

КЛАССИФИКАЦИЯ И ОРДИНАЦИЯ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Е.В. Жабько

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Уссурийский государственный заповедник им. В.Л. Комарова – один из старейших заповедников России, где сохранились уникальные сообщества почти всех лесных формаций уссурийской тайги с преобладанием девственных лесов, развивающихся по естественным законам.

При исследовании лесной растительности обычно используют два подхода. Первый основан на предположении, что растительность состоит из обособленных (дискретных) сообществ. Второй же подразумевает непрерывность (континуальность) растительного покрова.

Между концепциями абсолютной континуальности растительного покрова (школы Раменского, Кэртиса, Гудолла, Уиткера) и его дискретности и жесткой детерминированности (школа Клементса, Браун-Бланке, Добенмайера, Разумовского и др.) лежит поле деятельности многих отечественных и зарубежных фитоценологов, чье кредо в отношении проблемы сформулировано Э.Р. Пианкой (1981): «Сообщества редко бывают дискретными образованиями и обычно они переходят друг в друга как в пространстве, так и во времени» (с. 71–72).

Согласно современным представлениям (Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 1998; Ипатов, Кирикова, 1999; Оценка и сохранение биоразнообразия..., 2000), растительный покров рассматривается как явление одновременно континуальное и дискретное.

Понимание растительного покрова как континуального образования не отрицает дискретности единиц и повторяемости определенных растительных мозаик разной природы и различного

размера. При этом фрагменты различной размерности включены друг в друга, образуя иерархическую структуру растительного покрова. Иерархическая структура растительности в значительной степени обусловлена пространственным распределением и масштабом градиентов основных экологических факторов. Тесная связь между явлениями континуальности и иерархичности растительного покрова наиболее четко выражена в теоретических основах современной концепции иерархического континуума (Миркин, Наумова, 1998).

Процедура классификации к континуальному явлению, каким является растительный покров, на топологическом и географическом уровнях его организации не применима. Континуум можно анализировать только методами ординации. Классификация же растительности основана на дискретности растительного покрова и отражает его разнообразие. Так как растительный покров следует рассматривать как единство непрерывности и прерывистости, то, очевидно, более правильным будет совмещение принципов ординации и классификации. Не вызывает сомнения взаимодополняемость этих подходов в изучении растительности, возможность сочетания методов построения иерархической классификации и в то же время оценки взаиморасположения выделяемых ею таксонов в системе координат физического или химического градиентов среды (Утехин и др., 1990).

Ординация в качестве аппарата, способного извлечь значительную информацию об экологии видов и сообщества, может облегчить процесс классификации: ординационные схемы при необходимости могут быть преобразованы в классификационные (Миркин, Розенберг, 1989). Однако ординация не может заменить классификацию растительности, так как результаты ее не позволяют осуществить различные формы инвентаризации растительности.

Многие экологи видят слабое место метода экологической ординации в том, что при выделении трофотопов – групп богатства почвы – создатели эдафических сеток, как правило, не знают, какие конкретно элементы и комплексы их определяют (Рысин, 1982). Поэтому при характеристике местообитаний предполагается больше внимания уделять данным физико-химических исследований элементов среды, полученным традиционными методами соответствующих научных дисциплин, чем их фитоиндикационной оценке. При этом не учитывается, что растительность может реагировать на самые незначительные и вместе с тем неожидан-

ные для исследователя изменения условий среды, которые бывает сложно обнаружить каким-либо физическим методом. На ряд преимуществ экологической ординации указывал Д.Н. Цыганов (1976, с. 12): « Дело еще в отсутствии у нас четких представлений об истинном значении тех или иных физических или химических характеристик почвенной среды, по крайней мере, для подавляющего большинства видов любой флоры. К тому же истинная характеристика любого почвенного режима в физико-химическом выражении, будь то водный или трофический режим в целом или в совокупности их частных подразделений, как известно, величина в гораздо большей степени динамическая, чем статическая. Любые анализы почв на влажность или на содержание каких-либо элементов или соединений, взятые с одного и того же места в разное время, будут в той или иной степени отличаться друг от друга. Любые физические и химические показатели имеют свою динамику: суточную, сезонную и многогодичную. Растения дают нам обобщенные и усредненные характеристики экологических режимов, так как любое сообщество, или популяция, обладают значительной инерцией в смысле реакции на изменение тех или иных параметров среды, т. е. отзываются на продолжительные, обобщенные, усредненные и направленные изменения режима, а не на его кратковременные более или менее продолжительные пульсации».

В связи с прикладной значимостью ординации растительности и возможностью реального применения в ней количественных методов эти исследования получили сравнительно широкое распространение в геоботанических исследованиях (Самойлов, 1986). В связи с этим можно отметить лесотипологические схемы Е.В. Алексеева (1928), П.С. Погребняка (1968), эдафо-фитоценотические ряды лесов В.Н. Сукачева (1926), эколого-фитоценотические ряды тундр (Александрова, 1956), лугов (Цинзелинг, 1932; Шенников, 1941, 1964) и субтропической и тропической растительности (Воронов, 1969), схемы ординации растительности гор Северной (Утеккер, 1980) и Южной Америки (Holdring, 1971), координационной дифференциации биомов А. Хамонда (Hammond, 1972), климаареалы растительности европейской части СССР и Кавказа О.С. Гребенщикова (1974, 1986), лесов и гор Южной Сибири Д.И. Назимовой (1975). Один из первых опытов ординации изучаемых фитоценозов в двумерной системе координат был осуществлен Л.Г. Раменским (1925, 1938).

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

ОД	ПО		ЧП, %	ОП
	Буквенные обозначения	Числовые обозначения, %		
Сор ₃ , сор ₂	m	Более 8	Более 26	4-5
Сор ₁ , sp	c	2,5-8	7-26	2-3
Sp, sol	n	0,2-2,5	2-6	1-2
sol	p	0,1-0,2	0,1-1	1
un	s	Менее 0,1	Менее 0,1	+

Примечание. 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%.

Инвентаризацией растительности в Уссурийском заповеднике занимались многие ученые (Я.Я. Васильев, Г.Э. Куренцова, Н.Г. Васильев, О.Д. Форш, А.И. Кудинов). Существует много подходов к ее классификации (Васильев, 1938; Куренцова, 1939; Кудинов, 1994, 2000, 2004), но в большинстве из них для выделения основных классификационных единиц используются только древесные виды и не учитываются подчиненные ярусы.

Нами предпринята попытка разработать классификационную схему лесов заповедника с использованием индикационных методов, основанных на интерпретации экологических режимов среды как по характеру местоположения, так и по признакам растительного покрова, а также провести ординацию лесных сообществ по основным прямодействующим факторам. В вопросах ординации и классификации растительности на высокую результативность использования экологических шкал указывали многие авторы (Соколов, 1971; Работнов, 1979).

В основу классификационной схемы лесной растительности Уссурийского заповедника был положен комбинированный метод, разработанный для лесов среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня Т.А. Комаровой и связанный с использованием основных положений географо-генетической классификации Б.П. Колесникова, некоторых приемов эколого-флористической классификации Браун-Бланке, а также метода экологических шкал Л.Г. Раменского (Комарова, Ащепкова, 2000).

В качестве основного материала служили геоботанические описания, проведенные в вегетационные сезоны 1997-2003 гг., а также неопубликованные материалы, собранные сотрудниками лаборатории лесоведения и материалы Г.Э. Куренцовой.

