

Комаровские чтения. Вып. XXIX. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. 55 с.

Содержатся результаты исследований по актуальным проблемам ботаники. Приводятся данные географического и цено-тического анализа флоры дубовых лесов Южного Сихотэ-Алиня и выводы о некоторых аспектах генезиса дубравной флоры, приуроченности ее элементов к определенным группам ассоциаций. На основании новых данных об одном из наиболее загадочных девонских растений — орестовии — рассматриваются традиционные представления о предках высших растений. По палинологическим материалам с привлечением данных современной ботанической географии Сибири и Дальнего Востока дается реконструкция растительного покрова Чукотки во время казанцевского потепления (верхний плейстоцен).

Сборник рассчитан на ботаников, палеоботаников и палео-географов.

Издано по решению Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственный редактор канд. биол. наук. А. Г. Крылов

АНАЛИЗ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДУБОВЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

В. П. Верхолат, А. Г. Крылов

*Дальневосточный государственный университет,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток*

В обширной ботанико-географической литературе по Приамурью и Приморью разносторонне освещены динамические связи дубняков с широколиственно-хвойными лесами; дубняки рассматриваются в основном в качестве производной формации [Комаров, 1953а—в; Васильев, 1937; Куренцова, 1939, 1973; Попов, 1961]. Закономерности распространения дубняков, их самообитность и эколого-фитоценологические особенности также получили отражение в трудах ряда исследователей дальневосточных лесов [Сочава, 1945; Ливеровский, Колесников, 1949; Дылис, 1953; Куренцова, 1955; Смагин, 1955; Ильинская, Брысова, 1965; Жудова, 1967], которые считают дубняки коренной формацией, играющей различную роль в зависимости от физико-географических условий разных районов и характера антропогенных воздействий на лесные ландшафты.

Несмотря на большое внимание к дубовой формации в литературе и многолетнюю дискуссию о ее происхождении, флора дубняков специально не анализировалась. Приводились лишь списки фитоценозов или делались указания на некоторые сопутствующие монгольскому дубу растения. Обширные сведения о флористических особенностях дубняков содержатся в «Определителе растений дальневосточного края» [Комаров, Клобукова-Алисова, 1931, 1932], в «Определителе растений Приморья и Приамурья [1966] и во «Флоре СССР» [1933—1960].

Цель настоящей работы — исследование флоры дубняков Южного Сихотэ-Алиня, ее географический анализ, выявление особенностей состава внутрiformационных единиц (групп ассоциаций) и сопоставление флоры дубняков с флорой других лесных и нелесных категорий растительности. Такой анализ может иметь значение для оценки генезиса дубняков и выяснения их эколого-фитоценологических особенностей.

Район работ ограничивается на северо-западе и севере верхней частью бассейна р. Уссури, а на северо-востоке — бух. Ольги. Полевые исследования проводились в течение 1971—1973 гг. Для составления общего списка флоры дубняков использовано более 130 геоботанических описаний.

Географический анализ флоры

Данные о распространении интересующих нас растений взяты из «Флоры СССР» [1933—1960], «Флоры Западной Сибири» [1927—1964], материалов по ряду региональных флор [Ворошилов, 1966; Грубов, 1963; Егорова, 1967; Сергиевская, 1966—1969; Цвелев, 1968] и работ по систематике дальневосточных растений.

Сопоставляя флору дубняков с флорой районов Дальнего Востока и других районов Голарктики, можно отметить уменьшение количества общих видов к северу, значительную общность флоры дубняков с флорой северных районов Китая, Японии и Корейского полуострова, а также южной части Восточной Сибири.

| Район | Количество видов флоры дубняков |
|------------------------------------|---------------------------------|
| Камчатка | 79 |
| Охотский | 89 |
| Сахалин | 168 |
| Курильские острова | 122 |
| Удской | 229 |
| Зее-Бурейский | 286 |
| Уссурийский | 350 |
| Северо-Восточный Китай | 251 |
| Япония | 204 |
| Корейский полуостров | 158 |
| Восточная Сибирь | 156 |
| Монголия | 85 |
| Западная Сибирь | 76 |
| Европейская часть СССР | 58 |
| Средняя Европа | 40 |
| Скандинавский полуостров | 29 |
| Средняя Азия | 38 |
| Кавказ | 35 |
| Балканский полуостров и Малая Азия | 25 |
| Средиземноморье | 18 |
| Атлантическая Европа | 25 |
| Арктика | 20 |
| Северная Америка | 42 |
| Гималаи | 15 |

Флористическая общность снижается по направлению к атлантическим районам Европы и к Средиземноморью. Насчитывается общих с растениями Северной Америки 42 вида, Гималаев — 15, заходят в Арктику 20 видов.

Распределяя флору по географическим элементам, мы учитывали тяготение ареалов видов к бореальному поясу, к районам Сибири, Дальнего Востока либо к северным районам Китая и Японии. Это позволило наметить основные типы геоэлементов. В собственно геоэлементах (см. приложение) учитывались флористические связи районов, значительно отличающихся по количественному соотношению элементов разных типов. В наименованиях геоэлементов на последнем месте в большинстве случаев дано указание на основную часть ареала данных видов. Такой путь типизации ареалов применяется широко, но далеко не всеми флористами. По сопредельным районам аналогично анализировалась флора степей Китая [Лавренко, 1970].

Плюрирегиональный тип. Один из представителей — сорное растение, другой — растение светлых лесов и лесных лугов умеренных поясов Земли; играет заметную роль в травяном покрове некоторых ассоциаций дубняков.

Голарктический тип. Составляющие виды не имеют заметных общих эколого-ценотических особенностей. Наряду с лесными (5 экологически разнообразных видов) элемент включает лугово-боровые, луговые и скальные растения.

