				
<i>Dryopteris expansa</i>	V ⁺¹	IV ⁺¹	II	III	IV ⁺¹	V ²⁻³				
<i>Clintonia udensis</i>	.	.	.	I	.	I	.	.	II	II	V ⁺¹	III	.	II	IV ⁺²	V ⁺¹				
15. <i>Huperzia serrata</i>	II	I	I	V ⁺²				
<i>Chrysosplenium pilosum</i>	I	I	V ¹⁻²	.	.	.				
<i>Chrysosplenium ramosum</i>	I	.	IV ⁺²	.	.	.				
<i>Carex planiculmis</i>	II	.	.	.	I	.	V ¹⁻³				
Экологический комплекс	<i>Boreo-mesohygrophyta Betuleto lanatae-Pineto-Piceetosium</i>																			
16. <i>Betula lanata</i>	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻³	IV ⁺²				
<i>Angelica maximowiczii</i>	II	I	II	.	V ¹⁻²	II	I	II				
17. <i>Waldsteinia ternata</i>	I	V ¹⁻⁴	.	I	I				
<i>Chamaepericlymenum canadensis</i>	V ²⁻⁴	.	I	.				
<i>Calamagrostis taitanae</i>	II	IV ¹⁻²	I	.				
<i>Spiraea betulifolia</i>	II	V ¹⁻²	I	.	.				
<i>Linnaea borealis</i>	III	I	.				

	Климатические комплексы																
	Nemoreto-Pinetesum koraiensis								Boreeto-Pinetesum koraiensis								
	Экологические комплексы																
	А				АВ		В			С			D				
	Типы леса и их варианты																
	I	II.1	II.2	III	IV	V	VI	VII	VIII.1	VIII.2	IX	X	XI	XII.1	XII.2	XIII.1	XIII.2
Количество описаний																	
10	5	17	15	10	11	10	11	10	11	10	11	10	11	6	10	11	
18. <i>Abelia koreana</i>	I	.	.	I	V ¹⁻²	I	I	
19. <i>Lycopodium annotinum</i>	I	I	II	I	.	III	II	
<i>Lycopodium obscurum</i>	I	I	.	III	II	.	V ¹⁻²	
<i>Carex quadriflora</i>	I	.	.	I	I	III	.	II	III	II	
20. <i>Veratrum dolichopetalum</i>	I	I	.	I	II	.	
<i>Sacalia hastata</i>	I	I	I	I	.	II	II	II	II	.	I	
<i>Filipendula comischanica</i>	I	.	.	I	
<i>Cimicifuga dahurica</i>	I	.	
Климатический комплекс	<i>Nemoreto-Pinetesum koraiensis</i>																
21. <i>Quercus mongolica</i>	V ²⁻⁴	V ⁴⁻⁵	V ²⁻⁴	V ²⁻⁴	IV	V ²⁻⁴	V ²⁻⁴	II	II	II	I	I	I	I	.	.	
<i>Carex pseudosabynensis</i>	III	V ¹⁻²	V ²⁻⁴	IV ²⁻³	V ²	V ¹⁻²	V*	I	I	II	I	.	
Климатический комплекс	<i>Boreeto-Pinetesum koraiensis</i>																
22. <i>Acer ukurunduense</i>	.	.	I	II	.	I	.	II	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻²	V ¹⁻²	III	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ²⁻³	
<i>Phegopteris connectilis</i>	II	V ⁺¹	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²	II	IV ¹⁻³	IV ¹⁻³	V ¹⁻²	
<i>Diplazium sibiricum</i>	I	I	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ²⁻⁴	V ²⁻³	II	II	I	V ²⁻³	
<i>Lonicera maximowiczii</i>	I	IV ⁺²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	II	IV	III	III	IV ¹⁻²	
Класс формаций	<i>Pinetosa koraiensis</i>																
23. <i>Pinus koraiensis</i>	V ²⁻⁴	V ³⁻⁴	V ¹⁻⁴	V ³⁻⁴	V ³⁻⁵	V ³⁻⁴	V ⁴⁻⁵	V ⁴⁻⁵	V ²⁻⁴	V ⁴⁻⁵	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ²⁻³	V ¹⁻²	
<i>Picea ajanensis</i>	II	IV ⁺²	II	IV ¹⁻²	III	V ¹⁻³	III	V ^{2-3*}	V ²⁻³	V ²⁻³	V ²⁻³	V ²⁻³	V ²⁻³	V ²⁻³	V ³	V ³⁻⁴	
<i>Abies nephrolepis</i>	IV ⁺³	V ⁺³	II	V ¹⁻²	IV ⁺²	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ²⁻³	V ²⁻⁴	V ³⁻⁵	V ²⁻³	V ³⁻⁵	V ²⁻⁴	V ³⁻⁴	V ³⁻⁵	V ³⁻⁴	
<i>Tilia taquetii</i>	V ¹⁻²	IV ⁺²	IV ⁺¹	V ¹⁻²	V ¹⁻³	IV ¹⁻³	V ¹⁻²	V ²⁻³	V ¹⁻⁴	IV ²⁻³	V ¹⁻²	V ²⁻⁴	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ²⁻³	V ¹⁻²	
<i>Betula costata</i>	III	II	II	IV ⁺¹	III	V ⁴⁻⁵	I	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻⁴	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ¹⁻³	
<i>Actinidia kolomikta</i>	II	III	II	IV ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ²	V ¹	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ²⁻³	V ²⁻⁴	V ¹⁻⁴	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V ²⁻³	V ¹⁻⁴	
<i>Corylus mandshurica</i>	II	V ¹⁻²	II	V ²⁻³	V ¹⁻³	V ²⁻⁴	IV ⁺¹	V ²⁻³	V ¹⁻⁴	V ²⁻³	V ²⁻⁴	V ⁺²	V ⁺²	IV ⁺²	V ¹⁻²	V ¹⁻²	
<i>Euonymus pauciflora</i>	III	V ⁺¹	IV ¹	V ¹⁻²	V ¹⁻⁴	V ¹⁻²	V ⁺¹	V ¹⁻³	V ¹⁻²	V ²⁻³	V ⁺²	IV ⁺¹	IV ¹⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	I	IV ⁺¹	III	V ²⁻³	IV	V ²⁻⁴	IV ⁺¹	V ²	V ¹⁻²	V ²⁻³	V ²⁻³	V ²⁻³	III	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	IV ¹⁻²	
<i>Maianthemum bifolium</i>	III	IV ⁺¹	II	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ¹⁻²	V ⁺¹	V ²	V ²⁻⁴	V ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻²	V ²⁻³	V ²⁻³	V ¹⁻²	V ¹⁻²	
<i>Thalictrum filamentosum</i>	I	IV ⁺¹	I	V ²⁻³	IV ¹⁻²	V ²⁻³	IV ⁺¹	V ²⁻³	V ²⁻³	V ¹⁻³	V ²⁻⁴	IV ¹⁻³	V ¹⁻⁴	IV ¹⁻²	V ¹⁻³	V ¹⁻²	

показателей количественного участия видов с высоким постоянством использовались величины обилия–покрытия по Браун-Бланке, соотношение которых с другими показателями обилия приведены в табл. 1.

Каждый блок сопряженных дифференциальных видов характеризует определенный диапазон экологических условий среды. Так, 1-й блок, включающий только один вид – бруснику (*Rhodococcum vitis-idaea*), а также виды 8 блока, отражают наиболее бедные, хорошо дренированные местообитания в условиях хорошего освещения. Большинство из представителей этих блоков относится к боровой экоценотической группе (Буторина, 1957, 1963), или боровому типу ценоэлемента (Крылов, 1969), включающий спутники интразональных сосновых лесов, развивающихся в сухих и олиготрофных местообитаниях. Олиготрофные местообитания также индицируют полулистопадный кустарник рододендрон остроконечный (*Rhododendron mucronulatum*), относящийся к неморально-боровому типу ценоэлемента (Крылов, 1969, 1984), а также образующая с ним единый блок осока Ван-Хьюрка (*Carex vanheurckii*). Блоки 2-4 объединяют мезоксерофитные и ксеромезофитные виды, диагностирующие сухие периодически свежие сильно дренированные и довольно бедные почвы. Большинство из них относится к дубравному типу ценоэлемента (Крылов, 1969, 1984), представители которого отличаются светолюбием и засухоустойчивостью. Представители блоков 6 и 7 указывают на свежие, нередко суховатые небогатые и маломощные почвы. Диагностические виды 9 блока характеризуют теплые местообитания с хорошо развитыми богатыми почвами в условиях достаточного увлажнения и хорошего дренажа. Согласно классификации А.Г. Крылова (1969), большинство из них относится к неморальному типу ценоэлемента, основные черты которого – мезомегатрофность, мезофитность и умеренная теневыносливость. Блоки 16-19 объединяют индикаторы прохладных местообитаний с влажными дренированными почвами. Большая часть видов этих блоков относится к таежной экоценотической группе (Буторина, 1963), или таежному типу ценоэлемента (Крылов, 1969), включающим представителей темнохвойных лесов, образованных елью аянской и пихтой белокорой. Соответственно, и все остальные блоки сопряженных диагностических видов отражают определенный комплекс условий среды.

Группы сопряженных дифференциальных видов, служащие индикаторами условий среды, стали основой для объединения растительных сообществ в различные безранговые единицы (фитоценозы по методике Браун-Бланке) со сходной экологией. Каждый фитоценоз может быть охарактеризован по присутствию или отсутствию определенных блоков дифференциальных видов. Анализ экологических особенностей каждого фитоценоза позволил распределить их в системы закономерных рядов по градиентам каждого из исследуемых прямодействующих факторов: увлажнению, активному богатству почв и температурному режиму местообитаний.

Экологические шкалы по градиентам увлажнения (У), богатства и засоленности почв (БЗ) и температурного режима (ТР) для разных видов растений

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		т	с	п	р	с
<i>Abies nephrolepis</i> (Trautv.) Maxim. Пихта почкочешуйная	У	64-69	62-69	62-69	59-69	59-69
	БЗ	9-10	8-11	8-11	6-11	6-11
	ТР	7-8	6-9	6-10	6-10	6-10
<i>Acer mono</i> Maxim. Клен мелколистный	У	-	60-66	60-66	59-67	59-67
	БЗ	-	7-11	7-11	6-11	6-11
	ТР	-	8-10	8-10	7-10	7-10
<i>Acer pseudosieboldianum</i> (Pax) Kom. Клен ложнозибольдов	У	-	-	62-	62-	59-63
	БЗ	-	-	7-	7-	7-10
	ТР	-	-	9-	9-	9-10
<i>Acer tegmentosum</i> Maxim. Клен зеленокорый	У	-	-	64-67	62-69	62-69
	БЗ	-	-	9-11	7-11	7-11
	ТР	-	-	7-9	6-9	6-10
<i>Acer ukurunduense</i> Trautv. et Mey. Клен желтый	У	-	64-65	64-68	64-69	63-69
	БЗ	-	9-10	8-11	8-11	8-11
	ТР	-	8-	6-8	6-8	6-10
<i>Betula costata</i> Trautv. Береза ребристая	У	67-	64-67	64-69	59-69	59-69
	БЗ	10-	9-11	9-11	6-11	6-11
	ТР	7-	7-9	6-9	6-10	6-10
<i>Betula lanata</i> (Regel) V. Vassil. Береза шерстистая	У	-	-	64-69	64-69	64-69
	БЗ	-	-	8-9	8-9	8-9
	ТР	-	-	6-8	6-8	6-8
<i>Betula platyphylla</i> Sukacz. Береза плосколистная	У	59-69	59-69	59-69	59-69	59-69
	БЗ	7-9	7-10	7-10	6-10	6-11
	ТР	6-10	6-10	6-10	6-10	6-10
<i>Cerasus maximowiczii</i> (Rupr.) Kom. Вишня Максимовича	У	-	-	-	62-67	62-67
	БЗ	-	-	-	7-11	7-11
	ТР	-	-	-	7-9	7-10
<i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr. Ясень маньчжурский	У	-	-	-	64-68	59-68
	БЗ	-	-	-	8-10	7-11
	ТР	-	-	-	6-9	6-10
<i>Ligustrina amurensis</i> Rupr. Трескун амурский	У	-	-	-	60-63	60-63
	БЗ	-	-	-	7-10	6-10
	ТР	-	-	-	9-10	9-10

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Maackia amurensis</i>	У	-	-	-	63-67	63-67
<i>Rupr. et Maxim.</i>	БЗ	-	-	-	10-11	10-11
Маакия амурская	ТР	-	-	-	7-9	7-9
<i>Padus maackii</i>	У	-	-	67-68	59-69	59-69
<i>(Rupr.) Kom.</i>	БЗ	-	-	9-10	7-10	7-10
Черемуха Маака	ТР	-	-	6-7	6-10	6-10
<i>Phellodendron amurense</i>	У	-	-	-	-	65-67
<i>Rupr.</i>	БЗ	-	-	-	-	9-10
Бархат амурский	ТР	-	-	-	-	7-8
<i>Picea ajanensis (Lindl. et Gord.)</i>	У	64-69	64-69	62-69	60-69	60-69
<i>Fisch. ex Carr.</i>	БЗ	6-10	6-10	6-10	6-11	6-11
Ель аянская	ТР	6-10	6-10	6-10	6-10	6-10
<i>Picea koraiensis Nakai</i>	У	-	-	-	61-64	61-64
Ель корейская	БЗ	-	-	-	6-8	6-10
	ТР	-	-	-	7-9	7-10
<i>Pinus koraiensis Siebold et Zsucc.</i>	У	60-66	59-67	59-68	59-69	59-69
Кедр корейский	БЗ	6-11	6-11	6-11	6-11	6-11
	ТР	8-10	7-10	6-10	6-10	6-10
<i>Populus koreana Rehder</i>	У	-	-	-	64-69	59-69
Тополь корейский	БЗ	-	-	-	9-10	7-10
	ТР	-	-	-	6-8	6-10
<i>Populus tremula L.</i>	У	-	59-68	59-68	59-68	59-68
Осина	БЗ	-	7-10	7-10	6-10	6-10
	ТР	-	6-10	6-10	6-10	6-10
<i>Quercus mongolica Fisch. ex</i>	У	59-63	59-65	59-65	59-65	59-66
<i>Ledeb.</i>	БЗ	7-8	6-11	6-11	6-11	6-11
Дуб монгольский	ТР	9-10	9-10	9-10	9-10	8-10
<i>Rhamnus davurica Pall.</i>	У	-	-	-	63-67	63-67
Крушина даурская	БЗ	-	-	-	9-10	9-10
	ТР	-	-	-	7-9	7-9
<i>Salix caprea L.</i>	У	-	-	59-68	59-68	59-68
Ива козья	БЗ	-	-	7-10	7-10	7-10
	ТР	-	-	6-10	6-10	6-10
<i>Salix taraiensis Kimura</i>	У	-	-	65-68	59-68	59-68
Ива поронайская	БЗ	-	-	8-10	7-10	7-10
	ТР	-	-	8-10	6-10	6-10

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое >8	обильное 2,5-8	умеренное 0,2-2,5	малое 0,1-0,2	единичное <0,1
		m	c	n	p	s
<i>Sorbus pochuanensis</i> (Hance) Hedl.	У	-	-	-	62-67	62-67
Рябина похуашанская	БЗ	-	-	-	7-11	7-11
	ТР	-	-	-	7-9	7-9
<i>Tilia amurensis</i> Rupr.	У	65-	65-	65-	65-	63-65
Липа амурская	БЗ	11-	11-	11-	11-	10-11
	ТР	9-	9-	9-	9-	9-10
<i>Tilia taquetii</i> Rupr.	У	-	64-67	62-68	59-69	59-69
Липа Таке	БЗ	-	9-11	7-11	6-11	6-11
	ТР	-	7-9	6-10	6-10	6-10
<i>Ulmus laciniata</i> (Trautv.) Mayr	У	-	-	67-	64-69	63-69
Ильм лопастный	БЗ	-	-	10-	9-11	9-11
	ТР	-	-	7-	6-9	6-9
Кустарники и деревянистые лианы						
<i>Abelia koreana</i> Nakai	У	-	-	64-	64-	64-69
Абелия корейская	БЗ	-	-	9-	9-	7-9
	ТР	-	-	8-	8-	7-8
<i>Acer barbinerve</i> Maxim.	У	-	64-66	63-67	62-69	62-69
Клен бородчатонервный	БЗ	-	9-11	8-11	7-11	7-11
	ТР	-	8-	7-9	6-9	6-10
<i>Actinidia kolomikta</i> (Maxim.) Maxim.	У	67-	64-68	62-69	60-69	59-69
Актинидия коломикта	БЗ	10-	9-11	7-11	6-11	6-11
	ТР	7-	6-8	6-9	6-10	6-10
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.	У	-	-	60-63	59-68	59-68
Аралия высокая	БЗ	-	-	7-10	7-10	7-10
	ТР	-	-	9-10	6-10	6-10
<i>Berberis amurensis</i> Rupr.	У	-	-	63-	62-67	62-67
Барбарис амурский	БЗ	-	-	10-	7-11	7-11
	ТР	-	-	9-	7-9	7-10
<i>Corylus mandshurica</i> Maxim. ex Rupr.	У	63-66	63-66	60-67	59-69	59-69
Лещина маньчжурская	БЗ	10-11	10-11	7-11	6-11	6-11
	ТР	8-9	8-9	7-10	6-10	6-10
<i>Eleutherococcus senticosus</i> (Rupr. et Maxim.) Maxim.	У	-	63-66	63-67	62-68	62-68
Свободногодник колючий	БЗ	-	10-11	9-11	7-11	7-11
	ТР	-	8-9	7-9	6-10	6-10