Для выделения типов леса был проведен сравнительный анализ выборки из 300 геоботанических описаний, сделанных в разных лесных формациях и охватывающих все основные лесорастительные условия изучаемой территории. Степень участия видов в фитоценозах оценивалась по различным показателям, в том числе общепринятым в геоботанике: обилию по Друде, частному проективному покрытию для каждого вида, а также проективному обилию по Л.Г. Раменскому (1937) и обилию-покрытию, используемому в методике эколого-флористической классификации Й. Браун-Бланке; соотношение этих показателей приводится в табл. 1.

При выделении типов леса проводилась сортировка описаний в несколько этапов.

1. Предварительная группировка осуществлена по основным параметрам условий местоположения (экспозиция и крутизна склонов, высота над ур. м., протяженность и открытость склонов) и признакам растительного покрова (видовому составу, структуре, бонитету насаждений, ярусному сложению, особенностям естественного возобновления древесных растений).

2. Экологическая оценка выполнена по разработанным нами региональным экологическим шкалам, составленным для территории Уссурийского заповедника по методу Л.Г. Раменского (Тимошенкова, Комарова, 2001; Комарова и др., 2003).

3. С целью 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 по методу Браун-Бланке, приводящему к выделению групп сопряженных дифференциальных видов, а затем и безранговых единиц растительности (фитоценозов). Выделенные экологически однородные группы описаний сообществ были упорядочены для каждого экологического фактора - температурного режима, увлажнения и активного богатства почв.

С помощью этой табличной сортировки было выделено 28 блоков сопряженных дифференциальных видов и 19 фитоценозов, имеющих сходный набор диагностических видов. Общее представление о выделенных блоках диагностических видов мож-

но получить из таблицы постоянства (табл. 2), построенной на основе дифференцирующей таблицы. Для этого устанавливались процентные соотношения описаний, в которых присутствовал тот или иной вид, во множестве всех описаний в выделенных фитоценозах. Полученные значения 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 показателей количественного участия видов растений с высоким постоянством в этой таблице приведены величины их обилия-покрытия по системе Браун-Бланке.

В данной таблице постоянства каждый блок сопряженных дифференциальных видов характеризует определенный диапазон экологических условий среды. Так, 1-й блок, включающий только 1 вид *Juniperus rigida*, и виды 2–3-го блока отражают самые бедные, сухие, теплые и хорошо освещенные местообитания в лесах Уссурийского заповедника. Представители этих блоков могут служить диагностическими видами довольно редко встречающихся в Уссурийском заповеднике дубовых и дубово-кедровых рододендроновых лесов, которые произрастают на скалистых гребнях и крутых выпуклых склонах с маломощными щелочными, иногда скелетными почвами.

В противоположность этому блоку дифференциальные виды 27-го блока индицируют слабо дренированные местообитания с проточным увлажнением и избытком влаги в почве, которые создаются в притеррасных участках речных долин. Представители этого блока выступают в качестве диагностических видов кедрово-рябинникового папоротниково-разнотравного с ясенем маньчжурским типа леса. На вогнутых участках речных террас в условиях избыточного увлажнения наиболее характерны сопряженные дифференциальные виды 28-го блока, который замыкает ряд увлажнения в Уссурийском заповеднике. Представители этого блока выступают в качестве диагностических видов заболоченного ильмово-ясеневых ольхово-рябинниково-таволгового крупноосокового типа леса, распространенного в широкой долине р. Комаровка. 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 со сходной экологией. Экологическая однородность и своеобразие

Постоянство диагностических видов в сообществах разных фитоценозов Уссурийского заповедника

Диагностические виды	Фитоценозы																			
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	
<i>Juniperus rigida</i>	V 1-4	V -1	+																	
<i>Pinus densiflora</i>		V 1-3	V 2-5																	
<i>Melampyrum setaceum</i>		V	IV																	
<i>Woodsia ilvensis</i>		IV	V																	
<i>Silene foliosa</i>			V																	
<i>Potentilla rugulosa</i>			V																	
<i>Galium platygallum</i>		+	IV																	
<i>Rhododendron mucronulatum</i>		V 2-3	V 1-3	V 2-4																
<i>Rosa gracilipes</i>				IV 2																
<i>Phlojodicarpus komarovii</i>	+	+		III																
<i>Girardinia septentrionalis</i>				IV 2-3																
<i>Corylus heterophylla</i>				IV 2																
<i>Calamagrostis brachytricha</i>				V 2																
<i>Iris uniflora</i>		V	IV	V 2-3	V 1-3															
<i>Carex nanella</i>		V 2-3	V 2	V 2-5	V 2-4															
<i>Potentilla fragarioides</i>	+	+		III	V 2-4															
<i>Moehringia lateriflora</i>				IV 2	V 2-3															

Диагностические виды	Фитоценоны																		
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX
<i>Lespedeza bicolor</i>		V 1-2	V 1-2		V 1-2	V 1-2													
<i>Poa skvortzovii</i>		+			V 1-2	IV 1-2													
<i>Vincetoxicum acuminatum</i>				+	V 1-4	V 1-2													
<i>Fragaria orientalis</i>	+	+		V 2-3	V 2-3	IV 2-3	IV 1-3												
<i>Carex pseudosabynensis</i>				V 2-4	V 1-5	V 2-3	V 3-5	+											
<i>Maackia amurensis</i>				V 1-2	V 1-2	V 1-2	V 1-2	+			II								
<i>Campanula punctata</i>				IV 1-2	V 1-2	IV 1-2	IV 1-2												
<i>Artemisia keiskeana</i>		V	III		V 1-4	II	III	+											
<i>Viola orientalis</i>		+			V 2-3	I	III	+											
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	+	+			V 1-2	II	IV 1-3	+		+									
<i>Cypripedium calceolus</i>					III	II	III												
<i>Doellingeria scabra</i>		+			V 1-2	IV	IV 1-4								I	+			
<i>Rubus crataegifolius</i>				+	IV	III	IV 1-2	I											
<i>Geranium maximowiczii</i>					IV	III	IV 1-3												
<i>Euonymus sacrosancta</i>	+				III	II	V 1-3				I	I			I				
<i>Viola acuminata</i>						I	IV 2	I											
<i>Lathyrus komarovii</i>	+				III	II	V 1-3	+											
<i>Viburnum burejaeticum</i>					+	I	V 1-5	I	+						I				
<i>Aconitum szukinii</i>	+				IV	II	V 1-2		+	+	I	+	II			I			