Бореальный тип. К данному типу отнесено 9 геоэлементов. Из 19 видов только 5 (*Trientalis europaea*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Viola selkirkii*, *Orthilia secunda*) являются таежными растениями. Прочие виды — растения либо светлых лесов, либо лугов умеренного пояса. Обращает на себя внимание проникновение значительного числа бореально-луговых растений в горы Средней Азии.

Дизъюнктивный тип. Выделяемые 5 элементов указывают на прежние связи неморальных флор Европы и Азии, а отчасти и Северной Америки.

Евразийский тип. Включает 3 геоэлемента. По экологической пестроте растений с евразийским ареалом данные геоэлементы можно сопоставить с бореальными и голарктическими.

Сибирский тип. Включает 4 геоэлемента. Сюда отнесены лесные сибирские растения, ареалы которых в той или иной степени захватывают Дальний Восток. Следует отметить проникновение 2 видов на юг, до гор Средней Азии и Гималаев.

Дальневосточный тип. К данному типу отнесены 10 геоэлементов, включающих 41 вид, отличительной чертой распространения которых является довольно полная представленность в большинстве районов Дальнего Востока. Широкое распространение этих растений на Камчатке и в Охотии указывает на наличие в дальневосточной флоре своеобразных бореальных элементов (таежные растения, представители светлых лесов, луговые и лугово-болотные растения). Многие из них встречаются также в Сибири, достигая иногда гор Средней Азии (*Aegopodium alpestre*). Своеобразен североамериканско-дальневосточный элемент, включающий довольно архаичные папоротники

(*Adiantum pedatum*, *Osmunda cinnamomea*, *Polypodium virginianum*).

Условно к данному типу геоэлемента отнесены среднеазиатско-южнодальневосточный и монгольско-восточноазиатский виды (*Muhlenbergia huegelii*, *Paraixeris denticulata*). Первый проникает по горам Азии до Гималаев; второй приводится для Юго-Восточной Азии.

Маньчжурский тип. Включает 16 геоэлементов. Маньчжурские растения — наиболее обширная группа во флоре дубняков Южного Сихотэ-Алиня. Выделяемые геоэлементы отражают распространение маньчжурских растений в сопредельных районах. С флорой Японии маньчжурскую флору связывают 132 вида, с даурской — 68, с флорой Охотии — 10 видов. Некоторые широко распространенные в маньчжурской флористической области растения встречаются также в Сибири (7 видов), Северной Америке (3 вида), Центральной Азии (3 вида) и в Гималаях (2 вида). Маньчжурские виды — это преимущественно растения хвойно-широколиственных лесов, но есть среди них дубравные и луговые формы. Наряду с самобытными растениями Восточной Азии встречаются виды, слабо обособленные от их европейских и сибирских сородичей (*Spiraea ussuriensis*, *Betula platyphylla*, *Lathyrus komarovi*), что свидетельствует о различных путях становления маньчжурской флоры.

Анализ геоэлементов флоры дубняков Южного Сихотэ-Алиня показывает исключительное значение в ее формировании маньчжурских растений, которые составляют 70% всего видового состава. Большинство из них являются прямыми потомками древнего восточно-азиатского неморального флористического комплекса. Можно отметить также следы связей с флорами неморальных флор Европы, Азии и Северной Америки, о чем свидетельствуют растения широколиственных лесов с дизъюнктивными ареалами (*Osmorhiza aristata*, *Asperula odorata*, *Phryma leptostachya*, *Athyrium ruscinosorum*), хотя для флоры дубняков это немногочисленные и довольно чуждые элементы. Распространена маньчжурская (в том числе и дубравная) флора на юге Восточной Сибири, севере Центральной Азии, а также в Японии.

Существенным компонентом во флоре дубняков являются в широком смысле бореальные растения. Их насчитывается 89 видов (собственно бореальные геоэлементы, большинство голарктических, сибирских, часть евразийских и дальневосточных видов). Маньчжурская флора, имея в своем составе неморальные, дубравные, луговые и умеренные растения, обладает всеми необходимыми ценоотическими элементами для формирования сложного, занимающего все элементы ландшафта растительного покрова. Поэтому существование многочисленных бореальных лесных и луговых растений в составе дубняков Южного Сихотэ-Алиня вряд ли можно рассматривать как результат случайного проникновения и расселения по маньчжурской флористичес-

кой области чуждых пришельцев. Некоторые лесные растения вполне обычны как в бореальных травяных лесах, так и в дубравах (*Pteridium aquilinum*, *Cypridium guttatum*, *Vicia cracca*, *Melica nutans*, *Viola collina*, *Lathyrus humilis*, *Trifolium lupinaster*, *Paris hexaphylla*, *Lamium barbatum*). Они могли быть поглощены дубравной флорой в более теплые фазы антропогена при расширении ареала дубняков за счет бореальных лесов. Но возможно, что они являются остатками бореальной флоры, теснившей маньчжурские элементы в периоды похолодания. В пользу последнего предположения свидетельствуют другие бореальные растения, участие которых в современных дубовых лесах носит случайный характер (*Hieracium umbellatum*, *Festuca supina*, *Rosa acicularis*, *Trisetum sibiricum*, *Luzula pallescens*, *Cerastium pauciflorum*, *Carex falcata*, *C. vanheurckii*, *Aegopodium alpestre*).

Большое разнообразие ареалов бореальных растений, довольно четкое выделение наряду с панбореальными сибирскими и дальневосточными элементами во флоре дубняков позволяют предполагать, что флора дубрав Южного Сихотэ-Алиня сохраняет следы неоднократных вторжений различных бореальных элементов на территорию уссурийского флористического района.

Ценоотический анализ флоры дубняков

Для проведения ценоотического анализа флоры мы воспользовались указаниями на приуроченность видов к той или иной формации растительности [Определитель растений..., 1966], в затруднительных случаях обращались к другим упомянутым источникам, а также учитывали результаты наших исследований и сведения об ареалах интересующих нас видов.