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Euonymus macroptera</i> Rupr.	У	-	-	67-	62-69	59-69
Бересклет большекрылый	БЗ	-	-	10-	7-11	7-11
	ТР	-	-	7-	6-10	6-10
<i>Euonymus pauciflora</i> Maxim.	У	-	-	62-67	59-69	59-69
Бересклет малоцветковый	БЗ	-	-	7-11	6-11	6-11
	ТР	-	-	7-10	6-10	6-10
<i>Euonymus sacrosancta</i> Koidz.	У	-	-	-	63-	63-
Бересклет священный	БЗ	-	-	-	10-	10-
	ТР	-	-	-	9-	9-
<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.	У	-	-	60-	59-60	59-60
Леспедеца двуцветная	БЗ	-	-	7-	7-	7-
	ТР	-	-	10-	10-	10-
<i>Lonicera chrysantha</i> Turcz. ex. Ledeb.	У	-	-	63-65	62-67	62-67
Жимолость	БЗ	-	-	10-	7-11	7-11
золотистоцветковая	ТР	-	-	8-9	7-10	7-10
<i>Lonicera maximowiczii</i> (Rupr.) Regel	У	-	-	63-69	62-69	62-69
Жимолость Максимовича	БЗ	-	-	9-10	8-11	8-11
	ТР	-	-	7-9	6-9	6-9
<i>Philadelphus tenuifolius</i> Rupr. ex Maxim.	У	-	63-67	62-69	59-69	59-69
Чубушник тонколистный	БЗ	-	10-11	7-11	7-11	6-11
	ТР	-	7-9	6-9	6-10	6-10
<i>Ribes mandshuricum</i> (Maxim.) Kom.	У	-	-	63-67	62-69	62-69
Смородина маньчжурская	БЗ	-	-	10-	7-11	7-11
	ТР	-	-	7-9	6-9	6-9
<i>Ribes maximoviczianum</i> Kom.	У	-	-	63-67	62-68	62-68
Смородина Максимовича	БЗ	-	-	10-11	7-11	7-11
	ТР	-	-	7-9	6-10	6-10
<i>Rhododendron mucronulatum</i> Turcz.	У	61-	61-	59-62	59-63	59-63
Рододендрон остроконечный	БЗ	6-	6-	6-7	6-8	6-8
	ТР	9-	9-	9-10	9-10	9-10
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	У	-	-	64-	62-67	62-67
Шиповник иглистый	БЗ	-	-	8-	8-10	8-11
	ТР	-	-	7-	7-10	7-10

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Rosa ussuriensis</i> Juz.	У	-	-	-	62-	60-63
Шиповник уссурийский	БЗ	-	-	-	8-	7-8
	ТР	-	-	-	9-	9-10
<i>Rubus komarovii</i> Nakai	У	-	-	59-63	59-69	59-69
Малина Комарова	БЗ	-	-	7-10	7-10	7-10
	ТР	-	-	9-10	6-10	6-10
<i>Sambucus racemosa</i> L.	У	68-	65-68	59-68	59-69	59-69
Бузина кистистая	БЗ	9-	9-10	7-10	7-10	7-10
	ТР	6-	6-8	6-10	6-10	6-10
<i>Schisandra chinensis</i> (Turcz.) Baill	У	-	63-66	60-67	60-67	59-67
Лимонник китайский	БЗ	-	8-11	7-11	7-11	7-11
	ТР	-	8-10	7-10	7-10	7-10
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A.Br.	У	-	-	67-68	62-69	59-69
Рябинник рябинолистный	БЗ	-	-	9-10	7-11	7-11
	ТР	-	-	6-7	6-9	6-10
<i>Spiraea betulifolia</i> Pall.	У	-	-	64-	64-	62-64
Таволга березолистная	БЗ	-	-	8-	8-	8-9
	ТР	-	-	7-	7-	7-9
<i>Spiraea ussuriensis</i> Pojark.	У	63-	63-	63-	60-67	60-68
Таволга уссурийская	БЗ	8-	8-	8-	7-11	7-11
	ТР	10-	10-	10-	7-10	6-10
<i>Viburnum sargentii</i> Koehne	У	-	-	-	65-	63-65
Калина Саржента	БЗ	-	-	-	11-	10-11
	ТР	-	-	-	9-	9-
<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	У	-	-	63-65	63-66	63-66
Виноград амурский	БЗ	-	-	10-11	10-11	10-11
	ТР	-	-	9-	8-9	8-9
Травянистые растения и кустарнички						
<i>Aconitum sczukanii</i> Turcz.	У	-	-	-	63-65	63-67
Борец Шукина	БЗ	-	-	-	9-10	9-11
	ТР	-	-	-	8-9	7-9
<i>Actaea acuminata</i> Wall. ex Royle	У	-	-	-	63-67	63-67
Воронец заостренный	БЗ	-	-	-	10-11	9-11
	ТР	-	-	-	7-9	7-9

Названия растений	Гра- диен- ты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Actaea erythrocarpa</i>	У	-	-	-	67-69	65-69
<i>Fisch.</i>	БЗ	-	-	-	9-10	9-11
Воронец красноплодный	ТР	-	-	-	6-7	6-8
<i>Adenophora verticillata</i>	У	-	-	-	60-	60-
<i>Fisch.</i>	БЗ	-	-	-	7-	7-
Бубенчик мутовчатый	ТР	-	-	-	10-	10-
<i>Adiantum pedatum L.</i>	У	-	65-	63-67	63-67	62-67
Адиантум стоповидный	БЗ	-	10-	10-11	10-11	7-11
	ТР	-	8-	7-9	7-9	7-9
<i>Adoxa moschatellina L.</i>	У	-	-	68-	64-69	64-69
Адокса мускусная	БЗ	-	-	9-	9-11	9-11
	ТР	-	-	6-	6-9	6-9
<i>Anemonoides reflexa</i>	У	-	-	63-67	62-68	60-68
<i>(Steph.) Holub.</i>	БЗ	-	-	10-	8-11	7-11
Ветровочник отогнутый	ТР	-	-	7-9	6-9	6-10
<i>Anemonoides udensis</i>	У	-	-	63-68	62-68	60-68
<i>(Trautv. et Mey.) Holub.</i>	БЗ	-	-	9-10	7-10	7-10
Ветровочник удинский	ТР	-	-	6-9	6-9	6-10
<i>Angelica maximowiczii</i>	У	-	-	64-68	64-69	64-69
<i>(F. Schmidt) Benth. ex Maxim.</i>	БЗ	-	-	8-10	6-10	6-10
Дудник Максимовича	ТР	-	-	7-	6-8	6-9
<i>Artemisia rubripes Nakai</i>	У	-	-	63-65	63-68	63-68
Польнь красноножковая	БЗ	-	-	10-	9-10	9-10
	ТР	-	-	8-9	6-9	6-9
<i>Athyrium sinense Rupr.</i>	У	-	-	64-67	64-69	63-69
Кочедыжник китайский	БЗ	-	-	8-11	8-11	8-11
	ТР	-	-	7-8	6-9	6-9
<i>Atragene ochotensis Pall.</i>	У	-	-	64-69	62-69	62-69
Княжик охотский	БЗ	-	-	8-10	8-10	8-10
	ТР	-	-	7-9	6-9	6-9
<i>Vupleurum longiradiatum</i>	У	-	-	63-65	62-65	60-65
<i>Turcz.</i>	БЗ	-	-	10-	7-11	7-11
Волoduшка длиннolучевая	ТР	-	-	8-9	8-9	8-10
<i>Cacalia auriculata DC.</i>	У	-	-	-	67-	67-
Недоселка ушастая	БЗ	-	-	-	10-	10-
	ТР	-	-	-	7-	7-

Названия растений	Гра- диен- ты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Cacalia hastata</i> L.	У	-	-	-	64-69	63-69
Недоспелка копьевидная	БЗ	-	-	-	8-9	8-11
	ТР	-	-	-	7-	7-9
<i>Cacalia praetermissa</i>	У	-	-	65-67	64-69	63-69
(<i>Pojark.</i>) <i>Pojark.</i>	БЗ	-	-	10-	9-11	9-11
Недоспелка пропущенная	ТР	-	-	7-8	7-9	6-9
<i>Calamagrostis tatjanae</i>	У	-	-	64-	64-67	64-67
<i>Probat.</i>	БЗ	-	-	8-	8-10	8-10
Вейник Татьяны	ТР	-	-	7-	7-	7-
<i>Cardamine leucantha</i>	У	-	-	67-	65-67	65-67
(<i>Trausch.</i>) <i>Schulz</i>	БЗ	-	-	10-	10-11	10-11
Сердечник белоцветковый	ТР	-	-	7-	7-8	7-9
<i>Carex campylorhina</i> V.	У	67-	64-67	65-67	63-69	63-69
<i>Krecz.</i>	БЗ	10-	10-11	9-11	8-11	8-11
Осока кривоногая	ТР	7-	7-8	7-9	6-9	6-9
<i>Carex nanella</i> Ohwi	У	-	-	59-	59-62	59-63
Осока низенькая	БЗ	-	-	7-	6-7	6-10
	ТР	-	-	10-	9-10	9-10
<i>Carex planiculmis</i> Kom.	У	-	-	67-	67-	67-
Осока плоскостебельная	БЗ	-	-	10-	10-	10-
	ТР	-	-	7-	7-	7-
<i>Carex pseudosabynensis</i>	У	-	59-62	59-63	59-65	59-65
(<i>Egor.</i>) <i>A.E. Kozhevnikov</i>	БЗ	-	7-	7-10	6-11	6-11
Осока ложношабинская	ТР	-	9-10	9-10	9-10	8-10
<i>Carex quadriflora</i> Ohwi	У	-	-	68-	68-69	64-69
Осока четырехцветковая	БЗ	-	-	9-	9-	9-10
	ТР	-	-	6-	6-7	6-8
<i>Carex reverta</i>	У	-	63-65	59-69	59-69	59-69
<i>V. Krecz.</i>	БЗ	-	10-	6-11	6-11	6-11
Осока возвратившаяся	ТР	-	8-9	7-10	7-10	7-10
<i>Carex siderosticta</i>	У	-	-	-	59-66	59-66
<i>Hance</i>	БЗ	-	-	-	6-11	6-11
Осока ржавопятнистая	ТР	-	-	-	7-10	7-10
<i>Carex ussuriensis</i>	У	-	59-64	59-66	59-68	59-68
<i>Kom.</i>	БЗ	-	7-10	7-11	6-11	6-11
Осока уссурийская	ТР	-	8-10	8-10	6-10	6-10

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Carex vanheurckii</i>	У	-	59-	59-62	59-63	59-63
<i>Muell.Arg.</i>	БЗ	-	7-	6-7	6-8	6-8
Осока Ван-Хьюрка	ТР	-	10-	9-10	9-10	9-10
<i>Carex хурhium Kom.</i>	У	-	64-69	64-69	62-69	62-69
Осока мечевидная	БЗ	-	9-10	8-11	7-11	7-11
	ТР	-	6-8	6-9	6-9	6-10
<i>Chamaepericlymenum canadensis (L.) Graebn.</i>	У	-	64-	64-	64-	64-
	БЗ	-	8-	8-	8-	8-
Дерен канадский	ТР	-	7-	7-	7-	7-
<i>Chamerion angustifolium (L.) Holub</i>	У	-	-	-	59-69	59-69
	БЗ	-	-	-	7-10	7-10
Иван-чай узколистный	ТР	-	-	-	7-10	7-10
<i>Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulkova</i>	У	-	-	-	59-65	59-65
	БЗ	-	-	-	7-10	7-10
Чистотел азиатский	ТР	-	-	-	8-10	8-10
<i>Chimaphila japonica Miq.</i>	У	-	-	-	62-64	60-64
	БЗ	-	-	-	8-9	6-9
Зимолобка японская	ТР	-	-	-	8-9	8-10
<i>Chloranthus japonicus Siebold</i>	У	-	65-	65-	65-	63-65
	БЗ	-	11-	11-	11-	10-11
Хлорант японский	ТР	-	9-	9-	9-	9-
<i>Chrisosplenium pilosum Maxim.</i>	У	-	-	67-	67-	67-
	БЗ	-	-	10-	10-	10-
Селезеночник волосистый	ТР	-	-	7-	7-	7-
<i>Chrisosplenium ramosum Maxim.</i>	У	-	-	-	67-	67-
	БЗ	-	-	-	10-	10-
Селезеночник ветвистый	ТР	-	-	-	7-	7-
<i>Cimicifuga dahurica (Turcz.) Maxim.</i>	У	-	-	-	-	69-
	БЗ	-	-	-	-	9-
Клопогон даурский	ТР	-	-	-	-	7-
<i>Cinna latifolia (Trev.) Griseb.</i>	У	-	-	65-69	62-69	62-69
	БЗ	-	-	9-11	7-11	7-11
Цинна широколистная	ТР	-	-	6-8	6-9	6-9
<i>Circaea alpina L.</i>	У	-	-	64-65	64-69	63-69
	БЗ	-	-	9-10	9-11	9-11
Двулепестник альпийский	ТР	-	-	8-	6-9	6-9

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		т	с	п	р	с
<i>Circaea luteiana</i> L.	У	-	-	-	65-67	65-67
Двулепестник парижский	БЗ	-	-	-	10-11	10-11
	ТР	-	-	-	7-8	7-8
<i>Clintonia udensis</i>	У	-	-	69-	64-69	64-69
<i>Trautv. et Mey.</i>	БЗ	-	-	9-	9-	9-10
Клинтония удская	ТР	-	-	7-	6-8	6-8
<i>Convallaria keiskei</i>	У	-	-	62-65	62-65	60-65
<i>Miq.</i>	БЗ	-	-	7-11	7-11	7-11
Ландыш Кейске	ТР	-	-	9-	8-10	8-10
<i>Daphne kamtschatica</i>	У	-	-	-	64-	64-65
Махим.	БЗ	-	-	-	10-	9-10
Волчник камчатский	ТР	-	-	-	9-	8-9
<i>Dictamnus dasycarpus</i>	У	-	-	-	63-	63-
<i>Turcz.</i>	БЗ	-	-	-	10-	10-
Ясенец мохнатоплодный	ТР	-	-	-	9-	9-
<i>Dioscorea nipponica</i>	У	-	-	-	65-	63-65
<i>Makino</i>	БЗ	-	-	-	11-	10-11
Диоскорея nipponica	ТР	-	-	-	9-	9-
<i>Diplazium sibiricum</i>	У	-	67-	64-69	64-69	64-69
<i>(Turcz. ex G. Kunze) Kurata</i>	БЗ	-	10-	9-10	9-11	9-11
Орлячок сибирский	ТР	-	7-	6-8	6-8	6-8
<i>Doellingeria scabra</i>	У	-	-	-	60-63	60-63
<i>(Thunb.) Nees</i>	БЗ	-	-	-	7-10	7-10
Деллингерия шершавая	ТР	-	-	-	9-10	9-10
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	У	-	67-	64-69	64-69	64-69
<i>Nakai</i>	БЗ	-	10-	8-11	8-11	8-11
Щитовник корневищный	ТР	-	7-	6-9	6-9	6-9
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl)	У	-	69-	68-69	64-69	64-69
<i>Fras.-Jenk. et Jermu</i>	БЗ	-	9-	9-	9-10	9-10
Щитовник расширенный	ТР	-	7-	6-7	6-8	6-8
<i>Dryopteris sichotensis</i>	У	-	-	65-	64-67	64-67
<i>Kom.</i>	БЗ	-	-	10-	9-11	9-11
Щитовник сихотэ-алинский	ТР	-	-	8-	7-8	7-8
<i>Enemion raddeanum</i> Regel	У	-	-	67-	66-67	65-67
Энеммон Радде	БЗ	-	-	10-	10-11	10-11
	ТР	-	-	7-	7-8	7-8

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Epilobium davuricum</i>	У	-	-	-	65-68	65-68
<i>Fisch. ex Hornem.</i>	БЗ	-	-	-	9-10	9-10
Кипрей даурский	ТР	-	-	-	6-8	6-8
<i>Filipendula camtschatica</i>	У	-	-	-	63-69	63-69
<i>(Pall.) Maxim.</i>	БЗ	-	-	-	9-10	9-10
Лабазник камчатский	ТР	-	-	-	6-9	6-9
<i>Fragaria orientalis</i>	У	-	-	-	62-	59-63
<i>Losinsk.</i>	БЗ	-	-	-	7-	7-10
Земляника восточная	ТР	-	-	-	9-	9-10
<i>Galium dahurica</i>	У	-	-	63-66	60-68	60-68
<i>Turcz. ex Ledeb.</i>	БЗ	-	-	9-11	7-11	7-11
Подмаренник даурский	ТР	-	-	8-9	6-10	6-10
<i>Galium paradoxum Maxim.</i>	У	-	-	67-	65-67	65-67
Подмаренник удивительный	БЗ	-	-	10-	10-11	10-11
	ТР	-	-	7-	7-8	7-8
<i>Geranium maximowiczii</i>	У	-	-	-	60-	60-62
<i>Regel et Maak</i>	БЗ	-	-	-	7-	7-8
Герань Максимовича	ТР	-	-	-	10-	9-10
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	У	-	-	63-69	61-69	61-69
<i>(L.) Newm.</i>	БЗ	-	-	8-11	6-11	6-11
Голокучник щитовниковый	ТР	-	-	6-9	6-9	6-9
<i>Gymnocarpium jessoense</i>	У	-	-	63-66	62-67	60-67
<i>(Koidz.) Koidz.</i>	БЗ	-	-	8-11	7-11	7-11
Голокучник незский	ТР	-	-	8-10	7-10	7-10
<i>Hiperzia serrata</i>	У	-	-	-	67-	64-67
<i>(Thunb.) Rothm.</i>	БЗ	-	-	-	10-	9-10
Баранец пильчатый	ТР	-	-	-	7-	7-8
<i>Hylomecon vernalis</i>	У	-	-	65-67	65-67	65-67
<i>Maxim.</i>	БЗ	-	-	10-11	10-11	10-11
Лесной мак весенний	ТР	-	-	7-9	7-9	7-9
<i>Impatiens noli-tangere L.</i>	У	-	-	-	59-68	59-68
Недотрога обыкновенная	БЗ	-	-	-	7-10	7-10
	ТР	-	-	-	6-10	6-10
<i>Iris uniflora</i>	У	-	-	59-62	59-63	59-63
<i>Pall. ex Link</i>	БЗ	-	-	7-	6-10	6-10
Касатик одноцветковый	ТР	-	-	9-10	9-10	9-10