Диагностические виды	Фитоценоны																		
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX
<i>Quercus mongolica</i>	V 5	V 5	V -4	V 1-5	V 3-5	V 2-5	V 2-5	V 2-5		I					+				
<i>Bupleurum longiradiatum</i>				IV 2	V 2-3	IV 2	V 2	III											
<i>Kalopanax septemlobus</i>				IV 1-2	III	II	III	III	+	+									
<i>Lonicera praeflorens</i>		+		V 2	V 2	IV 2	IV 2-3	V 2-3	+	+	+	+	I	II					
<i>Lathyrus humilis</i>		+		III	V 2-3	III	V 1-3	III											
<i>Convallaria keiskei</i>				II	V 1-2	III	II	IV 1-3				+							
<i>Plagiorhegma dubia</i>	+			II	V 1-2	IV 1-3	V 2-4	V 1-3		+	III				I				
<i>Vicia ramuliflora</i>				I	V 2-3	III	II	IV 1-3		+	I				I	I			
<i>Abies holophylla</i>		+	+	V 2-3	V 1-2	V 2-3	V 2-3	V 1-5	V 2-5	V 2-5	V 2-5	+							
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	+	+		IV 1-4	V 2-4	II	I	III	IV 1-2	V 1-3	II			II	V 2-3				
<i>Acer tegmentosum</i>		+		V 1-3	I	III	III	IV	II	III	III	IV 1-2	IV 1-3	IV					
<i>Euonymus pauciflora</i>		+		IV 2	V 1-2	IV 2	V 1-2	III	IV 2	I	II	III	II	IV 2					
<i>Ulmus laciniata</i>				IV 2	II	II	I	V 1-3	IV 1-2	II	I	I	IV 2-3	I	III	III			
<i>Lonicera chrysantha</i>				IV 2	I	III	IV 2-4	II	IV 2-3	I	III	I	III		III	I			
<i>Scutellaria ussuriensis</i>		+		I	IV 2	IV 1-3	IV 1-3	II	V 2-4	III	IV 2	IV 1-2	II		II	III			
<i>Juglans mandshurica</i>	I			II		+	IV 1-3		II	II	I	I		I	III	I	III		
<i>Carex quadriflora</i>					II	+	II	II	V 2-4	III	II	II	II	I	II				
<i>Carpinus cordata</i>							II	V 2-5	V 2-5	V 2-5	IV 1-3	IV 1-4		V 1-5					
<i>Asarum sieboldii</i>	I			I	+	II	III	V 2	III	IV 1-2	I	II	IV 1-2		I				
<i>Viburnum sargentii</i>							V 2-3	III	I	II	II	I	II	II	I	II			
<i>Actinidia arguta</i>				+			IV 2-5	III	III	V 2	IV 1-3	IV 2-4	III	V 2-3	I				

Диагностические виды	Фитоценоны																		
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX
<i>Abies nephrolepis</i>						+		V 1-2	II	II	I	V 1-5	V 2-5	V 2-5	V 1-2	II			
<i>Picea ajanensis</i>								III	II	IV 3-5	I	V 3-5	V 2-5	V 3-5	V 1-4	II			
<i>Betula costata</i>								IV 1-4	V 1-2	V 2-4	IV 1-2	IV 1-3	V 1-3	V 2-4	I	I			
<i>Circaea alpina</i>							II	II	IV 2-3	V 2	III	III	IV 1-3	V 2-3	II	II			II
<i>Mitella nuda L.</i>				+			II	I	V 2-4	V 2-3	IV 1-2	IV 2-3	III	V 2-4	II	III			
<i>Polystichum substriperon</i>							I	I	III	IV 2-4	III	III	II	III		II	I		
<i>Waldsteinia ternata</i>					I			II	I			II	II	II		I	V 1-5		
<i>Acer mandshuricum</i>							+	III	IV 1-2	V 1-5	IV 1-2	IV 1-4	IV 1-2	V 1-3	V 1-3	V 1-4	V 1-4	III	
<i>Adiantum pedatum</i>							I	II	IV 2	V 2-4	IV 1-2	III	IV 2	V 2-3	III	IV 2-3	V 2-4	IV 1-2	
<i>Dryopteris goeringiana</i>								I	V 2-3	III	II	III	III	IV 2-4	V 2-4	IV 2-3	V 1-3	IV 2-3	
<i>Carex xyphioides</i>									I	III		III	V 2-4	III		+			
<i>Acer ukurunduense</i>				+		+			III	I		V 1-3	V 1-3	II		+			
<i>Euonymus macroptera</i>				+				+	II	II		IV 1-2	V 1-2	V 2					
<i>Leptorumpha amurensis</i>										I			V 1-5	II					
<i>Dryopteris expansa</i>													V 1-4	I					
<i>Phegopteris connectilis</i>													V 1-4	II					
<i>Huperzia serrata</i>													V 1-2	II					
<i>Syringa wolfii</i>														IV 1-3	I	II			
<i>Betula lanata</i>														V 1-3					
<i>Populus koreana</i>										+					III	V 1-4	II		
<i>Filipendula palmata</i>															V 2-4	V 2-4			
<i>Matteuccia struthiopteris</i>															II	II	IV 3-5		
<i>Lonicera maackii</i>															I	II	V 2-3		

Окончание табл. 2

Диагностические виды	Фитоценоны																		
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX
<i>Equisetum hyemale</i>															III	I	V 5		
<i>Ulmus japonica</i>									II	II		II		IV 1-3	V 1-5	IV	V 3-5	III	V 1-3
<i>Fraxinus mandshurica</i>								II	IV	II		II	III		IV 1-4	V 2-4	V 2-3	IV 1-4	V 5
<i>Urtica angustifolia</i>							+	I	II	II	III	I		II	V 1-2	III	IV 2-3	IV	II
<i>Urtica laetevirens</i>							I		II	I	III			I	IV	III	IV 1-4	III	II
<i>Sorbaria sorbifolia</i>															IV 1-4	II		IV 1-3	V 3-4
<i>Osmundastrum asiaticum</i>												I		I	V 2-4	I		III	V 1-4
<i>Carex dispalata</i>										+						V 4-5	V 1-4	IV I	V 5
<i>Alnus hirsuta</i>													+			IV	IV	IV 1-2	V 2-4
<i>Padus avium</i>																	III	IV	II
<i>Carex arnelii</i>																	V 2-4	III	
<i>Sanicula chinensis</i>							+									I	V 2-3	IV 1-2	
<i>Sanicula rubriflora</i>							+	II		+				I		I	V 2-3	III	
<i>Spiraea salicifolia</i>																		IV	V 5
<i>Equisetum sylvaticum</i>																		II	V 3-4
<i>Veratrum dolichopetalum</i>																		II	V 1-2
<i>Caltha silvestris</i>																		III	IV 2-4
<i>Lonicera edulis</i>													II						V 2-4
<i>Acer ginnala</i>																			V 2-3
<i>Trisetum sibiricum</i>																	I		V 3-4
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>																	I		IV 2-4

Примечание. Градации постоянства видов: I – 0–20 %, II – 21–40 %, III – 41–60 %, IV – 61–80 %, V – 81–100 %; Индексы обилия-покрытия: 1 – 1–5 %, 2 – 6–15 %, 3 – 16–25 %, 4 – 26–50 %, 5 – 51–100 %.

безранговых единиц (фитоценозов) лесной растительности могут быть также охарактеризованы по присутствию или отсутствию тех или иных блоков дифференциальных видов, сопряженных с определенным комплексом условий среды.

В качестве основной единицы классификации мы используем тип леса, объединяющий участки леса, которые находятся на различных стадиях возрастных и коротковосстановительных смен, свойственных данному типу условий местопроизрастания и характеризующихся общностью главной породы, а также сопутствующих древесных пород (Колесников, 1956).

При выделении основных типологических единиц лесной растительности исследуемого региона мы придерживались точки зрения А.Г. Долуханова (1970, 1985) и других исследователей о целесообразности учета только достаточно обособленных друг от друга и не соприкасающихся совокупностей сообществ, а переходные группы описаний при этом рассматриваются как промежуточные варианты. Чем подробнее принимаются типологические единицы, тем постепеннее между ними переходы и тем сложнее установить четкие критерии для их выделения (Орлов, 1984). В результате сортировки геоботанических описаний по табличному методу Браун-Бланке из выборки в 355 описаний было исключено 101, имеющее переходный характер. Это позволило «разомкнуть» континуум в распределении сообществ, который отмечался в матрице исходных описаний. Оставшиеся 254 описания были использованы для составления экологических шкал и разработки типологической схемы.