Вся флора разделена на следующие типы ценоэлементов: неморальный, бореально-лесной, дубравный, луговой, таежный, умеренный, боровой, скальный и зарослевый. В основном эти типы связываются с крупными эколого-фитоценологическими единицами растительности, не имеющими строгого таксономического значения, но четко различимыми с точки зрения ботанико-географической и экологической. Каждый из них имеет своеобразное флористическое ядро, состоящее из ряда ценоэлементов, указывающих на географические или эколого-ценогенетические связи с конкретными лесными формациями. Выделение ценоэлементов возможно после статистически достоверного сопоставления состава многих участков фитоценозов всех интересующих формаций. Такими материалами мы не располагаем и ограничиваемся выделением типов и подтипов (обычно переходных) ценоэлементов.

Неморальный тип включает мезофильную и мезо- и микромезотермную теневыносливую флору, свойственную смешанным широколиственным и хвойно-широколиственным лесам. Типичные деревья — многочисленные широколиственные породы,

согосподствующие или просто участвующие в древостоях долинных ильмово-ясеневых лесов Приморья. К неморальному комплексу относятся теневыносливые лиственные деревья второго и третьего древесных ярусов этих лесов, а также некоторые хвойные породы (*Pinus koraiensis*, *Abies holophylla*). Кедр корейский, однако, не чужд и таежным ценозам, поэтому его вместе со спутниками относят к таежно-неморальному подтипу.

Характерны мезофильные лесные кустарники (жимолости, бересклеты, чубушники и т. д.), лианы, некоторые папоротники (*Dryopteris buschiana*, *D. wladivostokensis*, *Athyrium rufosorum*, *A. rubripes*, *Adiantum pedatum*, *Polystichum braunii*), осоки (*Carex campylorhina*, *C. siderosticta*) и широколистный — мезофильные теневыносливые травы (*Osmorhiza aristata*, *Cardamine leucantha*, *Asarum sieboldii*, *Thalictrum filamentosum*, *Saussurea subtriangulata*, *Lilium distichum*).

Неморальная флора наиболее характерна для дубняков явно производного характера, пришедших на смену хвойно-широколиственным и широколиственным мезофильным лесам.

Бореально-лесной тип. Это флора более микротермных, а также мезофильных лесов, развивающихся на довольно богатых почвах, образованных обычно светолюбивыми древесными породами (*Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *Pinus sylvestris*, *Betula platyphylla*, *Populus davidiana*), под пологом которых обычно развит подлесок и травяной покров. Самобытность флоры светлых травяных лесов Сибири неоднократно привлекала внимание исследователей в связи с обсуждением четвертичной истории ландшафтов Северной Евразии [Крашенинников, 1937, 1939; Клеопов, 1941]. Установлены особенности флоры сосновых, березовых и лиственничных травяных лесов Западной Сибири [Крылов, Речан, 1967].

Наряду с собственно бореально-лесными видами данный тип включает лугово-лесную флору, что позволяет связать происхождение бореально-лесных трав и кустарников не только с осветлением лесов в условиях плейстоценовой лесостепи, но в большей степени с поглощением плейстоценовыми лесными формациями мезофитных и ксеромезофитных лугов.

Растения данного типа ценоэлемента широко представлены в дубовых лесах (*Carex reventata*, *C. pallida*, *Vicia unijuga*, *Lathyrus humilis*, *Melica nutans*, *Solidago decurrens* и др.), они легко отличимы от собственно дубравных спутников распространением также в Южной, Средней и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке вплоть до Камчатки. Несколько условно к данному типу отнесены виды папоротников, имеющие широкие ареалы вне бореально-лесной области, но в Сибири и на Дальнем Востоке по участию в растительном покрове подобные бореально-лесным травам и кустарникам (*Pteridium aquilinum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Osmunda cinnamomea*).

К бореально-лесным видам мы причисляем и эндемики юга

Дальнего Востока, представляющие собой лишь географические расы европейско-сибирских и сибирских лесных видов (*Lathyrus komarovii*, *Spiraea ussuriensis*), формационные связи которых в Сихотэ-Алине носят случайный характер, чем подчеркивается их чуждость господствующим дубравным, неморальным и таежным лесам.

Дубравный тип объединяет самобытное ядро флоры дубняков и ряд лугово-дубравных видов. Все они характеризуются микромезотермностью, мезомегатрофностью, ксеромезофильностью и относительным светолюбием. По последним двум показателям дубравная флора существенно отличается от собственно неморальной. Дендрофлора дубняков в большинстве случаев представлена двумя древесными видами (*Quercus mongolica* и *Betula davurica*) и двумя видами кустарников (*Corylus heterophylla* и *Lespedeza bicolor*).

Травы — спутники дуба монгольского — довольно многочисленны и представлены высоким разнотравьем (*Bupleurum longiradiatum*, *Doellingeria scabra*, *Dictamnus dasycarpus*, *Lathyrus davidii*, *Synurus deltoides*, *Cimicifuga dahurica*) и типичным разнотравьем (*Artemisia stolonifera*, *A. keiskeana*, *Asperula platygalium*, *Atractylodes ovata*, *Adenophora pereskiiifolia*, *Vincetoxicum acuminatum*, *Viola collina*, *Circaea cordata*, *Lysimachia clethroides*). Все перечисленные виды по жизненной форме и экологическим особенностям близки к луговому разнотравью и нередко могут встретиться в составе травостоя лугов по опушкам лесов или даже на открытых склонах. Это свидетельствует о генетической связи ряда представителей дубравных ценоэлементов с луговой флорой.

Для флоры дубняков характерны габитуально широколиственные, т. е. напоминающие теневые травы широколиственных лесов, но эколого-ценотически дубравные виды (*Convallaria keiskei*, *Jeffersonia dubia*, *Chloranthus japonicus*, *Polygonatum involucreatum*). Их можно встретить и в неморальных ценозах, и в дубняках, и на опушках леса.