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое >8	обильное 2,5-8	умеренное 0,2-2,5	малое 0,1-0,2	единичное <0,1
		m	c	n	p	s
<i>Lamium barbatum</i>	У	-	-	67-	63-68	63-68
<i>Siebold et Zucc.</i>	БЗ	-	-	10-	9-11	9-11
Яснотка бородатая	ТР	-	-	7-	6-9	6-9
<i>Lathyrus humilis</i>	У	-	-	62-63	62-64	60-65
(<i>Ser.</i>) Spreng.	БЗ	-	-	7-10	7-10	7-11
Чина низкая	ТР	-	-	9-10	9-10	8-10
<i>Lathyrus komarovii</i>	У	-	-	63-	62-65	60-65
<i>Ohwi</i>	БЗ	-	-	10-	7-11	7-11
Чина Комарова	ТР	-	-	9-	8-9	8-10
<i>Leptorhynchos amurensis</i>	У	68-69	67-69	64-69	64-69	64-69
(<i>Christ</i>) Tzvel.	БЗ	9-	9-10	9-10	8-10	8-10
Лептормора амурская	ТР	6-7	6-7	6-8	6-8	6-8
<i>Lilium distichum</i>	У	-	-	-	63-	63-65
<i>Nakai</i>	БЗ	-	-	-	10-	10-
Лилия двурядная	ТР	-	-	-	9-	8-9
<i>Linnaea borealis</i> L.	У	-	-	64-	64-	64-
Линнея северная	БЗ	-	-	8-	8-	8-
	ТР	-	-	7-	7-	7-
<i>Lunathyrium ruscinosorum</i>	У	-	-	67-	65-67	65-67
(<i>Christ</i>) Koidz.	БЗ	-	-	10-	10-11	10-11
Лунокучник густосорусовый	ТР	-	-	7-	7-8	7-8
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	У	-	-	68-69	64-69	64-69
Плаун годичный	БЗ	-	-	9-	9-10	9-10
	ТР	-	-	6-7	6-8	6-8
<i>Lycopodium obscurum</i> L.	У	-	-	68-	68-69	67-69
Плаун темный	БЗ	-	-	9-	9-	9-10
	ТР	-	-	6-	6-7	6-7
<i>Maianthemum bifolium</i>	У	-	64-	62-69	59-69	59-69
(<i>L.</i>) F.W.Schmidt	БЗ	-	9-	7-11	6-11	6-11
Майник двулистный	ТР	-	8-	6-9	6-10	6-10
<i>Maianthemum intermedium</i>	У	-	-	64-65	64-67	64-69
<i>Worosch.</i>	БЗ	-	-	9-11	9-11	9-11
Майник средний	ТР	-	-	8-9	7-9	7-9
<i>Melampyrum setaceum</i>	У	60-	60-	60-	60-	60-
(<i>Maxim.</i>) <i>Nakai</i>	БЗ	7-	7-	7-	7-	7-
Марьянник щетинолистный	ТР	10-	10-	10-	10-	10-

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое >8	обильное 2,5-8	умеренное 0,2-2,5	малое 0,1-0,2	единичное <0,1
		m	c	n	p	s
<i>Melica nutans</i> L.	У	-	-	-	60-64	60-64
Перловник поникающий	БЗ	-	-	-	7-10	7-10
	ТР	-	-	-	8-10	8-10
<i>Mentha dahurica</i>	У	-	-	-	63-	63-
<i>Fisch.</i>	БЗ	-	-	-	10-	10-
Мята даурская	ТР	-	-	-	9-	9-
<i>Mitella nuda</i> L.	У	-	-	64-69	64-69	64-69
Мителла голая	БЗ	-	-	9-11	8-11	8-11
	ТР	-	-	7-8	6-9	6-9
<i>Moehringia lateriflora</i>	У	-	-	-	59-60	59-60
(L.) Fenzl	БЗ	-	-	-	7-	7-
Мерингия бокоцветная	ТР	-	-	-	10-	10-
<i>Neomolinia mandshurica</i>	У	-	-	63-65	63-69	63-69
(Maxim.) Honda	БЗ	-	-	10-	9-11	9-11
Неомолиния маньчжурская	ТР	-	-	8-9	7-9	7-9
<i>Orthilia secunda</i>	У	-	-	62-67	61-69	60-69
(L.) House	БЗ	-	-	7-10	6-10	6-11
Бокоцветка однобокая	ТР	-	-	7-9	7-10	7-10
<i>Oxalis acetosella</i> L.	У	-	66-	64-69	64-69	64-69
Кислица обыкновенная	БЗ	-	11-	8-11	8-11	8-11
	ТР	-	8-	6-9	6-9	6-9
<i>Paeonia obovata</i>	У	-	-	-	63-67	63-67
Maxim.	БЗ	-	-	-	8-11	8-11
Пион обратнойцевидный	ТР	-	-	-	7-9	7-10
<i>Panax ginseng</i>	У	-	-	-	-	64-66
S.A.Mey.	БЗ	-	-	-	-	10-11
Женьшень	ТР	-	-	-	-	8-10
<i>Paris mandshurica</i>	У	-	-	-	64-69	64-69
Kom.	БЗ	-	-	-	8-11	8-11
Вороний глаз маньчжурский	ТР	-	-	-	7-9	7-9
<i>Phegopteris connectilis</i>	У	-	-	64-69	64-69	64-69
(Michx.) Watt.	БЗ	-	-	9-10	8-11	8-11
Буковник обыкновенный	ТР	-	-	6-8	6-8	6-9
<i>Phrима leptostachya</i> L.	У	-	-	63-66	63-67	63-67
Фрима тонкокистевая	БЗ	-	-	10-11	10-11	9-11
	ТР	-	-	8-9	7-9	7-9

Названия растений	Гра- диен- ты	Проективное обилие, %				
		массовое >8	обильное 2,5-8	умеренное 0,2-2,5	малое 0,1-0,2	единичное <0,1
		п	с	п	р	с
<i>Plagiorhegma dubia</i>	У	-	-	62-65	62-65	60-65
<i>Maxim.</i>	БЗ	-	-	7-11	7-11	7-11
Косоплодник сомнительный	ТР	-	-	9-	8-10	8-10
<i>Polygonatum involucratum</i>	У	-	-	-	-	63-65
(<i>Franch. et Savat.</i>) <i>Maxim.</i>	БЗ	-	-	-	-	10-11
Купена обертковая	ТР	-	-	-	-	9-
<i>Polemonium liniflorum</i>	У	-	-	-	-	63-65
<i>V. Vassil.</i>	БЗ	-	-	-	-	10-11
Синюха льноцветковая	ТР	-	-	-	-	9-
<i>Polypodium sibiricum</i> Sipl.	У	-	-	64-65	62-68	62-68
Многоножка сибирская	БЗ	-	-	9-10	7-10	7-10
	ТР	-	-	8-9	6-10	6-10
<i>Potentilla fragarioides</i> L.	У	-	-	-	62-65	62-65
Лапчатка земляниковидная	БЗ	-	-	-	7-10	7-10
	ТР	-	-	-	8-9	8-9
<i>Pseudocystopteris</i>	У	-	68-	64-68	64-69	63-69
<i>spinulosa</i> (<i>Maxim.</i>) Ching	БЗ	-	9-	8-11	8-11	8-11
Ложнопузырник игольчатый	ТР	-	6-	6-9	6-9	6-9
<i>Pseudostellaria sylvatica</i>	У	-	-	-	62-68	59-69
(<i>Maxim.</i>) Pax	БЗ	-	-	-	7-11	7-11
Звездчаточка лесная	ТР	-	-	-	6-9	6-10
<i>Pteridium aquilinum</i>	У	-	-	68-	60-68	60-68
(<i>L.</i>) Kuhn	БЗ	-	-	9-	7-10	7-10
Орляк обыкновенный	ТР	-	-	6-	6-10	6-10
<i>Pyrola renifolia</i> <i>Maxim.</i>	У	-	-	62-64	61-64	60-64
Грушанка почколистная	БЗ	-	-	7-9	6-10	6-10
	ТР	-	-	8-9	7-9	7-10
<i>Rhizomatopteris sudetica</i>	У	-	-	-	65-67	64-67
(<i>A. Br. et Milde</i>) <i>Khokhr.</i>	БЗ	-	-	-	10-11	9-11
Корневишник судетский	ТР	-	-	-	7-8	7-8
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i>	У	61-	61-	61-	61-	59-61
(<i>L.</i>) <i>Avror.</i>	БЗ	6-	6-	6-	6-	6-7
Брусника обыкновенная	ТР	9-	9-	9-	9-	7-9
<i>Rubia cordifolia</i> L.	У	-	-	-	65-66	65-67
Марена сердцелистная	БЗ	-	-	-	10-11	10-11
	ТР	-	-	-	8-	7-9

Названия растений	Гра- диен- ты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Saussurea ussuriensis</i>	У	-	-	-	65-67	65-67
<i>Maxim.</i>	БЗ	-	-	-	9-10	9-10
Соссюрея уссурийская	ТР	-	-	-	7- 8	7- 8
<i>Scutellaria ussuriensis</i>	У	-	-	65-	63-66	63-67
<i>(Regel) Kudo</i>	БЗ	-	-	10-	10-11	10-11
Шлемник уссурийский	ТР	-	-	8-	8- 9	7- 9
<i>Solidago decurrens</i>	У	-	-	63-64	59-69	59-69
<i>Lour.</i>	БЗ	-	-	9-10	6-11	6-11
Золотарник низбегающий	ТР	-	-	8- 9	6-10	6-10
<i>Sonchus arvensis L.</i>	У	-	-	63-65	63-65	63-65
Осот полевой	БЗ	-	-	10-	10-	10-
	ТР	-	-	8- 9	8- 9	8- 9
<i>Thalictrum filamentosum</i>	У	-	64-67	63-68	61-69	60-69
<i>Maxim.</i>	БЗ	-	8-10	8-11	6-11	6-11
Василистник тычинковый	ТР	-	7- 9	6-10	6-10	6-10
<i>Thalictrum tuberiferum</i>	У	-	-	62-69	62-69	62-69
<i>Maxim.</i>	БЗ	-	-	8-11	7-11	7-11
Василистник клубненосный	ТР	-	-	6- 9	6-10	6-10
<i>Trigonotis radicans</i>	У	-	-	64-68	62-69	62-69
<i>(Turcz.) Stev.</i>	БЗ	-	-	9-11	8-11	8-11
Тригонотис укореняющийся	ТР	-	-	6- 9	6- 9	6- 9
<i>Uraspermum aristatum</i>	У	-	-	65-66	63-67	63-67
<i>(Thunb.) O.Kuntze</i>	БЗ	-	-	10-11	10-11	10-11
Хвостосемянница остистая	ТР	-	-	8- 9	7- 9	7- 9
<i>Urtica angustifolia</i>	У	-	-	-	63-68	63-68
<i>Fisch. ex Hornem</i>	БЗ	-	-	-	9-10	9-10
Крапива узколистная	ТР	-	-	-	6- 9	6- 9
<i>Veratrum dolichopetalum</i>	У	-	-	-	69-	64-69
<i>Loes. fil.</i>	БЗ	-	-	-	9-	9-
Чемерица длиннолепестковая	ТР	-	-	-	7-	7- 8
<i>Vincetoxicum acuminatum</i>	У	-	-	-	-	60-
<i>Decne</i>	БЗ	-	-	-	-	7-
Ластовень заостренный	ТР	-	-	-	-	10-
<i>Viola collina Bess.</i>	У	-	-	63-65	63-65	62-66
Фиалка холмовая	БЗ	-	-	9-10	8-10	7-11
	ТР	-	-	8- 9	8- 9	8-10

Названия растений	Градиенты	Проективное обилие, %				
		массовое	обильное	умеренное	малое	единичное
		>8	2,5-8	0,2-2,5	0,1-0,2	<0,1
		m	c	n	p	s
<i>Viola orientalis</i>	У	–	–	–	59–62	59–63
(Maxim.) W.Beck	БЗ	–	–	–	7–	7–10
Фиалка восточная	ТР	–	–	–	9–10	9–10
<i>Viola sachalinensis</i>	У	–	–	63–65	59–66	59–66
Boissieu	БЗ	–	–	9–10	7–11	7–11
Фиалка сахалинская	ТР	–	–	8–9	7–10	7–10
<i>Viola selkirkii</i>	У	–	–	64–68	62–69	60–69
Pursh ex Goldie	БЗ	–	–	9–10	8–11	7–11
Фиалка Селькирка	ТР	–	–	6–8	6–9	6–10
<i>Waldsteinia ternata</i>	У	–	64–	64–69	64–69	64–69
(Steph.) Fritsch	БЗ	–	8–	8–10	8–10	8–10
Вальдштейния тройчатая	ТР	–	7–	6–8	6–8	6–8

Анализ табличных материалов, полученных с помощью метода Браун-Бланке, позволил решить задачи первых двух этапов метода Л.Г. Раменского, составить ряд представительных описаний, упорядоченный по градиентам исследуемых экологических факторов.

По алгоритмам, описанным выше, были составлены местные экологические шкалы по факторам увлажнения, активного богатства почв и температурному режиму для 170 видов высших сосудистых растений, представленных в исходной выборке описаний (табл. 3).

У основной части видов амплитуда толерантности по всем исследуемым экологическим факторам оказалась значительно уже, чем в экологических таблицах, составленных для обширной территории Сибири и Дальнего Востока (Цаценкин и др., 1974). Вся выборка описаний фитоценозов в изучаемом регионе распределилась по градиентам увлажнения почвы между ступенями 59 и 69, по активному богатству почв – от 6 до 13, а по температурному режиму – от 7 до 10 ступени.

Анализ экологических особенностей растений разных видов с помощью экологических таблиц

Как известно, для растений каждого вида характерны определенные количественные значения конкретных экологических факторов. На шкале

значений определенного фактора среды наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности растений соответствуют зоне оптимума. Уменьшение или увеличение количественных значений факторов относительно пределов оптимального диапазона снижает активность жизнедеятельности растений. На шкале значений того или иного экологического фактора это определяет последовательный переход от зоны оптимума к зоне нормальной жизнедеятельности, а затем к зоне пессимума или угнетения, за чертой которой наступает гибель растений. Пределы выносливости растений между критическими точками соответствуют понятию “экологическая валентность”, а диапазон нормальной жизнедеятельности на шкале значений фактора – зоне толерантности. Следует отметить, что экологическая валентность и зоны оптимума проявляются по-разному в различных географических районах и высотных поясах. Кроме того, в различных географических районах один и тот же вид может быть представлен разными экотипами, имеющими неодинаковое индикаторное значение. Все это еще раз подтверждает целесообразность разработки региональных экологических шкал, учитывающих специфику местной флоры и влияние региональных экологических факторов на толерантность видов.

Составленная нами региональная экологическая таблица позволяет выявить у каждого из представленных в ней видов растений амплитуду толерантности, зоны оптимума, нормальной жизнедеятельности и угнетения по каждому из трех рассматриваемых экологических факторов. Зависимость уровня активности жизнедеятельности растений от изменения градаций экологических факторов может быть наглядно представлена в виде кривых их распределения в системе двух координат. На рис. 1 по оси ординат дана шкала проективного обилия, а по оси абсцисс – шкала увлажнения.

Как следует из кривых экологического распределения видов, у кедра корейского, ели аянской и лещины маньчжурской амплитуда толерантности по фактору увлажнения охватывает весь диапазон данного условия в исследуемом среднегорном поясе южного Сихотэ-Алиня. Растения дуба монгольского отсутствуют в мезогигрофитных местообитаниях с влажными периодически свежими почвами. Зоны оптимума у всех видов, соответствующие центру их эколого-ценотического ареала, или тем условиям, в которых каждый вид растений отличается наибольшей активностью жизнедеятельности и наивысшей конкурентноспособностью, ограничивают наиболее узкий диапазон по каждому из прямодействующих факторов. В природных условиях это определяется по наибольшему обилию растений в относительно установившихся фитоценозах. Как следует из кривых распределения видов по градиентам увлажнения почвы и показателям проективного обилия (рис. 1), зона оптимума у дуба монгольского находится в пределах мезоксерофитных

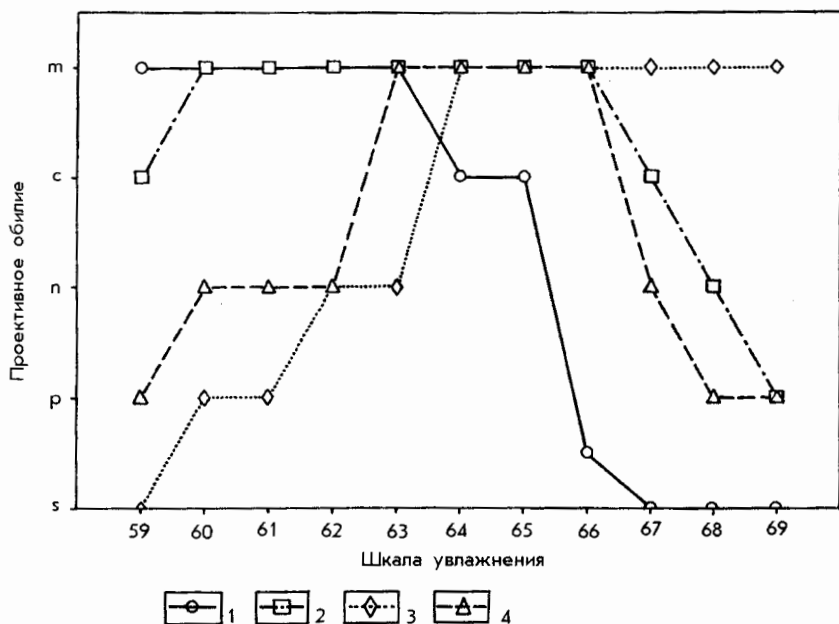


Рис. 1. Изменение показателей проективного обилия у дуба монгольского (1), кедра корейского (2), сли аянской (3), лещины маньчжурской (4) в зависимости от степени увлажнения местообитаний

и ксеромезофитных местообитаний, у лещины маньчжурской – в мезофитных, у ели аянской – в пределах от мезофитных до мезогигрофитных местообитаний. Наиболее широкая зона оптимума, охватывающая различные экотопы за исключением мезогигрофитных, в исследуемом регионе отмечается у кедр корейского. Зоне нормальной жизнедеятельности на данном рисунке соответствуют категории проективного обилия «с» и «п», зоне угнетения – категория «р», а зоне толерантности – категория «s». Минимальные диапазоны характерны для зоны оптимума, а наиболее широкие – для зоны толерантности, что в обобщенной форме было представлено Р. Уиттекером (Whittaker, 1975) в виде колоколообразных кривых. Кривые экологического распространения по каждому из рассматриваемых факторов можно составить и для всех остальных видов, представленных в сравнительной экологической таблице (табл. 3).