В результате сортировки геоботанических описаний по энтопическим показателям и признакам растительного покрова все описания были сгруппированы в 19 типов леса.

Ниже приводится краткая характеристика выделенных типов леса.

1. Дубовый твердолиственно-мелкоосоково-разнотравный тип леса. Его фитоценозы занимают отвесные скалы и каменистые россыпи южного и юго-восточного склонов горы Змеиной с фрагментарными, маломощными, сильно скелетными, каменистыми почвами с выходами известняков. Древостой невысокий, разреженный. Кроме дуба монгольского в него входят кедр корейский, клен мелколистный (*Acer mono*). Подлесок редкий, состоит из можжевельника твердолиственного и рододендрона остроконечного (*Rhododendron mucronulatum*). В слабо развитом травяном покрове общий фон создают гелиоксерофиты (*Oro-*

stachys malacophylla, *Patrinia rupestris*, *Allium condensatum*, *Silene foliosa* и др.).

2. Дубовый с сосной густоцветковой рододендроноволеспедецево-разнотравный тип леса. Его сообщества произрастают только на вершине скалистого южного склона горы Змеиной, переходящей в гребень с фрагментарными скелетными почвами.

В древостоях преобладают дуб монгольский и сосна могильная. В качестве незначительной примеси присутствуют кедр корейский, клены ложнозибольдов (*Acer pseudosieboldianum*) и мелколистный. Характерной чертой этого типа леса служит слабое развитие подлеска, в котором преобладают рододендрон остроконечный и леспедеца двуцветная (*Lespedeza bicolor*). Травяной покров развит слабо. Здесь присутствуют *Melampyrum setaceum*, *Woodsia ilvensis*, *Carex nanella*, *Artemisia keiskeana*, *Patrinia rupestris*.

3. Дубово-кедровый рододендроноволеспедецево-разнотравно-мелкоосоковый тип леса. Фитоценозы данного типа леса приурочены к хорошо освещенным скалистым гребням водоразделов и прилегающим к ним очень крутым и крутым склонам преимущественно южных экспозиций с маломощными скелетными почвами, залегающими пятнами между выходами горных пород. В древостое кедр обычно разделяет господство с дубом монгольским и пихтой цельнолистной. В качестве постоянной примеси присутствуют клены ложнозибольдов, зеленокорый (*Acer tegmentosum*), диморфант, ясень носолистный (*Fraxinus rhynchophylla*), ильм лопастной (*Ulmus laciniata*). В подлеске доминирует рододендрон остроконечный, но также встречаются шиповник тонконожковый (*Rosa gracilipes*), лещина маньчжурская (*Corylus mandshurica*), жимолость раннецветущая (*Lonicera praeflorens*), бересклет малоцветковый (*Euonymus pauciflora*), жимолость золотистоцветковая (*Lonicera chrysantha*). Травяной покров хорошо развит, многовидовой и представлен преимущественно ксеромезофитным разнотравьем (*Iris uniflora*, *Kitagawia terebinthacea*, *Calamagrostis brachytricha*, *Fragaria orientalis*, *Campanula punctata*, *Girardinia septentrionalis* и др.) и мелкими осоками (*Carex nanella*, *C. pseudosabynensis* и др.).

4. Дубово-кедровый с кленом ложнозибольдовым лещинно-леспедецевый разнотравно-мелкоосоковый тип леса. Его сообщества распространены в верхних и средних частях крутых и среднекрутых инсолируемых склонов с хорошо дренированными маломощными скелетными слабогумусированными почвами. В древостое господствуют кедр корейский с дубом монгольским, им сопутствуют пихта цельнолистная, клен ложнозибольдов, ясень

носолистный, липа амурская, маакия амурская (*Maackia amurensis*); встречается диморфант. В хорошо развитом кустарниковом ярусе преобладают леспедеца двуцветная, лещина маньчжурская (*Corylus mandshurica*), жимолость раннецветущая, бересклет малоцветковый. Реже встречаются малина боярышниковлистная (*Rubus crataegifolius*), бересклет священный (*Euonymus sacrosanctus*). В травяном покрове обильно представлены мелкие осоки (*Cares nanella*, *C. pseudosabynensis* и др.) и разнотравье (*Iris uniflora*, *Potentilla fragarioides*, *Moehringia lateriflora*, *Fragaria orientalis*, *Campanula punctata*, *Bupleurum longiradiatum*, *Plagiorhegma dubia*, *Lathyrus humilis* и др.).

5. Дубово-кедровый с пихтой цельнолистной кустарниково-разнотравный тип леса. Его фитоценозы занимают крутые и покатые склоны гор, преимущественно юго-восточных, юго-западных, западных, восточных, реже южных экспозиций, широкие седловины на водоразделах до 600 м над ур. м. с маломощными скелетными суглинистыми почвами. Древостой образуют кедр корейский, дуб монгольский, пихта цельнолистная, клен мелколистный с примесью ясеня носолистного, диморфанта, ореха маньчжурского, клена зеленокорого, граба сердцелистного и других видов. Для данного типа леса характерно пышное развитие кустарникового яруса. В его составе бересклеты священный и малоцветковый, калина буреинская (*Viburnum burejaeticum*), лещина маньчжурская, жимолость золотистоцветковая, а также деревянистая лиана – актинидия аргута (*Actinidia arguta*). Ни один из перечисленных видов не имеет явного господства. В травяном покрове средней густоты преобладает теплолюбивое мезоксерофитное и ксеромезофитное разнотравье (*Lathyrus humilis*, *Lathyrus komarovi*, *Bupleurum longiradiatum*, *Plagiorhegma dubia*, *Campanula punctata*, *Fragaria orientalis*, *Doellingeria scabra* и др.).

6. Кедровый с дубом монгольским и пихтой цельнолистной кленово-лещинный тип леса. Его сообщества произрастают на нижних пологих частях склонов разной экспозиции с довольно мощными, хорошо дренированными почвами. Данный тип леса представлен хорошо развитыми и разнообразными по составу древесным, кустарниковым и травянистым ярусами. В качестве доминирующих видов выступают кедр корейский, пихта цельнолистная, дуб монгольский, липа амурская, клен ложнозiboldов, клен маньчжурский (*Acer mandshuricum*). В качестве сопутствующих видов можно назвать березу желтую, диморфант, бархат амурский, клены (зеленокорый и мелколистный). Единичными

деревьями представлены ясень маньчжурский, клен желтый (*Acer ukurunduense*), пихта белокорая. В кустарниковом ярусе преобладает лещина маньчжурская. В качестве обычных видов в подлеске выступают чубушник тонколистный (*Philadelphus tenuifolius*), клен бородчатонервный (*Acer barbinerve*), актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta*), свободнаягодник колючий (*Eleutherococcus senticosus*), жимолость золотистоцветковая, смородина маньчжурская (*Ribes mandshuricum*) и смородина Максимовича (*Ribes maximoviczianum*). В хорошо развитом травяном покрове присутствуют (*Cacalia hastate*, *Maianthemum bifolium*, *Phryma asiatica*, *Scutellaria ussuriensis*, *Carex siderosticta*, *Saussurea subtriangulata*, *Oxalis acetosella* и др.).