Луговой тип. Луговые травы обнаруживаются в большинстве ассоциаций дубняков. Тип может быть подразделен на четыре подтипа: луговой, лугово-луговой, сухолуговой и болотно-луговой. Собственно луговые растения в дубняках составляют незначительную, но разнообразную по составу примесь в травостое (*Sanguisorba officinalis*, *Lilium pensylvanicum*, *Cimicifuga simplex*, *Lychnis fulgens*, *Paeonia lactiflora*, *Lycopus lucidus*, *Veronica sibirica*, *Galium verum* и многие др.).

Лесо-луговые растения, в отличие от собственно луговых, имея оптимум также на среднеувлажненных лугах, неплохо развиваются в лесу. Во флоре дубняков их насчитывается 14 видов (*Veratrum ussuriense*, *Anthriscus sylvestris*, *Trisetum sibiricum*, *Achnatherum effusum*, *Equisetum pratense*, *Geranium wlassovianum* и др.).

Представители сухолугового подтипа не менее разнообразны и составляют ядро флоры суходольных лугов, развивающихся на плакорах в периодически засушливых районах или на инсолированных склонах со скелетными почвами (*Spodiopogon sibiricus*, *Carex hypochlora*, *Allium strictum*, *Dianthus amurensis*, *Silene repens*, *Fragaria orientalis*, *Pseudolysimachion dahurica*, *Syneilesis aconitifolia*, *Artemisia gmelinii* и др.). В дубовых лесах элементы сухих (остепненных) лугов встречаются по прогалинам или в качестве примеси в травяном ярусе дубняков на сухих почвах.

Болотно-луговые растения для дубняков обычно не характерны, и участие их во флоре формации носит локальный или случайный характер.

Другие типы ценоэлементов мы не рассматриваем, так как их представители не являются постоянными и типичными компонентами флоры дубняков. В различных ассоциациях и во флоре формации в целом суммарное участие таежной, боровой, умерной, скальной и сорной флоры составляет от 5 до 11%.

В таблице приведены данные о распределении флоры дубняков по типам и подтипам ценоэлементов. Для всех дубовых лесов Сихотэ-Алиня характерно участие неморальных ценоэлементов (всего 122 вида), что объясняется развитием дубняков в поясе широколиственно-хвойных лесов. Особенно существенную роль играет неморальная флора в дубняках широколиственных, которые в большинстве случаев можно рассматривать в качестве производных от кедровников и чернопихтарников. В дубняках осочково-разнотравных (свежих) и сухих рододендрово-леспедецевых наблюдается закономерное падение участия неморальных видов.

Так же высоко участие в дубняках бореально-лесной флоры: в разных группах ассоциаций насчитывается свыше 20 видов и в дубняках в целом — 64 вида. При переходе от влажных дубняков к сухим увеличивается доля дубравных видов и несколько повышается участие луговых растений. Общее число луговых видов, встреченных в разреженных дубняках, достигает 67. В сухих местообитаниях встречаются преимущественно боровые элементы, а таежные, напротив, локализуются во влажных дубняках.

Чтобы получить более полное представление о роли тех или иных элементов в дубняках, отметим виды, склонные к доминированию, и коснемся синузидального сложения фитоценозов. На достаточно увлажненных почвах структура подчиненных синузид дубовых лесов практически не отличается от структуры подлеска и травяного яруса хвойно-широколиственных лесов: имеется хорошо выраженный подчиненный древесный ярус из граба (*Carpinus cordata*) или кленов (*Acer pseudosieboldianum*, *A. mono*), обычно хорошо развит подлесок с участием *Corylus mandshurica*, *Philadelphus tenuifolius* и других неморальных ме-

зофильных кустарников. Травяной ярус представляет собой разреженную синузид сложного состава из папоротников, широколиственных и длиннокорневищных осок. Такие леса отличаются от коренных кедрово-широколиственных эдификаторной синузид с преобладанием дуба и спорадическим участием некоторых дубравных трав.

В дубняках осочково-разнотравных (свежих) структура древостоя проще — менее значительна примесь крупных широколиственных деревьев и слабо развит ярус кленов. Подлесок, если он развивается, представлен куртинами лещины разнолистной или лещины маньчжурской, реже леспедецы двухцветковой. В сомкнутом травяном покрове согосподствуют разнотравье и рыхлодерновинные осочки (*Carex reventa*, *C. lanceolata*, *C. subbracteata*), а длиннокорневищные осоки и широколиственные встречаются в незначительном количестве. Таким образом, ведущую роль в образовании структуры фитоценозов играют дубравные и бореально-лесные виды.

Ценоотический состав флоры дубняков

| Тип и подтип цено-элементов | Дубняки в целом | Дубняки по группам ассоциаций | | |
|------------------------------|-----------------|-------------------------------|-----------------------|---------------------------|
| | | широколиственные | осочково-разнотравные | рододендрово-леспедецевые |
| Неморальный | | | | |
| Неморальный | 91/26,3 | 59/39,3 | 42/30 | 19/19 |
| Таежно-неморальный | 30/8,7 | 25/16,7 | 12/8,6 | 10/10 |
| Умерно-неморальный | 1/0,3 | 2/1,3 | 1/0,7 | — |
| Итого | 122/35,3 | 86/57,3 | 55/39,3 | 29/29 |
| Бореально-лесной | | | | |
| Лесной | 47/13,6 | 22/14,7 | 22/15,7 | 13/13 |
| Лугово-лесной | 17/4,9 | 6/4,0 | 7/5,0 | 8/8 |
| Итого | 64/18,5 | 28/18,7 | 29/20,7 | 21/21 |
| Дубравный | | | | |
| Дубравный | 41/11,9 | 17/11,4 | 27/19,3 | 26/26 |
| Неморально-дубравный | 5/2,45 | 2/1,3 | 3/2,1 | 2/2 |
| Лугово-дубравный | 5/1,45 | — | 2/1,4 | 3/3 |
| Умерно-дубравный | 3/0,9 | 2/1,3 | 2/1,4 | — |
| Итого | 54/15,7 | 21/14,0 | 34/24,3 | 31/31 |
| Луговой | | | | |
| Луговой | 32/9,3 | 1/0,7 | 5/3,6 | 3/3 |
| Лесо-луговой | 14/4,1 | 3/2,0 | 5/3,6 | 5/5 |
| Сухолуговой | 15/4,3 | 1/0,7 | 4/2,9 | 4/4 |
| Умерно- и неморально-луговой | 3/0,9 | — | — | — |
| Итого | 67/19,5 | 5/3,3 | 14/10,0 | 12/12 |
| Прочие | 38/11 | 10/6,7 | 8/5,7 | 7/7 |