Экологическое распределение шести видов деревянистых растений при проективном обилии, равном «с», т.е. в зоне их нормальной жизнедеятельности, по двум экологическим факторам характеризуют рис. 2 и 3.

В плоскости координат увлажнения и активного богатства почв (рис. 2) у рассматриваемых видов проявляются значительные различия как по

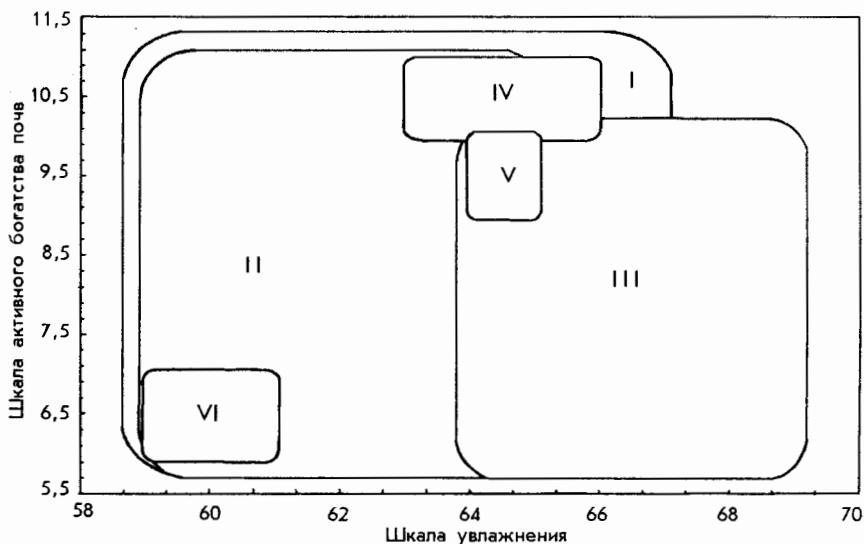


Рис. 2. Зоны толерантности по факторам увлажнения и активного богатства почв при проективном обилии от 2,5 до 8% у кедра корейского (I), дуба монгольского (II), ели аянской (III), лещины маньчжурской (IV), клена желтого (V), рододендрона остроконечного (VI)

расположению на осях, так и диапазону охвата градиентов данных факторов.

Как следует из данного рисунка, к местообитаниям с наиболее сухими и бедными почвами приурочены популяции рододендрона остроконечного. Узкие диапазоны распространения как по увлажнению, так и по богатству почв характерны также для популяций клена желтого и лещины маньчжурской, приуроченных к хорошо дренированным и достаточно увлажненным и богатым почвам. Для дуба монгольского и ели аянской характерны сравнительно сходные диапазоны распространения по режиму богатства почвы, но различные по режиму увлажнения. Наиболее широкий экологический ареал как по режимам увлажнения, так и богатству почв отмечается в исследуемом регионе у кедра корейского.

Зоны распространения у шести рассматриваемых видов по показателям увлажнения и температурного режима местообитаний при сравнительно высоком проективном обилии ("с") изображены на координатной плоскости этих факторов на рис. 3.

Наиболее узкий диапазон, связанный с теплыми местообитаниями, характерен для растений рододендрона остроконечного. Такие же узкие пределы распространения по температурному режиму отмечаются и у растений дуба монгольского, в отличие от довольно широкого диапазона его

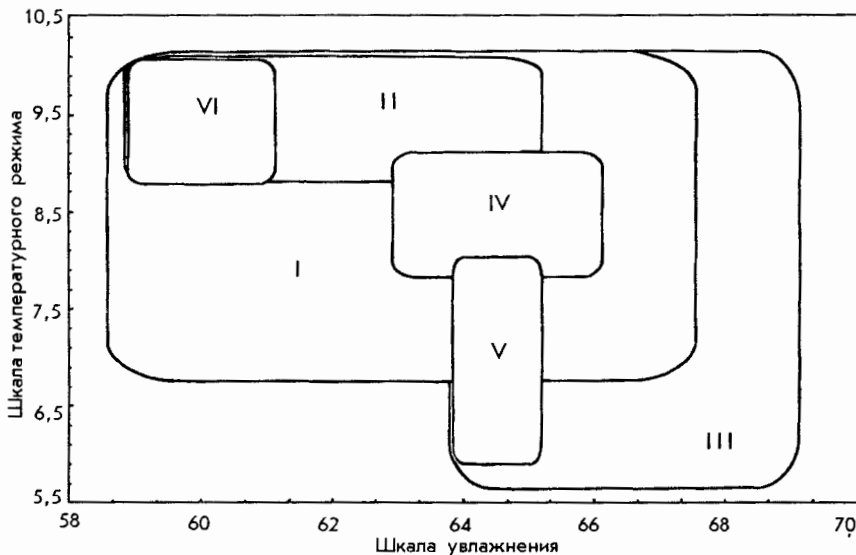


Рис. 3. Зоны толерантности по факторам увлажнения и температурного режима местообитаний при проективном обилии от 2,5 до 8% у кедра корейского (I), дуба монгольского (II), сли аянской (III), лещины маньчжурской (IV), клена желтого (V), рододендрона остроконечного (VI)

распространения по факторам увлажнения и богатства почвы (рис. 2). Следовательно, одним из основных ограничивающих факторов для широкого распространения дуба монгольского в исследуемом регионе служит недостаток тепла. Это обуславливает приуроченность сообществ с господством дуба монгольского к наиболее теплым местообитаниям, находящимся на склонах южных экспозиций, а также на выпуклых и хорошо прогреваемых вершинах невысоких хребтов. В отличие от дуба наиболее высокое обилие клена желтого связано с прохладными местообитаниями. Среди рассматриваемых видов наиболее широкий диапазон распространения по режиму тепла свойственен ели аянской и в несколько меньшей степени – кедру корейскому.

Использование экологических шкал и дифференциальных видов для выделения лесотипологических единиц

Экологические шкалы можно применять для установления экологических особенностей не только у отдельных видов, но и у растительных сообществ в целом. С этой целью в геоботанических описаниях показатели обилия (по шкале Друде или частному проективному покрытию) переводились в

буквенные обозначения проективного обилия по Л.Г. Раменскому. Затем против каждого вида растений проставляли значения ограничительных ступеней по градиентам увлажнения, активного богатства почв и температурного режима. Дальнейший расчет проводился по методу засечек (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956; и др.) на компьютере. Экологическая характеристика всех видов растений внутри растительных сообществ с учетом их количественного участия позволила определить место каждого фитоценоза в рядах увлажнения, активного богатства почв и температурного режима. Сравнительный анализ усредненных показателей ступеней по каждому из рассматриваемых факторов для отдельных описаний позволил установить амплитуду разброса внутри каждой из безранговых групп описаний, выделенных с помощью блоков дифференциальных видов. Описания сообществ с сильно отклоняющимися показателями ступеней по каждому из трех факторов от средних величин ступеней внутри группы переводились в другие группы (в случае соответствия их по другим признакам этой группе) или отбрасывались.

Проверка на гомогенность каждой из выделенных групп описаний по их экологическим особенностям проводилась по формуле, приведенной на стр. 10.

Экологическая однородность и своеобразие безранговых единиц лесной растительности также могут быть охарактеризованы по присутствию или отсутствию тех или иных блоков дифференциальных видов, сопряженных с определенным комплексом условий среды (табл. 2). Совместное использование методов Браун-Бланке, основанных на выделении безранговых единиц по сопряженным дифференциальным видам, и экологических шкал Л.Г. Раменского по основным прямодействующим факторам может лишь повысить эффективность выделения и распознавания экологически однородных групп сообществ. Опыт совместного применения групп сопряженных дифференциальных видов и экологических шкал Раменского служит одной из основ комбинированного метода выделения лесотипологических единиц, разработанного в ЛенНИИЛХе (Дыренков и др., 1973; Федорчук и др., 1974; Федорчук, Дыренков, 1975; Федорчук, 1976б; и др.). Сравнительный анализ коренных и производных сообществ позволил сделать вывод о стабильности в большинстве случаев указанных признаков при возрастных и коротковостановительных сменах лесов (Федорчук, 1976а,б; и др.). Это подтверждается и нашими исследованиями характера изменения условий местообитания в ходе послепожарных сукцессий. Так, на ранних этапах лесовосстановительных сукцессий после пожаров в пионерных травяно-кустарниковых ценозах отмечается возрастание сухости почв в мезоксерофитных, ксеромезофитных и мезофитных местообитаниях и, напротив, увеличение увлажненности почв

в мезогигрофитных местообитаниях речных долин не более, чем на 1-2 ступени. Это согласуется с известным высказыванием Г.Н. Высоцкого (1932) о том, что “лес сушит равнины и увлажняет горы”.

Более существенные различия связаны с разными условиями местоположения, что обнаруживает более высокую зависимость экологических особенностей сообществ от энтопических признаков (рельефа, типов почв и др.), чем от состояния растительного покрова. Мы поддерживаем точку зрения В.Н. Федорчука (1976б), который считает, что для одного типа местоположения изменчивость основных экологических факторов не должна выходить за пределы амплитуды варьирования, которая наблюдается при лесовосстановительных сменах данного участка.

Для установления степени постоянства экологического облика сообществ, сменяющихся в ходе лесовосстановительных сукцессий, могут также служить сукцессионные индикаторы (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974; Комарова, 1992а) или сингенетические дифференцирующие виды в системе “типов развития растительности” Э. Айхингера (Aichinger, 1954, 1973 и др.). Критерием для выделения сукцессионных индикаторов или сингенетических дифференцирующих видов может служить высокое постоянство видов на разных этапах сукцессий в одном типе лесорастительных условий. Этому критерию также отвечают классы постоянства дифференциальных видов, используемые в методике Браун-Бланке.

Как следует из табл. 2, комбинации видов в выделенных группах достаточно постоянны и могут служить вполне четким критерием для выделения лесотипологических единиц. Виды с различным распределением по градиентам среды послужили основой для выделения соответствующих типологических единиц.

Классификация лесов с участием кедра корейского и экологическое обоснование выделенных таксонов

Для горных лесов Дальнего Востока с участием кедра корейского (кедровников, кедрово-широколиственных, темнохвойно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесов) предложено большое число экологических схем (Колесников, 1956; Соловьев, 1958; и др.).

Начало типологической разработки дальневосточных кедровников связано с именем Б.А. Ивашкевича (1927, 1933). При этом помимо климатических условий им учитывался характер увлажнения местообитаний. Топоэкологическая схема коренных лесных ассоциаций, включающая и кедрово-

широколиственные леса Спутинского, а ныне Уссурийского, заповедника была дана Я.Я. Васильевым (1938). Эколого-фитоценотическая схема кедрово-широколиственных и широколиственно-кедровых лесов среднего Сихотэ-Алиня на основе известной схемы В.Н. Сукачева была предложена Н.В. Дылисом и П.Б. Виппером (1953). Для средней части ареала кедрово-широколиственных лесов К.П. Соловьевым (1958) была предложена схема экологических рядов основных кедровников в зависимости от рельефа, почвы и ее увлажнения. Его обобщенная схема кедрово-широколиственных лесов довольно близка к схеме Б.П. Колесникова (1956), получившей широкое признание и большое число последователей.

За основу разработанной нами классификационной схемы лесов с участием кедра корейского мы взяли систему соподчиненных типологических единиц Б.П. Колесникова (1956) с некоторыми дополнениями и коррективами в терминологии. В качестве основной единицы классификации, следуя за Б.П. Колесниковым, нами принят тип леса, выступающий как определенный этап лесообразовательного процесса. Согласно Б.П. Колесникову, “к одному типу леса относятся участки леса (насаждения, лесные биогеоценозы), принадлежащие к различным стадиям возрастных и коротковосстановительных смен, свойственных данному типу условий местопроизрастания и характеризующиеся общностью главной породы, а также других пород, закономерно сопутствующих главной на всех стадиях указанных смен” (1956. С.147). В объем понятия «тип леса», вслед за Ю.И. Манько (1984, 1987), К.К. Бушем (1985) и другими исследователями, мы включаем «тип вырубки» («тип гарей»), но в том случае, если гарь или рубка обеспечена достаточным количеством подроста основных лесообразующих пород. Такому пониманию типа леса в той или иной степени соответствуют понятия “серия типов лесных биогеоценозов” (Сукачев, 1965; Дыренков, 1974; Гельтман и др., 1984; и др.), “цикл типов леса” (Васильев, 1935; Смагин, 1965; Махатадзе, Урушадзе, 1977; и др.), “эпиассоциация” (Сочава, 1967) и др. Важной составной частью понятия “тип леса” служит “тип условий местопроизрастания”, под которым Б.П. Колесников понимает “участки территории, принадлежащие к сходным по топографическому положению и происхождению формам рельефа и характеризующиеся качественно однородным режимом комплекса природных факторов, обуславливающих однородный лесорастительный эффект” (1956. С. 149). В качестве синонима “типа условий местопроизрастания” выступает понятие “тип лесорастительных условий”, рекомендованное на Первом Всесоюзном совещании по лесной типологии как основная классификационная единица наряду с типом леса. Близкими понятиями являются также “тип земель” (Раменский, 1938), “тип лесного участка” (Воробьев, Остапенко, 1976) и др.

Объединения близких типов леса, сходных по составу древостоя и подчиненных ярусов и формирующихся в условиях близкого типа

почвообразования, соответствуют понятию “группа типов леса”. В практике это понятие широко используется в качестве хозяйственных групп типов леса в лесостроительстве.

Все этапы лесообразовательного процесса, охватывающие как начальные стадии необлесенных гарей и вырубок, так и последующие этапы возрастных и экогенетических смен и совершающиеся в границах определенных типов лесорастительных условий, Б.П. Колесников включил в понятие “генетические ряды”. В своих классификационных построениях он важное значение придавал климатическим особенностям. По общим климатическим условиям дальневосточные кедровники были подразделены им на три климатические фации, или климатических комплекса: 1) типичные кедровники (собственно кедрово-широколиственные леса); 2) северные кедровники (кедровники с темнохвойными породами и лиственницей); 3) южные кедровники (“грабовые кедровники” или “кедровники с пихтой цельнолистной и грабом”).

Наименьшей единицей классификации в схеме Б.П. Колесникова является “тип насаждения”, который рассматривается как “участки леса, принадлежащие к одноименным стадиям возрастных или восстановительных смен и однородные по комплексу лесорастительных условий” (1956. С. 142). В качестве синонимов этого понятия выступают “тип древостоя”, введенный украинскими лесотипологами, «ассоциация» в понимании ряда авторов (Юркевич, Гельтман, 1970; Гельтман, 1971; Махатадзе, 1961, 1966; Гулисашвили, 1970; и др.), “тип лесонасаждений” (Буш, 1985). Из данных терминов мы отдаем предпочтение понятиям “ассоциация”, широко используемому в фитоценологии, и “тип биогеоценоза”, употребляемому в более широком биогеоценологическом аспекте. В понимании ассоциации мы придерживаемся точки зрения В.Н. Сукачева (1961), согласно которой растительная ассоциация “характеризуется в основном однородным видовым составом, однородной синузальной структурой, отражающей соответствующий состав экологических типов растений, и однородным составом факторов среды, влияющим на фитоценологический процесс” (с. 38).

В содержание понятия “ассоциация” в динамических классификациях целесообразно ввести дополнительный критерий, предложенный Б.П. Колесниковым для понятия “участок леса”, – принадлежность к одноименным стадиям возрастных или восстановительных смен. Критерий сходства положения фитоценозов в сукцессионных рядах при выделении ассоциаций предлагали также ввести А.П. Шенников (1964) и Т.А. Работнов (1978). Понятие “ассоциация” служит показателем сравнительно стабильного состояния фитоценозов в определенный период времени, в то время как тип леса отражает динамический аспект или преемственность переменных состояний фитоценозов в границах определенных лесорастительных условий. Фитоценологическая

характеристика ассоциаций на разных этапах лесовосстановительных и возрастных смен сообществ позволяет более полно оценить лесообразовательный процесс в определенных лесорастительных условиях.

Если при построении классификационной схемы мы использовали важнейшие положения географо-генетической классификации Б.П. Колесникова, то при выделении типологических единиц мы опирались на комбинированный метод, разработанный рядом лесотипологов в ЛенНИИЛХе и связанный с использованием групп сопряженных дифференциальных видов по методике Браун-Бланке и экологических шкал Л.Г. Раменского.

При выделении основных типологических единиц лесной растительности исследуемого региона мы придерживались точки зрения А.Г. Долуханова (1970, 1985 и др.) и других исследователей о целесообразности учета только достаточно обособленных друг от друга и не соприкасающихся своими рубежами совокупностей сообществ, а переходные группы описаний при этом рассматриваются как промежуточные варианты. Чем дробнее принимаются типологические единицы, тем постепеннее между ними переходы и тем сложнее установить четкие критерии для их выделения (Орлов, 1984). При сортировке описаний по табличному методу Браун-Бланке из выборки в 305 описаний сообществ было исключено около 100 описаний в связи с их переходным характером или недостаточной представленностью типов леса, к которым они принадлежат. Исключение этих описаний позволило “разомкнуть” континуум в распределении сообществ, который отмечался в первичной матрице исходных описаний. Оставшиеся 210 описаний были использованы для составления сравнительных экологических таблиц (или экологических шкал) и разработки классификационной схемы.

При выделении основных типологических единиц, кроме сопряженных дифференциальных групп видов и составленных нами экологических шкал, учитывались основные параметры условий местоположения (экспозиция, крутизна, протяженность и открытость склонов, механический состав почвы, мощность гумусового горизонта и характер подстилки), а также характер самой растительности – ярусное сложение и синузильная структура сообществ, показатели фитоценотической значимости растений разных биоморф, особенности естественного возобновления и возрастная структура ценопопуляций.