7. Кедровый кленово-лещинно-грабовый разнотравный тип леса. Его сообщества произрастают на пологих и среднекрутых склонах гор преимущественно северных экспозиций, но также встречаются на западных, восточных и у подножий южных склонов со среднечувствительными почвами. В древостое преобладают кедр, граб сердцелистный, пихта цельнолистная. Реже встречаются липа амурская, клен мелколистный, береза желтая, дуб монгольский, клен ложнозiboldов, ильм лопастной, пихта белокорая; единично – ель аянская, клены зеленокорый и маньчжурский. В кустарниковом ярусе встречаются лещина маньчжурская, клен бородчатонервный, жимолость раннецветущая, свободнаягодник колючий, лимонник китайский (*Schisandra chinensis*) и др. Из деревянистых лиан присутствуют актинидии коломикта и аргута. В травяном покрове участвуют ксеромезофиты и мезофиты, представленные разнотравьем (*Convallaria keiskei*, *Plagiorhegma dubia*, *Lathyrus humilis*, *Bupleurum longiradiatum* и др.) и осоками (*Carex ussuriensis*, *Carex reventa*, *Carex siderosticta*).

8. Чернопихово-кедровый ложнозiboldово-кленово-грабовый разнотравно-крупнопоротниковый тип леса. Его фитоценозы приурочены к горным склонам средней крутизны северных, западных и восточных экспозиций с мощными глубокогумусированными слабоскелетными почвами. Данный тип леса представлен хорошо развитыми и разнообразными по составу древесным, кустарниковым и травянистым ярусами. В качестве доминирующих видов выступают пихта цельнолистная, кедр корейский, граб сердцелистный, береза желтая, липа амурская. В качестве сопутствующих видов можно назвать ильм лопастной, клены ложнозiboldов, маньчжурский и мелколистный. Единичными деревьями представлены ясень маньчжурский, клен желтый, пихта белокорая. Сомкнутый древесный ярус не препятствует активному раз-

витию кустарников и деревянистых лиан. В качестве обычных видов в подлеске выступают клен бородчатонервный, актинидия коломикта, свободнаягодник колючий, бересклет малоцветковый, жимолость золотистоцветковая, чубушник тонколиственный. В хорошо развитом травяном покрове присутствуют виды разных экологических групп, представленные многовидовым разнотравьем (*Scutellaria ussuriensis*, *Mitella nuda*, *Neomolinia mandshurica*, *Maianthemum bifolium*, *Saussurea subtriangulata* и др.), разнообразными видами папоротников (*Dryopteris crassirhizoma*, *Dryopteris goeringiana*, *Adiantum pedatum*) и осоками (*Carex quadriflora*, *Carex campylorhina*, *Carex siderosticta*, *Carex ussuriensis*).

9. Кедрово-пихтово-еловый кленово-грабовый кустарниково-актинидиевый разнотравный тип леса. Его фитоценозы произрастают на пологих и среднекрутых склонах южных экспозиций со среднемощными, свежими, хорошо дренированными почвами. Характерными признаками коренных сообществ этого типа леса являются господство в древостое кедр корейского, высокое участие ели аянской, пихты белокорой, клена ложнозибольдова, граба сердцелистного, липы амурской. С меньшим участием встречаются здесь тис остроконечный, береза желтая, клены желтый, маньчжурский и мелколистный. Единичными деревьями представлены ясень маньчжурский, ильм японский, клен зеленокорый. Также для этого типа леса характерно развитие густого подлеска, который сформирован кленом бородчатонервным, свободнаягодником колючим, чубушником тонколиственным. Из деревянистых лиан хорошо развиты актинидии. Представители травяного покрова характеризуются теневыносливостью и представлены папоротниками (*Adiantum pedatum*, *Dryopteris goeringiana*, *Athyrium sinense*, *Dryopteris crassirhizoma*), разнотравьем (*Mitella nuda*, *Actaea acuminata*, *Rabdosia excise*, *Saussurea subtriangulata*, *Scutellaria ussuriensis*) и осоками (*Carex campylorhina*, *Carex siderosticta*, *Carex ussuriensis*).

10. Кедрово-пихтово-еловый с сиренью Вольфа разнотравно-крупнопоротниковый тип леса. Фитоценозы этого типа леса произрастают на пологих и среднекрутых склонах со среднемощными, хорошо дренированными почвами. В древостое господствуют ель аянская, пихта белокорая. В качестве сопутствующих видов встречаются кедр корейский, береза желтая, клены желтый и зеленокорый, а также ильм лопастной. Единичными деревьями представлены граб сердцелистный, липа амурская, ясень маньчжурский, клены ложнозибольдов и мелколистный. В кустарни-

ковом ярусе встречаются сирень Вольфа (*Syringa wolfii*), бересклет большекрылый (*Euonymus macroptera*), жимолость золотистоцветковая, клен бородчатонервный, лещина маньчжурская, свободнаягодник колючий, чубушник тонколиственный. Из деревянистых лиан присутствуют актинидии. В хорошо развитом травяном ярусе типичны осоки (*Carex хуphyum*, *Carex campylorhina*, *Carex siderosticta*, *Carex ussuriensis*), разнообразные виды папоротников (*Osmundastrum asiaticum*, *Leptorumorha amurensis*, *Dryopteris expansa*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium sinense*) и многовидовое разнотравье (*Maianthemum bifolium*, *Circaea alpine*, *Mitella nuda*).

11. Кедрово-чернопихтовый с грабом актинидиево-чубушниковый разнотравно-крупнопоротниковый тип леса. Его сообщества приурочены к пологим склонам, а также дренированным участкам горных котловин с мощными, глубокогумусированными, слабоскелетными почвами. В составе древостоя преобладают пихта цельнолистная, кедр корейский. В качестве сопутствующих пород выступают липа амурская, береза желтая, граб сердцелистный, бархат амурский, клены зеленокорый, маньчжурский и мелколистный. Изредка встречаются мелкоплодный ольхолистный, маакия амурская. Характерной чертой этого типа леса служит присутствие в подлеске актинидии аргуты, чубушника тонколистного, свободнаягодника колючего, клена бородчатонервного, бересклета малоцветкового, жимолости золотистоцветковой, смородины маньчжурской. В травяном ярусе обычны *Dryopteris crassirhizoma*, *Athyrium sinense*, *Lunathyrium pycnosorum pycnosorum*, *Cacalia auriculata*, *Scutellaria ussuriensis*, *Carex campylorhina*, *Carex ussuriensis*, *Oxalis acetosella*, *Mitella nuda*.

12. Пихтово-еловый с березой желтой осоково-папоротниковый тип леса. Его сообщества приурочены к плоским вершинам горных водоразделов. В составе древостоя преобладают ель аянская, пихта белокорая, береза желтая. В качестве сопутствующих пород выступают кедр корейский, граб сердцелистный, липа амурская, ильм японский, клены зеленокорый, желтый и мелколистный. Характерной чертой этого типа леса служит присутствие в подлеске клена бородчатонервного, свободнаягодника колючего, чубушника тонколистного, актинидии коломикты. В травяном ярусе обычны осоки (*Carex хуphyum*, *Carex campylorhina*), папоротники (*Dryopteris crassirhizoma*, *Adiantum pedatum*, *Dryopteris goeringiana*, *Polystichum subtripteron*) и разнотравье (*Cacalia auriculata*, *Galium davuricum*, *Neomolinia mandshurica*, *Scutellaria ussuriensis* и др.).