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — %.

В сухих дубняках неморальные элементы встречаются обычно в ничтожном количестве. Из дубравных видов леспедеца часто очень обильна, но с пониженной жизнестойкостью. Для сухих местообитаний характерны обилие таких дубравных трав, как *Melampyrum roseum*, и постоянное присутствие в небольшом числе многих других дубравных видов.

Среди доминант подлеска и травяного яруса можно отметить боровой *Rhododendron mucronulatum*, бореально-лесную ксеромезофильную осочку — *Carex vanheurckii* — и типчак — *Festuca pseudosulcata*.

Сопоставление состава и структуры фитоценозов дубрав Южного Сихотэ-Алиня и среднерусских дубрав [Нешатаев, Плавников, 1974] показало их эколого-физиономическое сходство и доминирование в древостое ксеромезофильных относительно светолюбивых видов дуба. Флористическое сходство сопутствующих дубравных и бореально-лесных растений ничтожно. Оно исчерпывается общим видом *Pteridium aquilinum*, парой систематически близких дубравных видов (*Convallaria majalis* — *C. keiskei*) и бореально-лесными осочками (*Carex rhizina* — *C. reventata*). Вследствие присутствия в дубравах видов неморального происхождения флористическая общность между среднерусскими и дальневосточными дубравами более значительна. Можно отметить общий с дизъюнктивным ареалом вид — *Asperula odorata* — и викарирующие виды: *Carex pilosa* — *C. campylorhina*, *Tilia cordata* — *T. amurensis*, *Euonymus verrucosa* — *E. pauciflora*, *Corylus avellana* — *C. manshurica*, что свидетельствует в пользу флористического родства европейского и восточноазиатского неморальных комплексов, но не дает права говорить о прямой генетической связи европейских и дальневосточных дубрав. Аналогично флоре среднерусских дубрав флора дубрав Сихотэ-Алиня включает много бореальных видов, из которых некоторые (*Carex reventa*, *Vicia unijuga*, *Pteridium aquilinum*, *Lathyrus humilis*) играют заметную фитоценотическую роль.

Интерес, с ботанико-географической точки зрения, представляет географо-генетический обзор некоторых постоянных спутников монгольского дуба. Дубняки обычно рассматриваются как одна из мезофильных неморальных формаций либо как ксеромезофильный дериват неморального комплекса. Действительно, во флоре дубняков Южного Сихотэ-Алиня преобладают виды широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, что объясняется современными условиями: климат и окружающая зональная растительность способствуют насыщению всей растительности нижнего пояса гор неморальными элементами. В собственно дубравной флоре также встречается ряд представителей, неморальное происхождение которых подтверждается их систематическими связями и жизненными формами, напоминающими растения широколиственных лесов. К этой группе можно отнести из деревьев *Quercus mongolica* и *Betula davurica*, из

кустарников *Corylus heterophylla*, из трав *Convallaria keiskei*, *Polygonatum involucreatum*, *Jeffersonia dubia* и, возможно, *Chloranthus japonicus*. Эти элементы дубравной флоры отличаются от настоящих неморальных растений светолюбием и способностью произрастать не только на влажных, но преимущественно на свежих местообитаниях. Четкая систематическая обособленность данных видов среди дальневосточной флоры свидетельствует о древности их отделения от неморальных предков.

В свите дуба монгольского своеобразную группу составляют растения разнотравно-лугового облика, но имеющие крупные размеры при ксеромезофильной специализации (*Vupleurum longiradiatum*, *Dictamnus dasycarpus*, *Lathyrus davidii*, *Synurus deltoides*, *Doellingeria scabra*).

Vupleurum longiradiatum — лугово-дубравное растение с даурско-японско-маньчжурским ареалом. Вместе с *Vupleurum sachalinense* F. Schmidt (эндемичное сахалинское луговое растение) и двумя западнокавказскими эндемиками относится к подсекции *Archaeopleurum* Lincz., в которую И. А. Линчевский [1950] включает растения, принадлежащие к комплексу видов, исходному для других групп видов рода *Vupleurum*.

Dictamnus dasycarpus — даурско-маньчжурский дубравно-лесостепной вид. В Средней Азии и Южной Европе он замещается близкими лугово-степными видами. *Dictamnus dasycarpus* в дубняках отчетливо связан с центральной осочково-разнотравной группой ассоциаций.

Lathyrus davidii — японско-маньчжурское лугово-дубравное растение. Относится к секции *Orobastrum* Boiss., в которой очень отчетливо отличается от всех прочих видов.

Synurus deltoides — даурско-японско-маньчжурский лугово-дубравный вид. Единственный представитель рода.

Doellingeria scabra — японско-маньчжурский дубравный вид. Единственный представитель рода.

К этой группе видов примыкает *Angelica amurensis* — японско-маньчжурское дубравно-луговое растение; вместе с дальневосточными эндемиками *A. sachalinensis* Maxim. и *A. jaluana* Nakai эта группа выделяется в секцию *Anisopleura* Maxim., что также указывает на самобытность дальневосточной луговой флоры, с которой длительное время была связана дубравная флора.