В результате сортировки описаний биогеоценозов по энтопическим показателям и различным признакам растительного покрова, в том числе и по комбинациям групп сопряженных дифференцирующих видов, нами было выделено 13 типов леса и 8 вариантов, включенных в 4 экологических комплекса, 3 формации и 2 климатических комплекса. Наивысшим таксоном для исследованных нами лесов среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня

принят класс формаций – кедровники (*Pinetosa koraiensis*), объединяющий динамические (генетические) ряды, в которых важную лесообразующую роль играет кедр корейский хотя бы на отдельных этапах их лесообразовательного процесса. В настоящей работе мы ограничились более короткой системой таксономических единиц, по сравнению с системой таксономических единиц Б.П. Колесникова и других авторов. Такие ранги, как группа типов леса и субформация были опущены, так как мы не смогли придать им экологическое обоснование. Классификационная схема, или продромус (по терминологии школы Браун-Бланке), для высших таксонов данного класса формации в пределах исследуемого региона приведена в табл. 4.

Названия типов леса и вариантов.

I. Дубово-кедровый рододендрово-брусничный (*Querceto-Pinetum vaccinioso-rhododendrosium*).

II. Дубово-кедровый леспедецево-рододендрово-мелкоосоковый (*Querceto-Pinetum lespedeziosum-rhododendroso-nanocaricosum*).

II. 1-й вариант марьянниково-мелкоосоковый (var. *Melampyroso setaceo-nanocaricosum*).

II. 2-й вариант ирисово-мелкоосоковый (var. *Iridoso uniflorae-nanocaricosum*).

III. Дубово-кедровый лещинно-рододендрово-мелкоосоковый (*Querceto-Pinetum coryloso-rhododendroso-nanocaricosum*).

IV. Кедровник редкопокровный с розой уссурийской (*Pinetum koraiensis roso ussuriensis-rariherbosum*).

V. Дубово-кедровый лимонниково-лещинный разнотравно-мелкоосоковый (*Querceto-Pinetum schisandroso-coryloso-mixtoherboso-nanocaricosum*).

VI. Широколиственно-кедровый с липой амурской лианово-кустарниковый осоково-хлорантовый (*Tilieto amurensae-Querceto-Pinetum lianoso-fruticoso-caricoso-chloranthosum*).

VII. Кедровник лимонниково-лещинный низкотравно-мелкоосоковый (*Pinetum koraiensis schisandroso-coryloso-nanoherboso-caricosum*).

VIII. Широколиственно-темнохвойно-кедровый лианово-кустарниково-смешаннопапоротниковый (*Nemoreto-Piceeto-Pinetum lianoso-fruticoso-mixtofilicosum*).

VIII.1-й вариант бородчато кленовый разнотравно-осоково-папоротниковый (var. *Aceroso barbinervae mixtoherboso-caricoso-filicosum*).

VIII. 2-й вариант кленово-лещинный разнотравно-осоковый (var. *Aceroso barbinervae-coryloso-mixtoherboso-caricosum*).

IX. Темнохвойно-кедровый с участием клена зеленокорого актинидиево-кустарниковый широколиственно-осоково-папоротниковый (*Acereto tegmentosi-Piceeto-Pinetum actinidioso-fruticoso-nemoriherboso-caricoso-filicosum*).

**Схема высших таксономических единиц лесной растительности среднегорного пояса
южного Сихотэ-Алиня**

Таксономические единицы	Обозначения	Русские названия	Латинские названия
Класс формаций		Широколиственно-хвойные и хвойные леса с участием кедра корейского	<i>Pinetosa koraiensis</i>
<i>Климатический комплекс</i>	Nem.	Типичные кедровники или широколиственно-кедровые леса	<i>Nemoreto-Pinetesum koraiensis</i>
Формация		Дубово-кедровые леса	<i>Querceto-Pineta koraiensis</i>
Экологический комплекс	A	Тепло-сухие дубово-кедровые леса	<i>Thermo-mesoxerophyta Querceto-Pinetosium</i>
Формация		Широколиственно-кедровые леса	<i>Nemoreto-Pineta koraiensis</i>
Экологический комплекс	B	Умереннотепло-свежие широколиственно-кедровые леса	<i>Temperato-mesophyta Nemoreto-Pinetosium</i>
<i>Климатический комплекс</i>	Bog.	Северные кедровники с темнохвойными породами	<i>Boreeto-Pinetesum koraiensis</i>
Формация		Темнохвойно-кедровые леса	<i>Piceeto-Pineta koraiensis</i>
Экологический комплекс	C	Прохладно-влажноватые темнохвойно-кедровые леса с широколиственными породами	<i>Boreotemperato-hygromesophyta Piceeto-Pinetosium</i>
Формация		Кедрово-темнохвойные леса	<i>Pineto-Abieteteto-Piceeta</i>
Экологический комплекс	D	Холодно-влажные кедрово-темнохвойные леса с березой шерстистой	<i>Boreo-mesohygrophyta Betuleto lanatae-Pineto-Piceetosium</i>

X. Темнохвойно-кедровый с участием березы желтой актинидиево-чубушниковый селеночниково-папоротниковый (*Betuleto costatae-Piceeto-Pinetum actinidoso-philadelphoso-chrysosplenioso-filicosum*).

XI. Кедрово-темнохвойный с участием березы шерстистой лианово-вальдштейниевое-дереновый (*Betuleto lanatae-Pinetum-Piceetum lianosowaldsteinioso-chamaepericlimenosum*).

XII. Кедрово-темнохвойный с участием березы шерстистой лианово-низкотравно-мелкоосоковый (*Betuleto lanatae-Pinetum-Piceetum lianosonanoherbosocaricosum*).

XII. 1-й вариант однотипный (*var. typicum*).

XII. 2-й вариант абелиево-кореянский (*Abelium koreanae*).

XIII. Кедрово-темнохвойный с участием березы шерстистой осоково-амурско-щитовниковый (*Betuleto lanatae-Pinetum-Piceetum caricoso xuphiidryopteridosum amurensae*).

XIII. 1-й вариант однотипный (*var. typicum*).

XIII. 2-й вариант крупнотравно-осоково-амурско-щитовниковый (*var. Veratrosum dolichopetali*).

В обозначении рангов таксономических единиц и их латинских названий мы придерживались Проекта всесоюзного кодекса фитоценологической номенклатуры, разработанного В.Ю. Нешатаевым (1989). При этом вместо рангов, групп и классов ассоциации мы использовали, соответственно, ранги группы и классы типов леса. В соответствии с рангом таксона вместо окончания первого родового названия использовали следующие суффиксы: “*etosa*” – для классов формаций, “*etesum*” – для климатических комплексов, “*eta*” – для формаций, “*etum*” – для типов леса и вариантов. В том случае, когда название таксонов ранга формации и выше состоит из двух названий, то родовое название вида, стоящего на первом месте, имеет суффикс “*eto*”, а за ним идет видовой эпитет в родительном падеже, а далее – родовое название второго вида с соответствующим суффиксом. Для обозначения таксонов ранга типа леса и экологического комплекса во второй части латинского названия использовали суффиксы “*osum*” – для типов леса и “*osium*” – для класса типов леса.

В пределах исследуемого класса формаций *Pinetosa koraiensis*, в понимании Б.П. Колесникова (1956), различаются 2 климатических комплекса, отражающих высотно-поясные и зональные черты в изменении растительного покрова. Распределение лесов, принадлежащих климатическим комплексам типичных и северных кедровников, обусловлено главным образом термическим режимом местообитаний. Как отмечал ряд исследователей (Махатадзе, 1966; Whittaker, 1974; и др.), на этот прямодействующий фактор более чутко реагируют древесные породы, в отличие от кустарников и травянистых растений.

Типичные кедровники среднегорного пояса Сихотэ-Алиня, флористически обедненные по сравнению с лесами нижнего пояса гор, относятся к верхнему высотному варианту кедрово-широколиственных лесов. В них отсутствуют некоторые характерные представители кедрово-широколиственных лесов нижнего горного пояса (*Kalopanax septemlobum*, *Betula dahurica*, *Juglans mandshurica* и др.). Среди древесных видов типичных кедровников в качестве индикаторов теплых местообитаний выступает дуб монгольский. С этим же комплексом, но с более увлажненными и богатыми почвами, связано распространение липы амурской (*Tilia amurensis*). В этом же комплексе находится эколого-фитоценотический оптимум у кедра корейского в условиях свежих и периодически сухих местообитаний.

Климатический комплекс северных кедровников, связанный с более прохладными и влажными местообитаниями, в наибольшей степени индицируют ель аянская и пихта белокорая. Важными условиями для развития пихтово-еловых древостоев, по мнению многих дальневосточных исследователей (Золотарев, 1950; Соловьев, 1958; Манько, 1982; и др.), служат положительный баланс влаги и устойчивая высокая влажность воздуха. Индикаторами местообитаний этого же климатического комплекса служат клены зеленокорый и желтый, развитие которых сопряжено с умеренно инсолируемыми местообитаниями и влажными почвами. При этом клен зеленокорый характеризует более богатые почвы и сравнительно теплые местообитания, в то время как клен желтый индицирует более бедные почвы и прохладные экотопы (рис. 2, 3). В качестве индикатора прохладных местообитаний выступает береза шерстистая (*Betula lanata*), оптимум в распространении которой связан с максимальными абсолютными высотами в распространении лесной растительности.

Среди блоков дифференцирующих видов в качестве диагностирующих комплекс типичных кедровников в исследуемом районе выступает группа дуба монгольского, в которую помимо дуба входит осока ложношабинская (*Саgех pseudosabynensis*) (табл. 2).

Соответственно, и все остальные таксономические единицы могут быть охарактеризованы по определенным группам диагностических блоков видов, представленным в табл. 2.

Следует отметить, что блоки дифференцирующих, или индикаторных, видов в целом более устойчивы, чем отдельно взятые виды. По мнению Юрко (Jurko, 1973), для отнесения того или иного описания к определенному таксону достаточно, чтобы в нем было представлено не менее 50% его дифференцирующих видов.

Леса экологического комплекса тепло-сухих дубово-кедровых лесов представляют собой сравнительно простые по составу и структуре сообщества,

формирующиеся на сухих слабо развитых и бедных почвах. Встречаются на крутых выпуклых склонах разной экспозиции, преимущественно в их привершинной части и на гребнях хребтов до 650-700 м над ур. м. Такие участки обычно подвержены сильной инсоляции и резким колебаниям температур, а также влиянию сильных ветров, сдувающих опад и рыхлую подстилку. В связи с этим почвы маломощные, щебнистые, с нечеткой дифференциацией на горизонты, бедные питательными веществами, количество гумуса редко превышает 10%, рН в верхних горизонтах почвы составляет 4,8-5,2. Почвенное увлажнение неустойчивое, осуществляется в основном атмосферными осадками. Древостои обычно низкопроизводительны, IV и V бонитетов, растут медленно, многие деревья фаутовые, в составе их наряду с кедром корейским преобладает дуб монгольский. В подлеске кроме рододендрона встречаются бересклет малоцветковый (*Euonymus pauciflora*), чубушник тонколистый (*Philadelphus tenuifolius*) и др. В качестве диагностического для данного класса типов леса выступает блок рододендрона остроконечного, представленный мезоксерофитными и ксеромезофитными олиготрофными видами, мирящимися с бедными и сухими почвами. В пределах данного экологического комплекса выделено три группы типов леса, в каждой из которых включено по одному типу леса.

Фитоценозы дубово-кедрового бруснично-рододендронового типа леса отличаются обилием и высоким постоянством диагностирующего его вида – брусники (*Rhodococcum vitis-idaea*), доминирующая роль которой сохраняется на разных этапах лесообразовательного процесса.

Сообщества дубово-кедрового леспедцево-рододендронового-мелкоосокового типа леса представляют собой верхний высотный вариант данного типа леса и встречаются до 600 м над ур. м. в наиболее теплых местообитаниях. На западных отрогах Араратского хребта, защищенных от влияния холодных воздушных масс, фитоценозы этого типа леса поднимаются до 650-700 м над ур. м. В качестве диагностических видов служат леспедца двухцветная и мерингия широкоцветная (*Moehringia lateriflora*), отсутствующие в сообществах других типов леса исследуемого региона. Вместе с тем оба этих вида произрастают в исследуемом среднегорном поясе с небольшим обилием. В пределах данного типа леса выделены два варианта, один из которых является типичным для этого типа леса и диагностируется теми же самыми видами. Второй вариант выделен по высоким показателям постоянства и обилия марьяника щетинолистного (*Melampyrum setaceum*) и сопутствующим ему видам 3 блока.

Сообщества дубово-кедрового лещинно-рододендронового-мелкоосокового типа леса не имеют собственных дифференциальных видов. С наиболее высокими показателями постоянства и обилия в них встречаются виды,

относящиеся к 4-6 блокам и объединяющие виды, относительно устойчивые к периодической сухости почвы и недостатку питательных веществ. Сходный тип леса под названием рододендрово-лещинный кедровник был выделен Б.П. Колесниковым (1956) в группе типов периодически сухих (ксеромезофитных) кедровников с дубом.

Лесные сообщества экологического комплекса умереннотепло-свежих широколиственно-кедровых лесов занимают умеренно влажные, теплые или умереннотеплые местообитания на крутых и среднекрутых склонах преимущественно световых экспозиций до 650-700 м над ур.м. Почвы бурые свежие, периодически сухие, более богатые, чем в биогеоценозах предыдущего экологического комплекса. Наряду с многовидовыми и сложными по своему строению сообществами в этом экологическом комплексе встречаются обедненные по составу и упрощенные по строению леса, получившие в литературе название “кедровых боров” (Колесников, 1938).

Сообщества кедровника редкопокровного с розой уссурийской характеризуют переходный тип между лесами данного и предыдущего экологических комплексов.

Биогеоценозы дубово-кедрового лимонниково-лещинного разнотравно-мелкоосокового типа леса занимают теплые местообитания на крутых и среднекрутых южных склонах на высотных уровнях 450-600 м над ур.м. Развиваются на бурых горно-лесных маломощных свежих, периодически сухих почвах. Потенциальными эдификаторами в древостоях данного типа леса, в зависимости от хода лесообразовательного процесса, могут быть кедр, дуб и клен мелколистный. Естественное возобновление происходит успешно у кедра и широколиственных пород (дуба, клена мелколистного, липы Таке и др.).

Для всех этапов лесовосстановительных смен данного типа леса характерно пышное развитие кустарникового яруса с преобладанием лещины маньчжурской, а также деревянистой лианы – лимонника китайского. В травяном покрове средней густоты преобладают мелкие осоки (*Carex ussuriensis*, *C. reventana*, *C. panella* и др.) и теплолюбивое мезоксерофитное и ксеромезофитное разнотравье (*Lathyrus humilis*, *Convallaria keiskei*, *Vupleurum longiradiatum* и др.). Наибольшее индикаторное значение в биогеоценозах данного типа леса имеют виды диагностической группы *Potentilla fragarioides* (блок 7, табл. 2), включающей неморальные ксеромезофитные и мезофитные виды. Половина видов этой группы в исследуемом регионе не встречается в сообществах других типов леса. Высокими показателями постоянства на разных этапах лесовосстановительных смен в данных лесорастительных условиях характеризуются представители диагностической группы *Lathyrus humilis* (блок 6, табл. 2), у которых эколого-фитоценотический оптимум также приурочен к биогеоценозам рассматриваемого типа леса. В более сухих и

теплых, а также в более прохладных и влажных местообитаниях, где эти виды находятся на границе своего экологического ареала в исследуемом регионе, показатели их обилия и постоянства значительно ниже.

По эколого-фитоценотическим особенностям сообщества данного типа леса соответствуют типу леса лещинных кедровников с липой и дубом, выделенному Б.П. Колесниковым (1956) и К.П. Соловьевым (1958), а также кедровнику дубовому лещинно-осочковому (Смагин, 1965).

В более благоприятных условиях по режимам влажности и почвенного плодородия развиваются фитоценозы широколиственно-кедрового с липой амурской лианово-кустарникового осоково-хлорантового типа леса. Встречаются в нижних и средних частях среднекрутых и пологих склонов, а также на хорошо дренированных участках шлейфов склонов, преимущественно в пределах западных отрогов Араратского хребта, защищенных от влияния холодных воздушных масс. Почвы среднесуглинистые глубокие бурые горно-лесные, хорошо дренированные с постоянным и устойчивым увлажнением, осуществляющимся за счет атмосферных осадков и оттока почвенно-грунтовых вод с вышележащих участков.

Благоприятные условия местообитания по режимам тепла, увлажнения и плодородия почв обуславливают довольно сложное ярусное и синузальное сложение сообществ, менее выраженное преобладание кедра в древостое, а также большее разнообразие возможных вариантов восстановительных и возрастных смен. Сообщества данного типа леса представлены хорошо развитыми и разнообразными по составу древесным, кустарниковым и кустарничково-травяным ярусами. Разнообразные широколиственные породы (дуб монгольский, липы маньчжурская, амурская и Таке, ясень маньчжурский и др.), а также кедр корейский и ель аянская представлены здесь наиболее крупными для исследуемого региона деревьями (до 35 м выс. и 150 см в диаметре). Сомкнутый древесный ярус не препятствует активному развитию кустарников и деревянистых лиан, высокое обилие которых сохраняется на разных этапах лесовосстановительных сукцессий. В качестве доминирующих видов в подлеске выступают крупные кустарники (лещина маньчжурская и клен бородчатый), а также активно развиваются кустарники средней величины (*Philadelphus tenuifolius*, *Euonymus pauciflora*, *E. macroptera* и др.). В обилии представлены деревянистые лианы: лимонник, актинидия коломикта и виноград амурский. В хорошо развитом травяном покрове присутствуют виды разных экологических групп, представленные многовидовым разнотравьем (*Plagiorhagma dubia*, *Phryma leptostachia* и др.), разнообразными видами папоротников, осок при абсолютном доминировании хлоранта японского (*Chloranthus japonicus*).

По составу диагностических видов данный тип леса наиболее близок предыдущему, но отличается от него возрастанием в составе сообществ

показателей постоянства и обилия у мегатрофов и гигромезофитов. В наибольшей степени диагностируют этот тип леса представители группы *Chloranthus jaronicus* (блок 9, табл.2), имеющие сравнительно узкий экологический ареал в исследуемом среднегорном поясе и относящиеся к неморальным мегатрофам и мезофитам.

По составу и строению сообществ данный тип леса близок сообществам кедрово-широколиственного папоротниково-хлорантового типа леса на базальтовом плато, выделенным на территории среднего Сихотэ-Алиня Н.В. Дылисом и П.Б. Виппером (1953).