13. Пихтово-еловый с кедром и кленом желтым осоково-лепторуморовый тип леса. Его фитоценозы встречаются на плоских водоразделах невысоких хребтов. В древостое преобладают ель аянская, пихта белокорая, кедр корейский, клен желтый, клен мелколистный с участием клена маньчжурского, березы желтой. Подлесок хорошо развит, многовидовой. В его составе обычны жимолость золотистоцветковая, клен бородчатонервный, свободнаягодник колючий, чубушник тонколистный, актинидии. В травяном покрове преобладает *Leptorumorha amurensis*. Характерной чертой этого типа леса служит присутствие папоротников (*Athyrium sinense*, *Dryopteris crassirhizoma*, *Dryopteris goeringiana*, *Lunathyrium pycnosorum*), осоки (*Carex campylorhina*, *Carex ussuriensis*) и разнотравья (*Cacalia auriculata*, *Saussurea subtriangulata*, *Rabdosia excise*).

14. Пихтово-еловый с березой шерстистой и сиренью Вольфа крупнопоротниковый тип леса. Сообщества занимают платообразные вершины выше 600 м над ур. м. (окрестности горы Обрубленной) с хорошо дренированными почвами. В составе древостоя абсолютно преобладает ель аянская. В качестве сопутствующих видов присутствуют береза шерстистая (*Betula lanata*), пихта белокорая, клен желтый. Единичными деревьями представлен кедр корейский. В подлеске доминирует сирень Вольфа. Травяной покров развит хорошо. Здесь преобладают папоротники (*Leptorumorha amurensis*, *Dryopteris expansa*, *Osmundastrum asiaticum*, *Dryopteris crassirhizoma*). Также встречаются *Waldsteinia ternate*, *Mitella nuda*, *Cardamine leucantha*, *Oxalis acetosella*, *Corydalis gigantean*, *Thalictrum filamentosum*, *Maianthemum bifolium* и др.).

15. Долинный пихтово-еловый с кедром корейским разнотравно-крупнопоротниковый тип леса. Его сообщества занимают хорошо гумусированные почвы надпойменных террас и шлейфов горных склонов. В качестве доминирующих видов в древостое выступают ель аянская, пихта белокорая, кедр корейский, ильм японский, липа амурская, клен мелколистный. Реже встречаются клен маньчжурский, тополь корейский (*Populus koreana*), липа маньчжурская, сирень амурская. В хорошо развитом кустарниковом ярусе типичны рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), клен бородчатонервный, свободнаягодник колючий, лещина маньчжурская. Травяной покров представлен многовидовым разнотравьем (*Arisaema amurense*, *Impatiens noli-tangere*, *Aegopodium alpestre*, *Cacalia hastata*, *Saussurea subtriangulata*, *Hylomecon vernalis* и др.), разнообразными видами папоротников (*Dryopteris crassirhizoma*, *Athyrium sinense*).

16. Кедровый с ильмом японским и ясенем маньчжурским осоково-крупнопоротниковый тип леса. Фитоценозы этого типа леса произрастают на дренированных участках высокой поймы и надпойменных террас, а также конусах выноса шлейфов горных склонов с мощными суглинистыми почвами. В сложении древостоя участвуют кедр корейский, ясень маньчжурский, ильм японский, липа амурская, орех маньчжурский, клены маньчжурский и мелколистный. Кроме того, отмечены пихта белокорая, ель аянская, тополь корейский, ольха опушенная, сирень амурская. Подлесок средней густоты, многовидовой. Сложен кленом бородчатонервным, лещиной маньчжурской, свободнаягодником колючим, жимолостью Максимовича (*Lonicera maximowiczii*), чубушником тонколистным. Также для этого типа леса характерно развитие густого травяного покрова. Наибольшего обилия здесь достигают папоротники (*Athyrium sinense*, *Dryopteris crassirhizoma* и др.), осоки (*Carex campylorhina*, *Carex ussuriensis*) и разнотравье (*Galium davuricum*, *Impatiens noli-tangere*, *Thalictrum filamentosum*, *Rabdosia excisa*, *Saussurea subtriangulata* и др.).

17. Ясенево-ильмовый с кленом маньчжурским и орехом маньчжурским крупнопоротниково-хвоцево-осоковый тип леса. Его сообщества приурочены к слабодренированным притеррасным участкам речных долин и низким участкам террас, заливаемых в период наводнения с проточным увлажнением и избытком влаги в почве. В качестве потенциальных доминантов могут выступать ильм японский, ясень маньчжурский, орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), клены маньчжурский и мелколистный. Отдельными деревьями встречаются кедр, черемуха, ольха опушенная, бархат амурский. Под пологом древостоя активно развиваются кустарники. Наибольшего обилия здесь достигают чубушник тонколистный, свободнаягодник колючий, лещина маньчжурская, жимолость Маака (*Lonicera maackii*). Под пологом кустарников разрастаются гигрофитные и мезогигрофитные папоротники (*Adiantum pedatum*, *Dryopteris crassirhizoma*, *Dryopteris goeringiana*, *Athyrium sinense* и др.), осоки (*Carex campylorhina*, *Carex arnellii*, *Carex dispalata*, *Matteuccia struthiopteris*), хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*) и разнотравье (*Sanicula chinensis*, *Sanicula rubriflora*, *Waldsteinia ternata* и др.).

18. Кедрово-рябинниковый с ясенем маньчжурским папоротниково-разнотравный тип леса. Фитоценозы данного типа леса встречаются на низких пойменных террасах с близким залеганием грунтовых вод, в нижних частях склонов, переходящих в долину с

ослабленным дренажем. В древостое основную роль играют кедр корейский, ясень маньчжурский. В качестве сопутствующих пород выступают ольха опушенная, черемуха обыкновенная (*Padus avium*), сирень амурская (*Ligustrina amurensis*). В подлеске встречаются: рябинник рябинолистный, таволга иволистная (*Spiraea salicifolia*) и лещина маньчжурская. Травяной покров представлен *Dryopteris crassirhizoma*, *Dryopteris goeringiana*, *Athyrium sinense*, *Sanicula chinensis*, *Sanicula rubriflora*, *Waldsteinia ternata*, *Equisetum sylvaticum*, *Veratrum dolichopetalum*, *Caltha silvestris*.

19. Ильмово-ясенево-ольхово-рябинниково-таволговый крупноосоковый тип леса. Фитоценозы данного типа леса встречаются на вогнутых участках речных террас, участках нижней поймы и надпойменных террасах, заливаемых или подтопляемых речными водами, с оглеенными почвами тяжелого механического состава в условиях избыточного увлажнения и слабого дренажа. В древостое основную роль играют ясень маньчжурский, ильм японский, клен приречный (*Acer ginnala*) и ольха опушенная. В качестве сопутствующих пород выступают кедр корейский и черемуха обыкновенная. В качестве доминирующих видов в подлеске выступают: рябинник рябинолистный, таволга иволистная, жимолость съедобная (*Lonicera edulis*). Хорошо развитый травяной покров сложен из *Carex dispalata*, *Osmundastrum asiaticum*, *Trisetum sibiricum*, *Equisetum sylvaticum*, *Veratrum dolichopetalum*, *Caltha silvestris*.