В рассмотренной группе видов мы обнаруживаем чрезвычайно примечательный элемент дубравной флоры — прибежища не только эндемичных видов, но и эндемичных родов или четко обособленных архаичных секций. По ареалу это либо древние эндемики Дальнего Востока, широко распространенные еще до отделения от материка Японских островов, либо потомки евразийских растений с даурско-маньчжурским ареалом, отделенным от ареалов их среднеазиатских и южноевропейских сородичей. Своим габитусом они никак не напоминают неморальные растения. Их жизненная форма и экологические особенности

(некоторая устойчивость к засухе и требовательность к теплу) говорят, скорее, об их лесостепном происхождении.

Своеобразие сухих лугов юга Дальнего Востока подчеркивают также архаичные восточноазиатские злаки: *Spodiopogon sibiricus*, *Arundinella hirta* (Thunb.) Tanaka, *Miscanthus purpurascens* Anderss. Эколого-физиономические особенности обширных лугов Приамурья, суходольных разнотравно-арундинелловых лугов приханкайских районов Приморья и серийных разнотравно-мискантусовых лугов южного Приморья неоднократно приводили исследователей к сопоставлению травяной растительности юга Дальнего Востока и прерий Северной Америки [Коржинский, 1892; Ярошенко, 1955]. Однако в умеренном поясе Старого Света мы не встречаем коренного лесостепного ландшафта со злаково-высокоразнотравными лугами, подобного высокоотравной прерии Северной Америки. Четвертичная история ландшафтов и современная физико-географическая обстановка не способствовали формированию в Европе и Азии подобных лесолуговых (лесостепных) комплексов. Тем не менее наличие в современной флоре таких своеобразных элементов, как высокое ксеромезофильное относительно термофильное разнотравье и крупные злаки, с учетом их систематической самобытности, позволяет предположить автохтонность развития в третичное время на востоке Азии высокотравных прерий в комплексе с дубовыми лесами.

Дубняки в своем составе содержат разнотравье, экологически сходное с разнотравьем суходольных лугов и светлых лесов (*Asperula platygalium*, *Adenophora pereskiiifolia*, *Vincetoxicum acuminatum*, *Artemisia stolonifera*, *A. keiskeana*, *Lysimachia clethroides*, *Atractylodes ovata*).

По представлениям И. М. Крашенинникова [1946], *Artemisia stolonifera* и *A. keiskeana* принадлежат к различным сериям наименее специализированного в роде *Artemisia* цикла *Vulgares* и как представители древней умеренно-лесной флоры Восточной Азии могут быть признаны за мало переработанные архаичные типы полыней. Хотя в новой обработке рода *Artemisia* для «Флоры СССР» [1958] П. П. Поляков в корне пересматривает внутривидовую систему, данные виды им выделяются в особые ряды, объединяющие дальневосточные растения.

Характерным растением дубняков является *Atractylodes ovata* — один из немногих (двух-трех) представителей восточноазиатского рода. *Vincetoxicum acuminatum* и *Lysimachia clethroides* — также хорошо обособленные японско-маньчжурские дубравные растения.

Более узкий ареал имеет эндемичная для Приморья и Корейского полуострова *Asperula platygalium* — обычное растение горных дубняков Сихотэ-Алиня. Во «Флоре СССР» [1953] в ряд *Paniculatae* Pobed. включены также родственные виды лугов, кустарниковых зарослей и горных степей умеренного пояса Ев-

разии, представляющие, очевидно, более молодые специализированные формы. Следует отметить, что разрыв ареалов родственных дальневосточных и европейско-сибирских растений произошел, по-видимому, в доплейстоценовое время, так как географически ближайший алтайско-джунгарский горностепной вид (*Asperula paniculata*) обособлен не только экологически и географически, но также и морфологически от дальневосточных родственных видов ясенников и не может быть поставлен в прямое родство с ними.

Анализ ареалов и систематического положения ряда представителей дубравного разнотравья свидетельствует о том, что дубравный ценоэлемент обособился экологически и ценологически на востоке Азии в третичный период. Кроме того, экологические особенности собственно разнотравных дубравных видов указывают на древность их позиций в горных дубовых лесах.

Обогащение флоры дубняков типичными луговыми растениями и представителями сибирских лесных формаций произошло, по-видимому, в относительно позднее время, так как в большинстве случаев мы встречаемся здесь с неизменными растениями сибирских лесостепей и травяных лесов.

Выводы

1. Флору дубняков Южного Сихотэ-Алиня составляют 350 видов, 70% которых имеет маньчжурский тип ареала. Многие маньчжурские растения распространены также в сопредельных районах юга Восточной Сибири и севера Центральной Азии, а также в Японии.

2. В широком смысле бореальные растения являются важным элементом флоры дубняков, составляя 25% общего числа видов.

3. Флора широкоотравных дубняков отличается богатством неморальных элементов; данная группа ассоциаций возникла на месте коренных хвойно-широколиственных или широколиственно-хвойных лесов.

4. В осочково-разнотравных и леспедецевых дубняках наиболее полно представлены дубравные элементы флоры, причем в первой группе ассоциаций многие дубравные виды оптимально развиваются и имеют высокую степень постоянства.

5. По эколого-морфологическим признакам растения дубравных ценоэлементов можно разделить на три основные группы: широкоотравье, разнотравье и высокое ксеромезофильное разнотравье. Широкоотравье вместе с дубом монгольским и лещиной разнолистной указывают на генетическую связь дубравной флоры с неморальным комплексом. Разнотравье представляет собой автохтонное флористическое ядро горных дубняков Восточной Азии. Высокое разнотравье свидетельствует о флорогенетическом родстве дубняков с древним восточноазиатским лесо-

степным комплексом, травяные сообщества которого эколого-физиономически могут быть сопоставлены с высокотравной прерией.