Биогеоценозы лимонниково-лещинных низкотравно-мелкоосоковых кедровников отличаются от биогеоценозов предыдущего типа леса более бедным видовым составом, более упрощенной структурой сообществ и усилением роли бореальных видов. Снижение роли неморальных видов за счет бореальных определяет переходный характер сообществ данного типа леса между климатическими комплексами широколиственно-кедровых и северных кедровников. Сообщества рассматриваемого типа леса формируются на хорошо дренированных свежих маломощных бурых горно-лесных почвах на элюво-делювии алевролитов. Мощность гумусового горизонта в коренных кедровниках достигает 10-12 см. Увлажнение непостоянное, в основном за счет атмосферных осадков и оттока почвенно-грунтовых вод с вышележащих участков. По характеру местоположения биогеоценозы данного типа леса имеют некоторое сходство с положением биогеоценозов дубово-кедрового лимонниково-лещинного разнотравно-мелкоосокового типа леса. Основное различие в условиях их местоположения связано с более высоким высотным уровнем (600-900 м над ур. м.) распространения биогеоценозов рассматриваемого типа леса и, соответственно, более низкими температурами воздуха, препятствующими произрастанию теплолюбивых древесных пород и главным образом дуба монгольского и сопутствующих ему неморальных видов в подчиненных ярусах.

Внешними характерными признаками коренных сообществ этого типа леса служат господство в древостое кедра корейского, высокое участие ели и пихты, пышное развитие кустарникового яруса и относительно слабо развитый кустарничково-травяной ярус. В ходе лесовосстановительных и возрастных смен могут формироваться либо чистые кедровники с единичной примесью других пород, либо темнохвойно-кедровые с липой, а также кленово-кедровые с темнохвойными и липой, кленовики с кедром и темнохвойными.

Для всех стадий лесовосстановительных смен данного типа леса характерно развитие густого подлеска и деревянистых лиан. На первых этапах послепожарных сукцессий может преобладать чубушник тонколиственный, а на завершающих этапах демулационных сукцессий возрастает роль клена

бородчатого. Лещина маньчжурская принимает значительное участие на разных этапах сукцессий и сохраняет оптимальный возрастной спектр с преобладанием генеративных особей. Учитывая также наибольшие показатели фитоценотической значимости у лещины в сообществах на разных этапах послепожарных сукцессий (Комарова, 1992а,б), можно считать вполне оправданным включение этого вида в название типа леса. Высокие показатели фитоценотической значимости и постоянства на разных этапах лесообразовательного процесса характерны и для лианы лимонника китайского, что также обусловило включение его в название данного типа леса.

Сукцессионную преемственность в разных ассоциациях рассматриваемого типа леса отражают невысокие ксеромезофитные осоки (*Carex ussuriensis*, *C. reventata* и др.) и теневыносливое неморальное и бореальное низкотравье (*Maianthemum bifolium*, *Mitella nuda* и др.). Синузии с преобладанием отмеченных видов являются основными по занимаемой площади, постоянными по степени верности и коренными по степени устойчивости для данного типа леса (Комарова, 1992а).

Рассматриваемый тип леса не имеет своих диагностических видов, однако он включает эколого-фитоценотический оптимум у мезофитных и мезотрофных полукустарников (*Daphne camtschatica* и *Atrage ne ochotensis*).

По своему общему характеру биогеоценозы данного типа леса близки к группе типов кедро-ельников с подлеском из лещины маньчжурской, выделенной в формации кедровников В.Н. Васильевым (1937), а также к группе типов свежих кедровников с липой и березой желтой на маломощных делювиально-элювиальных почвах умеренно инсолируемых местообитаний, установленной Б.П. Колесниковым (1956).

Фитоценозы климатического комплекса северных кедровников отличаются от сообществ типичных кедровников отсутствием ряда неморальных видов (*Quercus mongolica*, *Acer pseudosieboldianum*, *Lathyrus komarovii*, *Vupleurum longiradiatum* и др.) и усилением роли ели аянской и пихты белокорой, а также их бореальных спутников (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Leptorumohra amurensis* и др.). Более существенную роль в сложении растительных сообществ здесь также играют мезофитные и гигромезофитные папоротники (*Athyrium sinense*, *Pseudocystopteris spinulosa*, *Lunathyrium rusnosorum* и др.). В качестве диагностических видов данного климатического комплекса выступают гигромезофиты и мезотрофы (блок 22, табл.2), отражающие местообитания с достаточно богатыми, увлажненными и дренированными почвами в условиях умеренного освещения и относительно прохладного температурного режима.

В этом климатическом комплексе выделены две формации, включающие по одному экологическому комплексу (табл. 4).

Экологический комплекс умереннохолодно-влажноватых лесов объединяет флористически богатые леса с хорошо развитыми древесным, кустарниковым и кустарничково-травяным ярусами, что характеризует их местообитания как достаточно увлажненные, с плодородными почвами. Лесные биогеоценозы данного экологического комплекса распространены на пологих шлейфах и речных террасах, а также крутых и среднекрутых теневых склонах.

Представители травяного покрова характеризуются теневыносливостью и представлены в равной степени как неморальными, так и бореальными видами. Моховой покров развит слабо. В понижениях микрорельефа иногда встречаются пятна из гигромезофитных мхов (*Pleuroziopsis ruthenica* (Weinm.) Kindb. ex Britt., *Climacium japonicum* Lindb. и др.).

Данный экологический комплекс имеет свой блок диагностических видов (группа *Lunathyrium ruscinosorum*), представленный гигромезофитными папоротниками и теневыносливым гигромезофитным разнотравьем (блок 13, табл. 2).

Биогеоценозы данного экологического комплекса различаются по условиям местопроизрастания, экотопическим признакам. Более теплые местообитания со свежими и достаточно богатыми почвами занимают сообщества широколиственно-темнохвойно-кедрового лианово-кустарникового смешаннопапоротникового типа леса. В отличие от других типов леса рассматриваемого экологического комплекса здесь более существенную лесообразующую роль играет кедр корейский. В качестве потенциальных доминантов могут выступать ель аянская, пихта белокорая, липа Таке, клен мелколистный и береза желтая. Под пологом древостоя активно развиваются кустарники и деревянистые лианы. Наибольшего обилия здесь достигают крупные кустарники (*Acer barbinerve* и *Corylus mandschurica*), скелетные оси которых достигают 8-10 м. Сильное затенение почвы под кустарниками и сомкнутым древостоем препятствует активному разрастанию травянистых растений. Наиболее успешно под их пологом развиваются вегетативно-подвижные растения теневого мезофитного мелкотравья (*Maianthemum bifolium*, *Mitella nuda*, *Oxalis acetosella* и др.). В просветах между сомкнутым пологом кустарников разрастаются мезофитные и гигромезофитные папоротники (*Lunathyrium ruscinosorum*, *Dryopteris sichotensis* и др.), осоки и разнотравье (*Carex campylorhina*, *Hylomecon vernalis*, *Cardamine leucantha* и др.).

В пределах данного типа леса выделены два варианта, связанных с различным местоположением их сообществ. Фитоценозы первого варианта – бородчато-кленового разнотравно-осоково-папоротникового широколиственно-темнохвойно-кедрового леса – произрастают на крутых и среднекрутых теневых склонах, в то время как биогеоценозы второго варианта – кленово-лещинного разнотравно-осоково-папоротникового широколиственно-

темнохвойно-кедрового леса – распространены на пологих шлейфах склонов и плоских платообразных участках. Существенных различий в составе и строении их сообществ не отмечено.

По эколого-фитоценотическим особенностям сообщества второго варианта данного типа леса можно рассматривать как высотно замещающий тип кленово-лещинных кедровников с липой и дубом по пологим и покатым склонам гор различной экспозиции (Колесников, 1956; Соловьев, 1958). При этом для рассматриваемого нами варианта характерны более существенная роль бореальных и снижение значения неморальных видов.

Фитоценозы темнохвойно-кедрового с участием клена зеленокорого актинидиево-кустарникового широколиственно-осоково-папоротникового типа леса, развивающиеся на достаточно богатых влажных бурых горно-лесных почвах, иногда лессивированных и оподзоленных с хорошим внутрипочвенным дренажем, отличаются сложными видовым составом и морфоструктурой, отсутствием явно выраженных эдификаторов в древостое и полидоминантным составом нижних ярусов. В составе древостоя обычно преобладают кедр корейский, ель аянская, пихта, клен зеленокорый с примесью липы Таке, березы желтой, ясеня маньчжурского, тополя корейского и др. В хорошо развитом кустарниковом ярусе преобладают лещина маньчжурская, клен бородчатый, чубушник тонколиственный, элеутерококк колючий и др. Среди деревянистых лиан наилучшего развития достигает актинидия коломикта. В травяном покрове обильно представлены мезофитные и гигромезофитные папоротники (*Diplazium sibiricum*, *Pseudocystopteris spinulosa*, *Athyrium sinense* и др.), осоки (*Carex campylorhina*, *C. xiphium* и др.) и широколиственные (*Cacalia auriculata*, *Nylomecon vernalis*, *Cardamine leucantha* и др.).

По эколого-ценотическим особенностям сообщества этого типа леса близки кедровникам с преобладанием в покрове папоротников (Васильев, 1937).

На крутых и среднекрутых теневых склонах в их средних и верхних частях развиваются сообщества темнохвойно-кедрового с участием березы желтой актинидиево-чубушникового селезеночниково-папоротникового типа леса. Почва маломощная, каменистая, влажная, периодически свежая, нейтральная или слабокислая (рН 5,8-6,0), на элювиально-делювиальных отложениях. В древостое кедр обычно разделяет господство с березой желтой и липой Таке. В качестве постоянной примеси присутствуют ель аянская и пихта белокорая. В хорошо развитом подлеске преобладает чубушник тонколиственный, которому сопутствуют элеутерококк колючий, бересклет большекрылый (*Euonymus macroptera*), а из лиан наиболее характерна актинидия коломикта. Травяной покров хорошо развит, многовидовой и состоит из мезофитного и гигромезофитного разнотравья, папоротников и осок. В качестве диагностического

для данного типа леса выступает группа из 4 видов (*Chrysosplenium pilosum*, *C. ramosum*, *Huperzia serrata* и *Carex planiculmis*) (блок 15, табл. 2), отражающих достаточно богатые, хорошо увлажненные и дренированные почвы в условиях недостаточной освещенности.

По составу и строению сообществ данный тип леса близок чубушниково-актинидиевому кедровнику с желтой березой и липой, выделенному Б.П. Колесниковым (1956) в группе свежих кедровников.

Леса формации кедрово-темнохвойных лесов распространены на границе кедровых и темнохвойных (пихтово-еловых) лесов на высоте 700-950 м над ур. м. Для них характерны основные черты горнотаежных темнохвойных лесов: сравнительно простое строение и однородный состав всех ярусов. Подлесок развит значительно слабее по сравнению с лесами формации темнохвойно-кедровых лесов с широколиственными породами. В травяном покрове обычно преобладают вегетативно подвижные мезофитные и гигро-мезофитные папоротники средних размеров (*Leptorumohra amurensis*, *Dryopteris expansa*, *Pseudocystopteris spinulosa* и др.), часто разделяющие господство с осокой мечевидной (*Carex xiphioides*). Древостои, как правило, менее производительны, чем в насаждениях предыдущих формаций. В составе их меньшее участие принимают кедр корейский и широколиственные породы; среди последних присутствуют липа Таке, клены желтый и зеленокорый. В качестве примеси в составе древостоя принимают участие береза желтая и береза шерстистая (*Betula lanata*). Несмотря на низкую численность, деревья кедра корейского в лесах этой формации достигают довольно крупных размеров (до 30 м выс. и 120 см в диаметре). В условиях прохладных местообитаний у особей кедра корейского отмечается медленный, но более продолжительный процесс накопления органической массы и увеличение общей величины продукции по сравнению с таковыми в условиях более благоприятных для развития популяций кедра. Увеличение размеров и биомассы растений разных биоморф при увеличении длительности процесса их роста и продолжительности жизненного цикла отмечал ряд исследователей (Richards, Kovanagh, 1945; Sinnott, 1945; Комарова, 1992б; и др.). В связи с крупными размерами кедра корейский может достигать 6-7 единиц по запасам древесины в древостоях данной формации на отдельных этапах лесообразовательного процесса.

По составу и сложению сообществ леса этой формации близки лесам географической фации южнотаежных ельников, выделенных В.А. Розенбергом (1963), а также влажным кедрово-еловым лесам по верхним склонам гор, отмеченным К.П. Соловьевым (1958, 1969).

Сообщества кедрово-темнохвойного с участием березы шерстистой лианово-вальдштейниевое-деренового типа леса произрастают в средних и верхних частях крутых и среднекрутых слабо и умеренно инсолируемых

склонов на высоте 750-900 м над ур. м. преимущественно в верховьях бассейна р. Извилинка. Почвы маломощные бурые горно-лесные псевдоподзоленные свежие и периодически влажные. В составе древостоя преобладают ель, пихта и кедр. Из лиственных пород встречаются липа Таке, березы желтая и шерстистая, клены желтый и зеленокорый. Подлесок развит слабо, из единичных особей неморальных мезофитных кустарников (*Corylus mandshurica*, *Philadelphus tenuifolius*, *Euonymus pauciflora* и др.) и таежного приземистого кустарника (*Spiraea betulifolia*). В составе травяного покрова принимают участие представители разных экологических групп, среди которых преобладают мезофиты и гигромезофиты, представленные неморальным и бореальным мелкотравьем (*Chamaepericlymenum canadensis*, *Waldsteinia ternata*, *Oxalis acetosella*, *Mitella nuda* и др.). Индикационную роль в биогеоценозах данного типа леса играют 5 видов (*Waldsteinia ternata*, *Chamaepericlymenum canadensis*, *Calamagrostis tatianae**, *Spiraea betulifolia*, *Linnaea borealis*; блок 17, табл. 2), характеризующих мезофитные и мезотрофные почвы в прохладных местообитаниях.

Биогеоценозы кедрово-темнохвойного с участием березы шерстистой лианово-низкотравно-мелкоосоковые леса произрастают на свежих периодически влажных маломощных хорошо дренированных бурых горно-лесных

* *Calamagrostis tatianae* Probat., sp. nov. (Sectio *Calamagrostis*).

Planta 60-80 cm alt., rhizomatosa. Culmi nodis 5, distantibus (nodus superior supra medium culmi dispositus), molles (in herbario compressi), in nodis glabri et leves, sed internodia et sub inflorescentia plus minusve scabri. Vaginac foliorum glabrae et leves, articulationes vaginali-laminae glabrae; ligula foliorum superiorum 4,5 mm lg.; laminac foliorum 4,5-6 mm lt., longae, a culmo distantes, planae, supra glaucescentes, utrinque subleves. Paniculae 10-12 cm lg., densiuscuulae, ramulis tenuiter scabris. Spiculae (2,5) 2,8-3,3 (3,5) mm lg., lanccolatae, breviter acutatae, pallide virscentes. Glumae subacquales, apice subito angustatae, subleves, aculcolis brevibus secus carinam in parte superiore. Lemmata 2,3-2,5 mm lg., arista dorsalis brevis (ca. 0,3 mm lg.), tenuis, erecta (rarius parce recurvata), in 1/3-1/4 parte superiore lemmatis abiens, e spicula non exiens, interdum abortiva; calli pili lemmatis aequales. Paleae lemmatis j breviores. Antherae 1,5-1,8 mm lg.

Typus: Prov. Primorskensis ("Primorskij kraj"), distr. Czugujevskij, systema fluminis Ussuri, vallis fluminis Pravaja Izvilinka (in parte superiore), populctum tremulii calamagrostidosum in loco silvae abictopinctosa cum *Waldsteinia ternata* et *Chamaepericlymenum canadense*, in declivitate arduo australe, copiosissime, 5 IX 1988, T.A. Komarova" (VLA).

Вейник Татьяны.

Растения 60-80 см выс., с более менее длинными корневищами. Стебли с 5 расставленными узлами (верхний узел располагается выше середины стебля), мягкие (в гербарии сплюсцивающиеся), в узлах голые, но междоузлия и стебли под соцветием более менее шероховатые. Влагалища листьев голые и гладкие, влагалищно-пластиночные сочленения голые. Язычок верхнего листа 4,5 мм дл. Пластинки листьев 4,5-6 мм шир., длинные, отстоящие от стебля, плоские, сверху сизоватые, с обеих сторон почти гладкие. Метёлки 10-12 см дл., густоватые, с тонкошероховатыми веточками. Колоски (2,5)2,8-3,3 (3,5) мм дл., ланцетные, короткозаостренные, бледно-зеленоватые. Колосковые чешуи почти равные, короткозаостренные, лишь по килям в верхней части с короткими шипиками. Нижняя цветковая чешуя 2,3-2,5 мм дл., с остью, выходящей из верхней 1/3 (1/4) чешуи, ость очень короткая

почвах верхних частей крутых склонов световых экспозиций. По условиям местопроизрастания близки кедровникам лимонниково-лещинным низкотравно-мелкоосоковым, но развиваются на более высоких высотных уровнях (750-900 м над ур.м.) и могут служить в качестве их высотно замещающего типа. Из-за более прохладных условий местообитания здесь отсутствует ряд неморальных видов (*Acer mono*, *Lathyrus humilis*, *Convallaria keiskei*, *Vupleurum longiradiatum* и др.) и усиливается роль бореальных видов (*Lycopodium annotinum*, *Phegopteris connectilis*, *Leptorumohra amurensis* и др.). В древостое основную средообразующую роль играют ель аянская и пихта белокорая, в меньшей степени – кедр корейский. В качестве сопутствующих пород выступают липа Таке, березы желтая и шерстистая. Кустарниковый ярус довольно разнообразен по составу (*Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve*, *Euonymus pauciflora*, *Philadelphus tenuifolius* и др.), но представлен лишь единичными экземплярами. Травяной покров редкий, преимущественно из мелких осок (*Carex ussuriensis*, *C. reventata*), бореального низкотравья (*Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella* и др.) и невысоких папоротников (*Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis* и др.).

В данном типе леса выделены два варианта, один из которых отражает все основные черты этого типа леса (var. *typicum*), а второй представляет более

(около 0,3 мм дл.), обычно не превышает верхушку своей чешуи и из колоска не выдается, прямая, реже слабоогнутая, иногда явно недоразвитая; волоски каллуса равны по длине цветку. Верхняя цветковая чешуя на 1/4 короче нижней. Пыльники 1,5-1,8 мм дл.