Ранее разработанные нами экологические шкалы для лесной растительности заповедника (Тимошенкова, Комарова, 2001) можно применять для определения экоареалов растительных сообществ по отдельным прямодействующим факторам среды. Установить пределы распространения сообществ в ряду изменения какого-либо экологического фактора можно с помощью метода засечек, предложенного Л.Г. Раменским (1938). Суть этого метода заключается в том, что для каждого вида, входящего в состав определенного фитоценоза, на основе экологической таблицы фиксируются значения амплитуды его распространения по какому-либо экологическому фактору при соответствующем обилии. Затем подсчитывается среднее количественное значение этого фактора для всего сообщества.

Нами были установлены ступени увлажнения, активного богатства почв и температурного режима для каждого растительного сообщества. При этом использовались не все виды, слагающие сообщества, а только индикаторные, наиболее четко отражающие условия местообитания.

Так, из 120 ступеней увлажнения стандартной шкалы Л.Г. Раменского (1938) для составления региональных экологических шкал в дальневосточных регионах нами были отобраны 15 (от 58-й, характеризующей наиболее сухие местообитания, до 72-й, характеризующей самые влажные местообитания). Отобраные нами ступени увлажнения соответствуют следующим условиям местообитания:

Ступени увлажнения	Условия местообитаний
58–60	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
70–71	Гигрофитные с влажными почвами
72	Гигрофитные с влажными, периодически сырыми почвами

Из 30 ступеней стандартной шкалы активного богатства и засоленности почв Л.Г. Раменского (1938) были отобраны 7 ступеней (от 6-й, характеризующей бедные почвы, до 13-й, характеризующей самые богатые почвы), соответствующие следующим условиям почвенного богатства:

Ступени	Почвенное богатство
6	Олиготрофное
7–8	Мезоолиготрофное
9	Олигомезотрофное
10	Мезотрофное
11	Мегамезотрофное
12	Мезомегатрофное
13	Мегатрофное

При этом для выбора определенных ступеней мы ориентировались на экологические шкалы, составленные И.А. Цаценкиным с соавторами (1978) для кормовых угодий тундровой и лесной зон

Сибири и Дальнего Востока. За основу экологического ряда температурного режима, или зонального режима тепла, были использованы разработанные Д.Н. Цыгановым (1976, 1983) шкалы терморегима для подзоны хвойно-широколиственных лесов. При этом из 8 экологических свит, выделенных им, нами были отобраны 5 (от 6-й, отражающей мезобореальные условия для развития растений, до термонеморальных условий, соответствующих баллу 10):

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

По амплитудам разброса полученных значений внутри определенных классификационных единиц растительности были установлены границы их распространения и построены две сравнительные ординационные схемы, одна из которых отражает взаимосвязь факторов увлажнения и активного богатства почв (рис. 1), а другая – факторов увлажнения и терморегима (рис. 2).

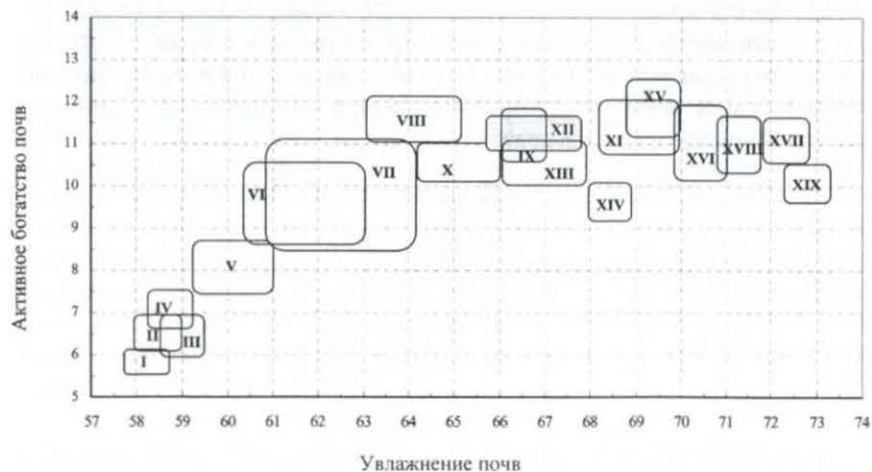


Рис. 1. Пределы распространения типов леса (I–XIX) по факторам увлажнения и активного богатства почв

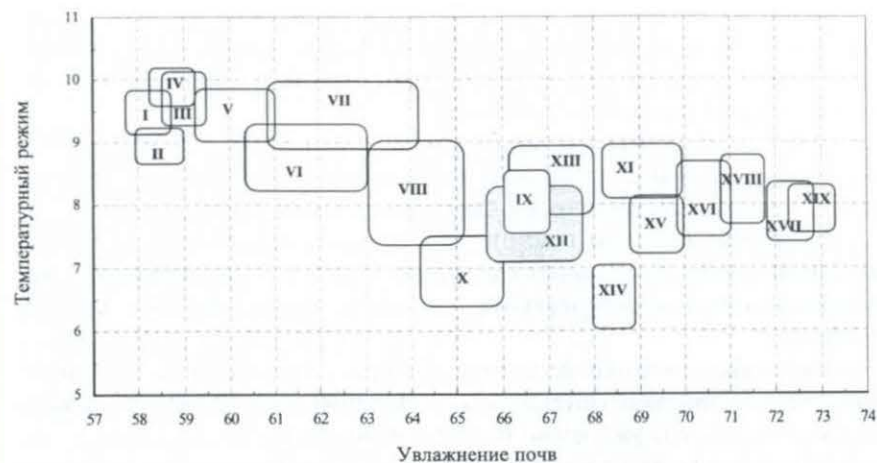


Рис. 2. Пределы распространения типов леса (I–XIX) по факторам увлажнения и температурному режиму

Как следует из данных схем, в центральных их частях, где зафиксированы наиболее благоприятные условия местообитания по факторам увлажнения и активного богатства почв при средних значениях терморегима, типы леса характеризуются довольно широкими диапазонами распространения. В то же время типы леса, сообщества которых приурочены к наиболее сухим и бедным, а также сырым и богатым условиям местообитания при различных значениях терморегима, имеют узкие пределы распространения и тем самым указывают на особую специфичность данных условий местообитания.

Согласно рис. 1 и 2 достаточно теплые и хорошо освещенные местообитания с сухими и самыми бедными для заповедника почвами занимают дубовые твердолиственные мелкоосоково-разнотравные и дубовые с сосной густоцветковой рододендрово-леспедецево-разнотравные леса.

Сообщества ильмово-ясеневых ольхово-рябинниково-таволгового крупноосокового типа леса развиваются на самых влажных, относительно богатых, умеренно теплых местообитаниях.

Самые теплые местообитания с сухими, бедными почвами занимают сообщества дубово-кедрового рододендрово-разнотравно-мелкоосокового и дубово-кедрового с кленом ложнозибольдовым лещинно-леспедецевого разнотравно-мелкоосокового типов леса.

К самым холодным местообитаниям с влажными периодически свежими и умеренно богатыми почвами приурочены сообщества пихтово-елового с березой шерстистой и сиренью Вольфа крупнопоротникового типа леса.

Дубово-кедровые кустарниково-разнотравные с пихтой цельнолистной леса приурочены к теплым местообитаниям с небогатыми, сухими, периодически свежими почвами.

Кедровые кленово-лещинные с дубом монгольским и пихтой цельнолистной леса характеризуются достаточно теплыми местообитаниями с небогатыми свежими, периодически сухими почвами.

Кедровые кленово-лещинно-грабово-разнотравные леса приурочены к довольно теплым местообитаниям со свежими, периодически сухими и умеренно богатыми почвами.