6. Относительно молодыми элементами во флоре дубняков являются бореальные лесные и луговые растения, проникавшие в Сихотэ-Алинь из Сибири и с севера Дальнего Востока в течение антропогена. Лишь немногие из них приобрели в условиях маньчжурской флористической области видовую самостоятельность.

ГЕОЭЛЕМЕНТЫ
СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДУБНЯКОВ
ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

Плюрирегиональный тип

1. Плюрирегиональный геоэлемент: *Lappula myosotis* Moench, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

Голарктический тип

2. Голарктический геоэлемент: *Hieracium umbellatum* L., *Erigeron acer* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Thelypteris palustris* Schott, *Milium effusum* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Chelidonium majus* L., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Cypripedium calceolus* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Equisetum sylvaticum* L., *E. pratense* Ehrh.

Бореальный тип

3. Восточноевропейско-азиатско-американский бореальный геоэлемент: *Festuca supina* Schur, *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, *Rosa acicularis* Lindl., *Cypripedium guttatum* Sw., *Stellaria diffusa* Willd. ex Schlecht.

4. Восточноазиатско-панбореальный геоэлемент: *Trientalis europaea* L., *Spiraea salicifolia* L., *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror.

5. Гималайско-панбореальный геоэлемент — *Oxalis acetosella* L.

6. Среднеазиатско-панбореальный геоэлемент: *Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim., *Trisetum sibiricum* Rupr., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.

7. Кавказско-панбореальный геоэлемент — *Viola selkirkii* Pursch. ex Goldie.

8. Кавказско-среднеазиатско-панбореальный геоэлемент — *Luzula pallescens* Sw.

9. Кавказско-среднеазиатско-палеобореальный геоэлемент — *Galium boreale* L.

10. Средиземно-панбореальный геоэлемент — *Orthilia secunda* (L.) House.

11. Южноевропейско-среднеазиатско-панбореальный геоэлемент: *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Galium verum* L., *Vicia cracca* L.

Дизъюнктивный тип

12. Алтайско-маньчжурский дизъюнктивный геоэлемент — *Anemone umbrosa* C. A. Mey.

13. Южносибирско-маньчжурский дизъюнктивный геоэлемент — *Schizachne callosa* (Turcz.) Roshv.

14. Кавказско-южносибирско-японско-китайский дизъюнктивный геоэлемент — *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Makino et Yabe.

15. Среднеазиатско-алтайско-восточноазиатский дизъюнктивный геоэлемент — *Polypodium ussuriense* (Regel et Maack) Regel.

16. Североамериканско-дальневосточно-южносибирско-европейский дизъюнктивный геоэлемент — *Asperula odorata* L.

Евразийский тип

17. Евразийский геоэлемент: *Circaea alpina* L., *Melica nutans* L., *Equisetum hyemale* L., *Viola collina* Bess., *Hieracium virosum* Pall., *Serratula coronata* L., *Dianthus superbus* L., *Luzula multiflora* (Retz.) Lej., *Allium senescens* L., *A. strictum* Schrad., *Prunella vulgaris* L., *Impatiens noli-tangere* L.

18. Восточноевропейско-азиатский геоэлемент: *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Silene repens* Patrin.

19. Дальневосточно-южноазиатско-европейский геоэлемент — *Torilis japonica* (Houtt.) DC.

Сибирский тип

20. Маньчжурско-южносибирский геоземлет: *Stellaria bungeana* Fenzl, *Cerastium pauciflora* Stev. ex Ser., *Sambucus sibirica* Nakai, *Carex arnellii* Christ ex Scheutz, *Anemone reflexa* Steph.

21. Дальневосточно-евросибирский геоземлет: *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Caecalia hastata* L.

22. Гималайско-дальневосточно-южносибирский геоземлет — *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng.

23. Среднеазиатско-восточноевропейско-сибирский геоземлет — *Trifolium lupinaster* L.

Дальневосточный тип

24. Дальневосточный геоземлет: *Populus davidiana* Dobe, *Dendranthema pallasianum* (Fisch. ex Bess.) Worosch., *Pleurospermum camtschaticum* Hoffm., *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr., *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda, *Anemone amurensis* (Korsh.) Kom., *Paris hexaphylla* Cham., *Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker, *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel., *Carex longirostrata* C. A. M., *Lamium barbatum* Sieb. et Zucc., *Epipactis papillosa* Franch. et Savat., *Ron ochotensis* Trin.

25. Даурско-дальневосточный геоземлет: *Carex amurensis* Kük., *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl., *Cimicifuga simplex* Wormsk., *Spiraea sericea* Turcz.

26. Восточносибирско-дальневосточный геоземлет: *Festuca pseudosulcata* Drob., *Viola sachalinensis* De Boiss., *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim., *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn, *Carex falcata* Turcz., *Spiraea betulifolia* Pall., *Carex vanheurckii* Muell., *C. pallida* C. A. Mey., *Thalictrum contortum* L.

27. Южносибирско-дальневосточный геоземлет: *Cypripedium macranthum* Sw., *Vicia amoena* Fisch., *V. unijuga* A. Br.

28. Сибирско-дальневосточный геоземлет: *Sedum aizoon* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.

29. Среднеазиатско-сибирско-дальневосточный геоземлет — *Aegopodium alpestre* Ledeb.

30. Североамериканско-сибирско-дальневосточный геоземлет — *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata.

31. Среднеазиатско-южнодальневосточный геоземлет — *Muhlenbergia hu-egellii* Trin.

32. Монгольско-восточноазиатский геоземлет — *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai.

33. Североамериканско-дальневосточный геоземлет: *Maianthemum dilatatum* (Howell.) Nels. et Macbr., *Clematis fusca* Turcz., *Galium kamtschaticum* Steller ex Schult., *Adiantum pedatum* L., *Osmunda cinnamomea* L., *Polypodium virginianum* L.