Тип: «Приморский край, Чугуевский район, бассейн р. Усури, долина р. Правая Извилинка (в верхней ее части), осинник всинниковый на месте пихтово-слового леса с *Waldsteinia ternata* и *Chamaericium canadense*, на крутом южном склоне, массово, 05.IX.1988, Т.А. Комарова» (VLA).

Родство. Отличается от *C. amurensis* Probat., с которым сходен габитуально, отсутствием опушения влагалищ листьев и стеблевых узлов; от *C. angustifolia* Kom., за который он принимался ранее, – широкими, плоскими, отгибающимися от стебля листовыми пластинками и более длинными язычками, мягкими стеблями без придаточных корней в нижних узлах, отсутствием вставления в средней части стеблей и условиями обитания (лесной, а не лугово-болотный вид!); от *C. barbata* V. Vassil. наш вид отличается гольми и гладкими узлами стебля и гольми влагалищно-пластиночными сочленениями, более коротким язычком верхнего листа (4,5, а не 5-7 мм дл.) и мелкими колосками; а от всех этих видов – остью, отходящей в верхней 1/3 нижней цветковой чешуи.

Возможно, что *C. tatianae* – результат гибридного «поглощения» в темнохвойных лесах Сихотэ-Алиня сибирского тасжного вида *C. obtusata* Trin., почти полностью исчезнувшего в Дальневосточном регионе. Другим участником этого процесса мог быть *C. barbata* V. Vassil., довольно характерный для лесных формаций Сихотэ-Алиня. К лугово-болотному виду *C. angustifolia* Kom. *C. tatianae* вряд ли имеет близкое отношение.

Позднецветущий вид относительно сухих местообитаний в лесах среднегорного пояса; ценозоообразователь. Возможно является эндемом Сихотэ-Алиня. Пока известен только из «классического местонахождения».

Вид назван именем его коллектора, геоботаника Т.А. Комаровой.

Н.С. Пробагова.

гигрофитный вариант, фитоценозы которого формируются в условиях влажных воздушных масс на восточном макросклоне Арагатского хребта. В составе сообществ здесь большее участие принимают гигромезофитные таежные виды (*Abies nephrolepis*, *Dryopteris expansa*, *Clintonia udensis* и др.). В качестве диагностического вида в этом варианте выступает невысокий кустарник абелия корейская (*Abelia koreana*).

В верхних пологих частях склонов и на плоских водоразделах в пределах высотных отметок от 700 до 950 м над ур. м. широко распространены кедрово-темнохвойные осоково-амурско-щитовниковые леса. Произрастают на влажных горно-таежных иллювиально-гумусовых почвах, для которых характерны глубокая гумусированность всего почвенного профиля, высокая кислотность (рН 4,2-5,2) и насыщенность основаниями. Такие леса в наибольшей степени отвечают природе южно-таежных темнохвойных лесов. В составе древостоев помимо ели и пихты принимают незначительное участие кедр корейский, липа Таке, клены желтый и зеленокорый. Подлесок представлен единичными экземплярами бересклета большекрылого (*Euonymus macroptera*), жимолости Максимовича (*Lonicera maximoviczii*), спиреи березолистной и др. Из деревянистых лиан присутствует только актинидия коломикта. В травяном покрове преобладают мезогигрофитные папоротники (*Leptorumohra amurensis*, *Dryopteris expansa* и др.), разделяющие господство с осокой мечевидной (*Carex xuphium*). Моховой покров редкий, образует небольшие пятна в понижениях микрорельефа из мезогигрофитных зеленых мхов (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и др.).

В пределах этого типа леса также выделены два варианта по признаку различия в условиях почвенного увлажнения. Первый вариант отражает основные черты данного типа леса и является его лектотипом, а второй служит более гигрофитным вариантом типа леса, характерным для широких террас речных долин и горных ключей с более влажными почвами. Это обуславливает примесь к осоково-папоротниковому покрову крупных мезогигрофитных травянистых растений, которые составляют диагностический блок для данного варианта (*Veratrum dolichopetalum*, *Filipendula camtscatica*, *Sacalia hastata*, *Cimicifuga dahurica*; блок 20, табл. 2).

Выделение иерархической системы таксономических единиц с помощью кластерного анализа и экологическая оценка таксонов

Для проверки возможности выделения иерархической системы таксономических единиц и установления их гомогенности был использован кластерный анализ.

Исходную таблицу данных с показателями проективного облия по Раменскому преобразовали в числовую матрицу с 165 столбцами (описаниями) и 150 строками (видами). Поскольку, согласно принципу Р. Туомикоски (Tuomikoski, 1942) и Д. Гудола (Goodall, 1953; цит. по Василевичу, 1969), объекты внутри группы положительно коррелируют друг с другом и отрицательно – с объектами других групп. Расстояние между любыми двумя точками-описаниями K_m и K_l в 150-мерном пространстве определялось по формуле: $d(K_m, K_l) = 1 - r_{ml}$, где r_{ml} – коэффициент корреляции Пирсона (Василевич, 1969). Использовалась агломеративная иерархическая процедура “дальний сосед” (Елисева, Рукавишников, 1977), при которой расстояние между кластерами определяется наибольшим расстоянием между парами точек, принадлежащих разным кластерам.

Иерархическая система таксономических единиц, установленная с помощью блоков дифференцирующих видов, фактически совпала с результатами выделения иерархических групп однородных описаний посредством кластерного анализа.

Как видно из дендрограммы (рис. 4) сопряженных связей между 165 описаниями растительных сообществ, вся выборка описаний, соответствующая рангу класса формаций *Pinetosa koraiensis*, четко распалась на две группы, сообразные уровню климатических комплексов – типичных и северных кедровников. В пределах климатических комплексов четко разграничились 4 группы (A-D), соответствующие рангу экологических комплексов.

Более мелкие группы взаимосвязанных описаний растительных сообществ, сопряженные с уровнем типа леса, также относительно четко распределились внутри экологических комплексов. Вместе с тем описания сообществ кедровника редкопокровного с розой уссурийской обнаружили наиболее тесную связь с описаниями фитоценозов дубово-кедрового лещинно-рододендронового мелкоосокового типа леса, относящегося к экологическому комплексу тепло-сухих дубово-кедровых лесов на бедных почвах, а не к типам экологического комплекса умереннотепло-свежих широколиственно-кедровых лесов, куда мы его отнесли на основании блоков индикаторных видов. Отсутствие же основных диагностических видов (*Rhododendron mucronulatum* и *Carex vanheurckii*) в сообществах кедровника редкопокровного с розой уссурийской не позволяет отнести этот тип леса в климатический комплекс тепло-сухих дубово-кедровых лесов.

Наименьшая степень определенности в разграничении типологических единиц характерна для уровня вариантов. На низкую степень дискретности фитоценозов в таксонах низшего ранга указывал ряд исследователей (Александрова, 1969; Апаля-Шидлене, 1977; и др.), связывая это с низкой дискретностью экологических условий на этом иерархическом уровне. В кластерной

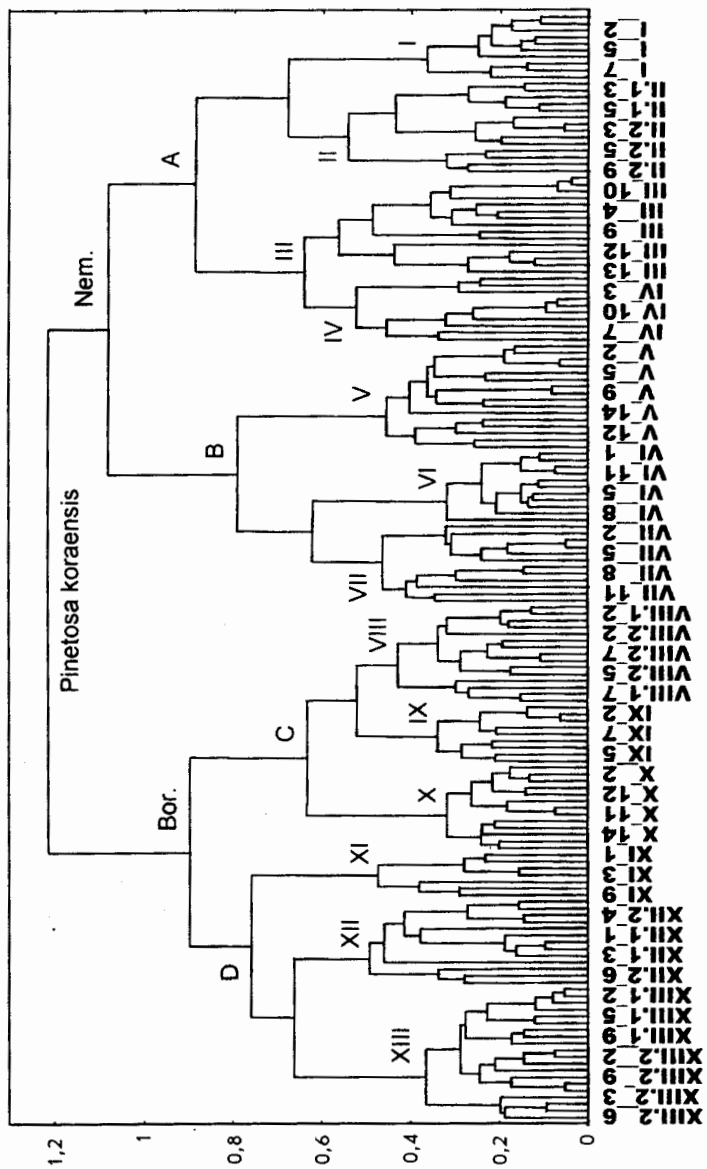


Рис. 4. Дендрограмма сопряженности по Пирсону между 165 описаниями сообществ с участием коэдра корейского в лесах среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня

диаграмме (рис. 4) также четко прослеживается отмеченная авторами закономерность: чем крупнее таксоны растительности, тем более высокую дискретность они проявляют. Следует отметить, что довольно высокая степень дискретности отдельных типов леса была достигнута в результате отбраковки геоботанических описаний переходного характера, “разомкнувших” континуум, который четко наблюдается в растительном покрове дальневосточных лесов. При использовании всего исходного материала такой дискретности в нижних таксономических единицах мы бы не получили.

О степени дискретности отдельных таксономических единиц можно получить представление по пределам распространения их в координатах основных прямодействующих экологических факторов (рис. 5, 6, 7). О взаиморасположении вариантов, типов леса и экологических комплексов в пространстве экологических факторов увлажнения и активного богатства почв можно судить по их экоареалам (рис. 5). Все 4 выделенные нами экологических комплекса (А-Д) четко отграничились. В наибольшей степени выделился экологический комплекс тепло-сухих дубово-кедровых лесов на бедных почвах, экологический ареал которого не выходит далеко за пределы ксеромезофитных и олигомезотрофных местообитаний. Среди типов этого экологического комплекса местообитания с самыми бедными почвами занимают биогеоценозы дубово-кедрового рододендроново-брусничного типа леса. С наиболее благоприятными местообитаниями по режимам увлажнения и почвенного богатства связаны типы леса экологических комплексов умереннотепло-свежих широколиственно-кедровых и прохладно-влажноватых темнохвойно-кедровых лесов с широколиственными породами. Центральное же место в этом экологическом оптимуме занимает широколиственно-кедровый с липой амурской лианово-кустарниковый осоково-хлорантовый тип леса. Промежуточное место в плоскости двух рассматриваемых факторов принадлежит биогеоценозам экологического комплекса холодно-влажных кедрово-темнохвойных лесов с березой шерстистой.

Экологические ареалы рассматриваемых таксонов в плоскости факторов увлажнения, температурного режима (рис. 6), активного богатства почв и температурного режима (рис. 7) дают достаточно четкое представление о расположении их по градиентам этих факторов. Как и на рис. 5, здесь четко отграничились тепло-сухие дубово-кедровые леса, занимающие самые сухие и теплые местообитания с наиболее бедными почвами. Крайние условия по всем рассматриваемым факторам характеризуют местообитания биогеоценозов марьянниково-мелкоосокового варианта дубово-кедрового леспедцево-рододендроново-мелкоосокового типа леса. К самым прохладным и влажным эотопам приурочены сообщества экологического комплекса холодновлажных кедрово-темнохвойных лесов с березой шерстистой, а в их пределах крайним