Чернопихтово-кедровые ложнозибольдовкленово-грабовые разнотравно-крупнопоротниковые леса характеризуются менее теплыми, чем предыдущий тип леса, местообитаниями со свежими и богатыми почвами.

Кедрово-пихтово-еловые кленово-грабовые кустарниково-актинидиевые разнотравные леса приурочены к умеренно теплым местообитаниям со свежими периодически влажными и достаточно богатыми почвами.

Кедрово-пихтово-еловые разнотравно-крупнопоротниковые с сиренью Вольфа леса характеризуются прохладными местообитаниями со свежими и достаточно богатыми почвами.

Пихтово-еловые осоково-папоротниковые с березой желтой леса приурочены к относительно прохладным местообитаниям со свежими периодически влажными и богатыми почвами.

Пихтово-еловые с кедром и кленом желтым осоково-лепторумовые леса характеризуются умеренно теплыми местообитаниями с влажными периодически свежими и довольно богатыми почвами.

Кедрово-чернопихтовые актинидиево-чубушниковые разнотравно-крупнопоротниковые с грабом леса приурочены к относительно прохладным местообитаниям с влажными и достаточно богатыми почвами.

Наиболее благоприятные условия для формирования высокопродуктивных кедрово-темнохвойных лесов складываются на шлейфах горных склонов и высоких надпойменных террасах.

В таких условиях с богатыми, умеренно теплыми местообитаниями с влажными почвами распространены долинные пихтово-еловые с кедром корейским разнотравно-крупнопоротниковые леса.

Кедровые с ильмом японским и ясенем маньчжурским осоково-крупнопоротниковые леса характеризуются умеренно теплыми местообитаниями с влажными и богатыми почвами.

Кедровые рябинниково-таволговые папоротниково-разнотравные с ясенем маньчжурским леса приурочены к достаточно теплым местообитаниям с влажными периодически сырыми и относительно богатыми почвами.

Ясенево-ильмовые с кленом маньчжурским и орехом маньчжурским крупнопоротниково-хвощево-кочкарноосоковые леса характеризуются умеренно теплыми местообитаниями с влажными периодически сырыми и относительно богатыми почвами.

Таким образом, в результате проведенных работ выявлено типологическое разнообразие и составлена классификационная схема лесных сообществ уссурийского заповедника, включающая 19 типов леса. Эколого-флористический анализ с использованием метода Браун-Бланке позволил выявить 28 блоков сопряженных дифференциальных видов, диагностирующих определенный диапазон условий среды. Конкретные комбинации блоков сопряженных дифференциальных видов служили основанием для объединения лесных фитоценозов в типы леса. С помощью разработанных ранее экологических шкал для лесной растительности заповедника определены экоареалы растительных сообществ по основным прямодействующим факторам среды.

Литература

Александрова В.Д. Растительность Южного острова Новой Земли между 70°56' и 72°12' с.ш. // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 2. С. 187–306.

Алексеев Е.В. Типы украинского леса. Правобережье. Киев: Изд-во АН УССР, 1928. 119 с.

Васильев Я.Я. Лесные ассоциации Супутинского заповедника Горно-таежной станции // Тр. ГТС ДВФ АН СССР. Владивосток, 1938. Т. 2. С. 5–136.

Воронов А.Г. К познанию размещения растительности тропических стран в зависимости от влияния факторов географической среды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 5. С. 75–84.

Гребенщиков О.С. Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 161–182.

Гребенщиков О.С. Климатическая характеристика ареалов зональных природных экосистем // Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. С. 31–49.

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.

Инатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1999. 316 с.

Колесников Б.П. Природное районирование Приморского края // Вопросы сельского хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: Примиздат, 1956. С. 5–16.

Комарова Т.А., Ащепкова Л.Я. Разработка региональных экологических шкал и использование их при классификации лесов с участием сосны корейской кедровой (*Pinus koraiensis*) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2000. Вып. 46. С. 7–72.

Комарова Т.А., Тимощенкова Е.В., Прохоренко Н.Б., Ащепкова Л.Я., Яковлева А.Н., Судаков Ю.Н., Селедец В.П. Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесной растительности российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2003. 277 с.

Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 1994. 183 с.

Кудинов А.И. Дубово-кедровые леса Южного Приморья и их динамика. Уссурийск, 2000. 183 с.

Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Южного Приморья и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 2004. 369 с.

Куренцова Г.Э. Монгольский дуб и его участие в фитоценозах р. Сунгитки // Тр. ГТС ДВФ АН СССР. Владивосток, 1939. Т. 3. С. 65–105.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Назимова Д.Н. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Л.: Наука, 1975. 119 с.

Орлов А.Я. О понимании объема типа леса // Лесоведение. 1984. № 2. С. 10–19.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. 185 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.

Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.Н. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.

Работнов Т.А. Актуальные вопросы экологии растений // Ботаника. М., 1979. С. 5–70 (Итоги науки и техники; Т. 3).

Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение // Вестн. опыт. дела Среднечерноземн. обл. за 1924 г. Воронеж, 1925. С. 37–74.

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.

Рысин Л.П. Лесная типология в СССР. М.: Наука, 1982. 216 с.

Самойлов Ю.И. Экологические шкалы Л.Г. Раменского и аспекты их применения // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 137–147.

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

Сукачев В.Н. Растительные сообщества: (Введение в фитоценологию). М.; Л.: Книга, 1926. 240 с.

Тимощенкова Е.В., Комарова Т.А. Региональные экологические шкалы для лесной растительности Уссурийского заповедника // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 48. С. 172–213.

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

Утехин В.Д., Тишков В.А., Кашкарова В.П., Стародубцева Е.П., Савов К.П. Использование методов ординации для изучения сукцессий заповедной растительности // Экологическая ординация. М.: Наука, 1990. С. 151–163.

Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. 271 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.: ВНИИкормов, 1978. 301 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморф. ин-та АН СССР. Сер. физ.-геогр. 1932. № 4. С. 1–377.

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.

Шенников А.П. Луговедение. Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 512 с.

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

Hammond A.L. Ecosystem analysis: from approach to environmental science // Science. 1972. Vol. 175. P. 46–48.

Holdring L.R. The life zone system // Adansonia. 1971. Т. 6, fasc. 2. P. 330.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	5
Галанин А.В., Беликович А.В. Даурия как подобласть Дауро-Маньчжурской ботанико-географической области.....	9
Шлотгауэр С.Д. Специфика флоры государственного природного заповедника «Джугджурский».....	32
Седедец В.П. Экологические ареалы видов растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами.....	54
Крюкова М.В. Сосудистые растения водоемов Тихоокеанской муссонной области (на примере Нижнего Приамурья).....	101
Жабыко Е.В. Классификация и ординация лесной растительности Уссурийского заповедника.....	123

CONTENTS

Introduction.....	5
Galanin A.V., Belikovich A.V. Dahuria as a subdivision of Dahuro-Manchzhuria botanical geographical region.....	9
Shlotgauer S.D. Distinguishing features of the flora of the State nature reserve «Dzhugdzhursky».....	32
Seledets V.P. Ecological ranges of plant species at the Russian Pacific coast in comparison with intercontinental regions.....	54
Kryukova M.V. The flora of water-riparian vascular plants of the Pacific monsoon region (the Low Amur as an example).....	101
Zhabyko E.V. Classification and ordination of forest vegetation of Ussuriysky Reserve.....	123