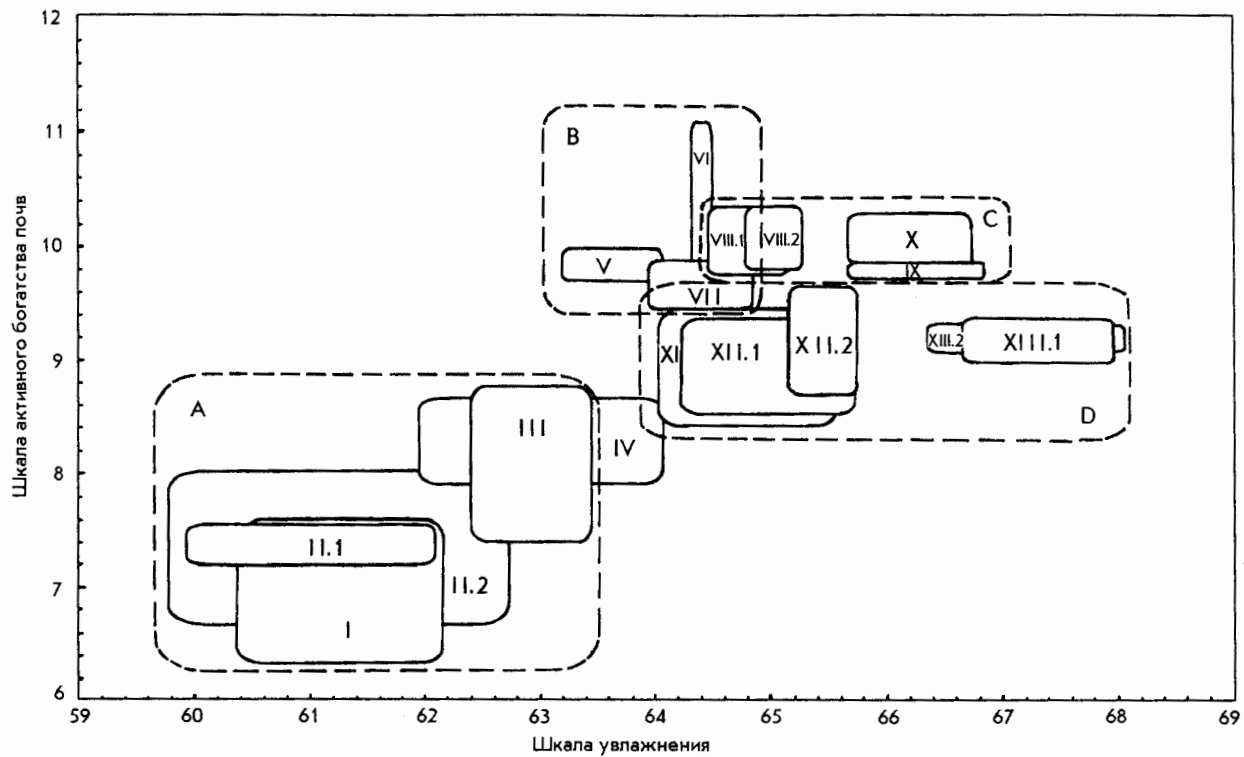


Рис. 5. Экоарсалы таксонов по градусам активного богатства почв и увлажнения

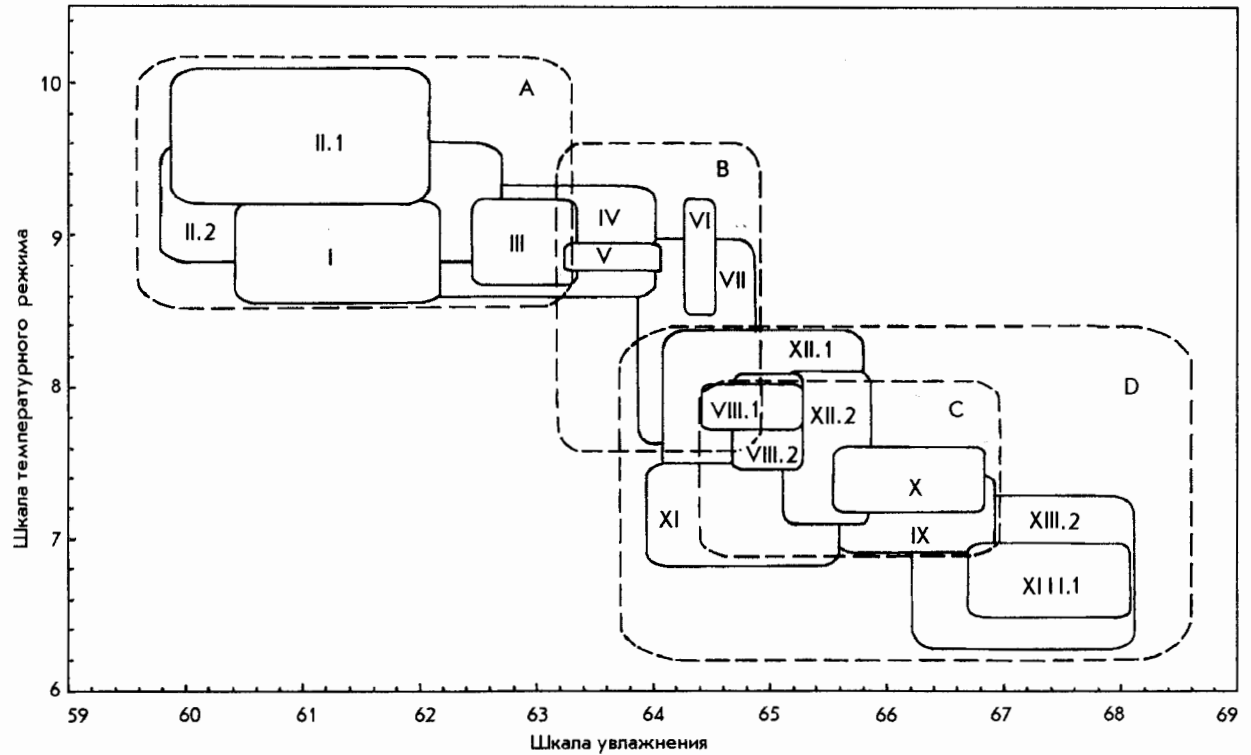


Рис. 6. Экоарсалы таксонов по градиснтам температурного режима и увлажнения

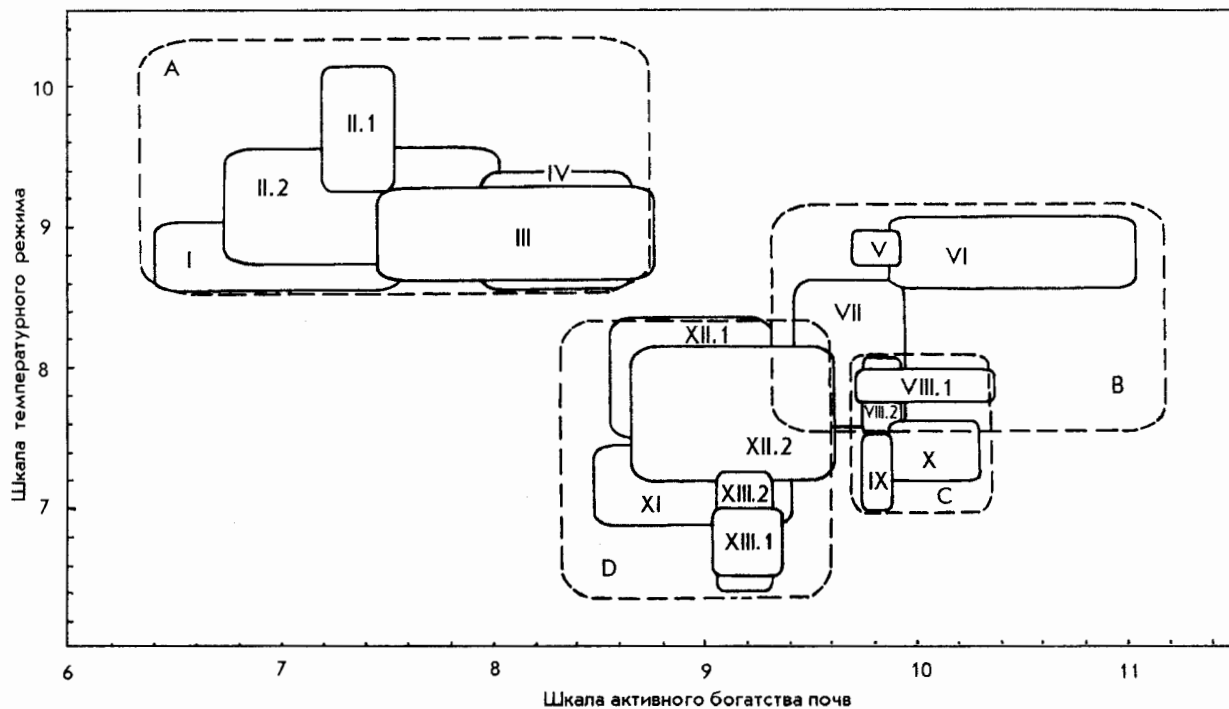


Рис. 7. Экоарсалы таксонов по градиентам температурного режима и активного богатства почв

условиям отвечают сообщества осоково-амурско-щитовникового типа леса. Как видно на рис. 6, экоареал экологического комплекса прохладно-влажноватых темнохвойно-кедровых лесов с широколиственными породами полностью включается в экологический ареал холодновлажных кедрово-темнохвойных лесов с березой шерстистой.

В достаточно теплых местообитаниях с наиболее богатыми почвами произрастают широколиственно-кедровые с липой амурской лианово-кустарниковые осоково-хлорантовые леса (рис. 7). С условиями достаточно богатых и увлажненных почв, но с менее благоприятным температурным режимом связаны биогеоценозы экологического комплекса прохладно-влажноватых темнохвойно-кедровых лесов с широколиственными породами.

Таким образом, пространственная координация таксонов разного ранга по градиентам основных прямодействующих факторов среды дает наглядное представление об их лесорастительных условиях. Совместное использование методов эколого-флористической классификации Браун-Бланке, основанных на выделении безранговых единиц по группам диагностических (дифференциальных) видов, и экологических шкал Раменского по основным экологическим факторам повышает не только эффективность и надежность выделения и распознавания экологически однородных таксонов, но и позволяет получить наглядное представление о положении их в координатах основных прямодействующих факторов.

Литература

- Александрова В.Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Апаля-Шидлене Дз.* Об индикаторных биоэкогруппах // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971. С. 37-43.
- Апаля-Шидлене Дз.* Состояние и перспективы классификации фитоценозов на основе биогрупп // Пятос Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Новосибирск: СО АН СССР, 1977. С. 85-87.
- Богачев В.К., Соболев Л.Н.* Об изучении динамики растительности в связи с гидростроительством // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1278-1282.
- Буторина Т.Н.* Типы лесов среднего и нижнего поясов гор Восточного Саяна // Тр. Том. ун-та. 1957. Вып. 141. С. 140-148.
- Буторина Т.Н.* Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 30-51.
- Буш К.К.* Актуальные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 20-24.
- Вайчис М., Лабанаускас Б.* Классификация условий местообитания лесов Литовской ССР. Каунас: Изд-во Литов. НИИХИЛХ, 1972. 55 с.
- Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.

- Васильев В.Н.* Растительный покров Малого Хингана // Тр. ДВ фил. АН СССР. Спр. ботан. 1937. Т. 2. С. 103-272.
- Васильев Я.Я.* Объем понятия "тип леса" и схема классификации типов леса // Сов. ботаника. 1935. № 1. С. 36-63.
- Васильев Я.Я.* Лесные ассоциации Супутинского заповедника Горнотажной станции // Тр. Горнотаж. станции АН СССР. 1938. Т. 2. С. 5-136.
- Викторов С.В., Востокова В.А., Вышивкин Д.Д.* Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во МГУ, 1962. 227 с.
- Воробьев Д.В., Остапенко Б.Ф.* Классификационная система лесоводственно-экологической типологии // Тр. ХСХИ. 1976. Т. 225. С. 6-14.
- Высоцкий Г.Н.* Лес сушит равнины и увлажняет горы // На лесокультурном фронте. 1932. № 2. С. 23-24.
- Гельтман В.С.* Категория ассоциаций типов леса // Фитоценологические исследования в Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1971. С. 77-91.
- Гельтман В.С., Дыренков С.А., Каразия С.П.* О создании общей системы лесорастительного районирования и классификации типов леса в СССР // Лесоведение. 1984. № 2. С. 28-35.
- Гулиашвили В.З.* Развитие лесоводственной науки в Грузии // Лесоведение. 1970. № 2. С. 15-17.
- Дидух Я.П., Полюта П.Г.* Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере увлажнения почв) // Экология. 1993. № 5. С. 32-40.
- Дидух Я.П., Полюта П.Г.* Сравнительная характеристика фитоиндикационных экологических шкал (на примере шкал терморжима и эдафических) // Экология. 1994. № 2. С. 34-43.
- Долуханов А.Г.* Вопросы типологии горных лесов в связи с природной относительной непрерывностью их растительного покрова // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970. С. 24-33.
- Долуханов А.Г.* О некоторых дискуссионных вопросах лесной типологии и особенностях типологического изучения горных лесов // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука, 1985. С. 113-119.
- Дылис Н.В., Виннер П.Б.* Леса западного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 335 с.
- Дыренков С.А.* Практические рекомендации по лесорастительному районированию с применением математических методов. Л.: Изд-во ЛенНИИЛХ, 1974. 70 с.
- Дыренков С.А., Федорчук В.Н., Чертов О.Г.* Некоторые актуальные вопросы методики лесотипологических исследований // 2-е Всесоюз. совещ. по лесной типологии: Тез. докл. Красноярск, 1973. С. 150-153.
- Елизеева И.И., Рукавишников В.О.* Группировка, корреляция, распознавание образов. М.: Статистика, 1977. 144 с.
- Жильцов А.С.* Климатические особенности территории Верхнеуссурийского стационара // Биоценологические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 30-38.
- Золотарев С.А.* О биоэкологических свойствах ели аянской // Сб. работ ДАЛЬНИИЛХ. 1950. Вып. 2. С. 29-47.
- Ивашкевич Б.А.* Типы лесов Приморья и их экономическое значение // Производительные силы Дальнего Востока. Хабаровск; Владивосток: Кн. дело, 1927. С. 3-20.
- Ивашкевич Б.А.* Дальневосточные леса и их промышленная будущность. Москва; Хабаровск: ОГИЗ: Дальгиз, 1933. 169 с.
- Ильина Т.М.* Особенности круговорота зольных элементов в некоторых типах лесных биоценозов Верхнеуссурийского стационара // Биогеоценологические исследования в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 46-51.
- Кабанов Н.Е.* Лесная растительность советского Сахалина. Владивосток, 1940. 211 с.

Казанская Н.С., Каламकारова О.А. Опыт изучения изменения лесов под влиянием рекреационного использования (на примере Учинского лесопарка) // Географические проблемы организации отдыха и туризма. М., 1969.

Казанская Н.С., Утехин В.Д. Опыт применения экологических шкал Л.Г. Раменского при количественном изучении динамики растительности // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 8. С. 1135-1140.

Карамышева З.В. Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланк // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 8. С. 1132-1145.

Колесников Б.П. Растительность восточных склонов Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. М.: Наука, 1938. Вып. 1. С. 25-207.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с.

Колесников Б.П. Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 206-250.

Комаров В.Л. Избранные сочинения. Т. 1-12. М.; Л., 1945-1958.

Комарова Т.А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992а. 224 с.

Комарова Т.А. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВО АН СССР, 1992б. 182 с.

Корчагин А.А. Использование растительных сообществ как индикаторов среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971. С. 7-15.

Костенкова А.Ф. Роль опада хвойно-широколиственных лесов Приморья в биологическом круговороте // Вопросы генезиса, плодородия и охраны почв Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 100-124.

Костенкова А.Ф. Зольный состав растений кедрово-широколиственных лесов и биологический круговорот веществ // Структура и продуктивность лесных биоценозов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 71-80.

Крылов А.Г. Ценотический анализ флоры кедровых лесов Алтая // Типы лесов Сибири. Красноярск: СО АН СССР, 1969. С. 3-24.

Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.

Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.

Лавриненко Д.Д. Основы лесной экологии. Киев: Изд-во Укр. СХА, 1978. 35 с.

Лукичева А.Н., Сабуров Д.Н. Методы обработки геоботанических описаний для выделения растительных ассоциаций с учетом структуры ландшафта // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 52-79.

Манько Ю.И. О сезонной меззлоте почв в лесах из ели аянской // Биогеоценологические исследования в лесах южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 52-58.

Манько Ю.И. Классификация лесов в зависимости от их происхождения и влияния экзогенных факторов // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 3-19.

Манько Ю.И. Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.

Махатадзе Л.Б. Некоторые теоретические установки в лесной типологии в связи с использованием ее в лесном хозяйстве // Сообщ. АН ГССР. 1961. Т. 27, № 2. С. 187-193.

Махатадзе Л.Б. Темнохвойные леса Кавказа. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 159 с.

Махатадзе Л.Б., Урушадзе Т.Ф. Типологическая классификация лесов Кавказа как основа ведения лесного хозяйства // Лесоведение. 1977. № 2. С. 3-12.

Миркин Б.М. Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 6. С. 767-778.

Нешатаев В.Ю. Проект Всесоюзного кодекса фитоценологической номенклатуры. Л.: АН СССР, 1989. 22 с.

- Орлов А.Я. О понимании объема типа леса // Лесоведение. 1984. № 2. С. 10-19.
- Погребняк П.С. Лесорастительные условия Подолии // Тр. Укр. НИИ агролесомелиорации и лесн. хоз-ва. 1931. Вып. 10. С. 5-20.
- Погребняк П.С. Общее лесоводство. 2-е изд. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Почвообразование и особенности биологического круговорота веществ в горных лесах Южного Сихотэ-Алиня (на примере Верхнеуссурийского стационара / Под ред. А.П.Сапожникова. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1993. 269 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. 402 с.
- Работнов Т.А. К методике составления экологических шкал // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 4. С. 518-527.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Работнов Т.А. Актуальные вопросы экологии растений // Ботаника. М.: ВИНТИ, 1979. С. 5-70. (Итоги науки и техники. Т. 3).
- Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с.
- Раменский Л.Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб., 1910. Вып. 7. С. 389-390.
- Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение: На основании геоботанических исследований в Воронежской губ. // Вестн. опытного дела. Воронеж, 1924. Январь-декабрь. С. 37-73.
- Раменский Л.Г. Инвентаризация естественных сенокосов и пастбищ СССР и методические основы природно-производственной типологии земель // Тр. ВАСХНИЛ. 1937. Т. 31, № 2. С. 11-36.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Раменский Л.Г. Классификация земель по их растительному покрову // Пробл. ботаники. 1950. Вып. 1. С. 484-512.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
- Розенберг В.А. К характеристике пихтово-слоевых лесов Приморья и нижнего Приамурья // Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1963. С. 39-49.
- Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 5. С. 646-655.
- Самойлов Ю.И. Экологические шкалы Л.Г. Раменского и аспекты их применения // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 137-147.
- Санникова Т.И., Падеревская М.И., Кузнецова Е.А. и др. Применение экологических шкал Всесоюзного института кормов в Курской области // Вопросы ботаники (Труды Курского пед. ин-та). Курск, 1972. Вып. 10 (89). С. 186-188.
- Сапожников А.П. Характеристика органического вещества лесных подстилок широколиственных лесов Приморья // Генезис бурых лесных почв. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 138-146.
- Сапожников А.П. Зольный состав хвои и листьев в широколиственных лесах Южного Приморья // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. 1973. Т. 16. С. 129-133.
- Селедец В.П. Применение экологических шкал при изучении антропогенной динамики растительности пригородных зон на Дальнем Востоке // Тез. докл., представленных на XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975. Т. 2. С. 553.
- Селедец В.П. Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. Вып. 24. С. 62-78.
- Смагин В.Н. Леса бассейна р. Усури. М.: Наука, 1965. 271 с.

Соболев Л.Н. Выделение элементарных типологических единиц растительного покрова с использованием методики Л.Г. Рамсена // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 105-110.

Соловьев К.П. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Благовещенск: Хабар. кн. изд-во, 1958. 367 с.

Соловьев К.П. Кедрово-широколиственные леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесн. пром-сть, 1969. С. 41-88.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л. – СПб.: Наука. 1985-1996. Т. 1-8.

Сочава В.Б. Структурно-динамическое ландшафтоведение и географические проблемы будущего // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1967. Вып. 16. С. 18-31.

Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л.: Сельколхозиздат, 1931. 328 с.

Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.

Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 11-104.

Сукачев В.Н. Основные современные проблемы биогеоценологии // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 3. С. 249-261.

Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

Сукачев В.Н., Зонн С.В., Мотовилов Г.П. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 115 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 325 с.

Федорчук В.Н. К методике выделения лесотипологических единиц с учетом возрастной и восстановительной динамики лесов // Лесоведение. 1976а. № 2. С. 72-79.

Федорчук В.Н. Совместное использование методов Браун-Бланке и Рамсена для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Ботан. журн. 1976б. Т. 61, № 6. С. 859-868.

Федорчук В.Н., Дыренков С.А., Чертов О.Г., Мельничкая Г.Б., Рябинин Б.Н. Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка // Экология. 1974. № 6. С. 49-56.

Федорчук В.Н., Дыренков С.А. Выделение и распознавание типов леса. Методические указания. Л.: ЛенНИИЛХ, 1975. 56 с.

Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 225 с.

Цаценкин И.А. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1970. 250 с.

Цаценкин И.А., Касач А.Е. Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову. Душанбе: Дониш, 1970. 94 с.

Цаценкин И.А., Дмитриева С.И., Беляева Н.В., Савченко И.В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1974. 246 с.

Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1978. 301 с.

Цыганов Д.Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1976. 59 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

Шейнгауз А.С., Сапожников А.П., Гавренков Г.И. Взаимосвязь почвы и лесной растительности на Верхнеуссурийском стационаре // Структура и продуктивность лесных биогеоценозов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 56-70.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 446 с.

Юркевич И.Д., Гельтман В.С. Соотношение понятий лесная ассоциация и тип леса (в связи с исследованием типов леса) // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 1. С. 34-41.

Aichinger E. Soziationen, assoziationen und Waldentwicklungstypen // Klagenfurt. 1954. H. 1. S. 21-68.

Aichinger E. Pflanzensoziologie und ihre Auswertung in der Forstwirtschaft der Ostalpen // Carinthia II. 1973. Bd 163/83. S. 43-80.

Ambros Z. Bioindikace abiotického prostredí lesnich ekosystemu // Acta Univ. Agricult. (Brno), Ser. C. 1988. Vol. 54, N 3-4. S. 367-392.

Ellenberg H. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Landwirtsch. Pflanzensoziol. 1. Stuttgart; Ulmer, 1950. 141 s.

Ellenberg H. Weiden und Weiden und ihre standortliche Bewertung // Landwirtsch. Pflanzensoziol. 1952. Bd 2. S. 143.

Ellenberg H. Aufgaben und Methoden der vegetationskunde // Einführung in die Phytologie. Stuttgart, 1956. Bd 4, H. 1. S. 3-136.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobot. 1979. Bd 9. S. 1-122.

Jurko A. Multilaterale Differenziation als gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Praha: Preslia, 1973. Bd 45, N 1. S. 41-69.

Landoldt E. Ökologische Zeigerwertung zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des geobot. Inst. der ETH. Zurich: Rubel, 1977. H. 64. S. 1-208.

Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. N.Y.: Wiley, 1974. 567 p.

Olsen C. Studies on the hydrogen ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially // Labor. Carlsberg, 1923. N 15.

Richards O.W., Kavanagh A.J. The analysis of growing form // Essays on growth and form. Oxford: Clarendon Press, 1945. P. 227-229.

Sinnot E.W. The relation of growth to size in cucurbit fruits // Amer. J. Bot. 1945. Vol. 42. P. 439-446.

Tuomikoski R. Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinland. 1. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik // Ann. Bot. Vanamo. 1942. H. 17. S. 3-200.

Whittaker R.H. Climax concepts and recognition // Vegetation Dynamics. Wash.: Junk, the Hague, 1974. P. 137-154.

Whittaker R.H. Communities and Ecosystems. N.Y., 1975. 531 p.