Маньчжурский тип

34. Маньчжурский геоземлет: *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Atractylodes ovata* (Thunb.) DC., *Geranium maximoviczii* Regel et Maack, *Euonymus sacrosanctus* Koidz., *Acanthopanax sessiliflorum* (Rupr. et Maxim.) Seem., *Viburnum burejaeticum* Regel et Herd., *Crataegus pinnatifida* Bunge, *Rubus crataegifolius* Bunge, *Aster trinervius* D. Don, *Acer ginnala* Maxim., *A. mono-* *shurica* (Regel) Nakai, *Tilia amurensis* Rupr., *T. mandshurica* Rupr., *T. taquetii* Schneid., *Deutzia amurensis* (Regel) Airy Shaw, *Lilium distichum* Nakai, *Smilacina hirta* Maxim., *Artemisia sylvatica* Maxim., *Rubia chinensis* Regel et Maack, *Angelica maximoviczii* (Fr. Schmidt.) Benth. ex Maxim., *Philadelphus tenuiflorus* Rupr. et Maxim., *Spiraea ussuriensis* Pojark., *Scutellaria ussuriensis* (Regel) Kudo, *Pseudostellaria sylvatica* (Maxim.) Pax, *Lonicera maximoviczii* (Rupr.) Regel, *Ribes mandshuricum* (Maxim.) Kom., *R. maximoviczianum* Kom., *Euonymus pauciflorus* Maxim., *Corylus mandshurica* Maxim., *Dryopteris buschiana* Fomin, *Vitis amurensis* Rupr., *Syneilesis aconitifolia* (Bunge) Maxim., *Silene macrostyla* Maxim., *Larix lubarskii* Sukacz., *Poa pseudonemoralis* Skvorts.

35. Корейско-южноманьчжурский геоземлет: *Athyrium subspinulosum* (Christ) Ching, *Abies holophylla* Maxim., *Pedicularis mandshurica* Maxim., *Paeonia vernalis* Mandl., *Fraxinus rhynchophylla* Hance, *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc., *Carex quadriflora* (Kük.) Ohwi, *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *Malus mandshurica* (Maxim.) Kom., *Acer mandshuricum* Maxim., *Prenanthes tatarinowii* Maxim., *Saussurea subtriangulata* Kom., *Desmodium oxyphyllum* DC., *Rubus komarovii* Nakai ex Juz., *Syringa wolfii* Schneid., *Acer barbinerve* Maxim., *Asperula maximoviczii* Kom.

36. Японско-корейско-южноманьчжурский геоземлет: *Asarum sieboldii* Mig., *Carpinus cordata* Blume, *Chimaphila japonica* Mig., *Quercus dentata* Thunb., *Epimedium grandiflorum* Morr., *Lonicera praeflorens* Batal., *Arisaema japonicum* Blume, *Juniperus rigida* Sieb., *Sedum viviparum* Maxim., *Ligularia splendens* (Levl. et Vant) Maxim., *Carpesium triste* Maxim., *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz., *Actinidia arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch. ex Mig., *Polystichum tripterum* (G. Kunze) C. Presl, *Micromeles alnifolia* (Sieb. et Zucc.) Koehne, *Allium monanthum* Maxim., *Polygonatum involucreatum* (Franch. et Savat) Maxim., *Lysimachia clethroides* Duby, *Rhododendron mucronulatum* Turcz., *Rh. schlippenbachii* Maxim., *Thalictrum tuberiferum* Maxim.

37. Японско-маньчжурский геоземлет: *Melampyrum roseum* Maxim., *Artemisia keiskeana* Mig., *Lathyrus davidii* Hance, *Aconitum kirinense* Nakai, *Vincetoxicum acuminatum* Decne., *Solidago decurrens* Lour., *Plectranthus glaucocalyx* Maxim., *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom., *Doellingeria scabra* (Thunb.) Ness, *Berberis amurensis* Rupr., *Neottia papilligera* Schlechter, *Liparis japonica* (Miq.) Maxim., *Dioscorea nipponica* Makino, *Disporum smilacinum* A. Gray, *Shibateranthus stellata* (Maxim.) Nakai, *Adonis amurensis* Regel, *Ranunculus japonicus* Thunb., *Sanicula rubriflora* Fr. Schmidt ex Maxim., *Codonopsis lanceolata* (Sieb. et Zucc.) Benth. et Hook., *Angelica amurensis* Schischk., *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim., *Plectranthus excisus* Maxim., *Lactuca triangulata* Maxim., *Pyrola renifolia* Maxim., *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., *Trollius chinensis* Bunge, *Chelidonium vernale* (Maxim.) Ohwi, *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Aralia mandshurica* Rupr. et Maxim., *Lonicera gibbiflora* (Rupr.) Dipp., *Chloranthus japonicus* Sieb., *Carex siderosticta* Hance, *Euonymus macroptera* Rupr., *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Rom., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Diarrhena mandshurica* Maxim., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *Athyrium spinulosum* (Maxim.) Milde, *Filipenrula koreana* (Nakai) Nakai, *Ligustrina amurensis* Rupr., *Circaea quadrisulcata* (Maxim.) Franch. et Sav., *Arisaema amurense* Maxim., *Fraxinus mandshurica* Rupr., *Falcata japonica* (Oliv.) Kom., *Veratrum nigrum* L., *Anemone litoralis* (Litv.) Juz., *Lactuca raddeana* Maxim., *Eupatorium lindleyanum* DC., *Polygonum pacificum* V. Petrov ex Kom., *Melandrium firmum* (Sieb. et Zucc.) Rohrb., *Clematis mandshurica* Rupr., *Bupleurum komarovianum* Lincz., *Peucedanum deltoideum* Makino ex Yabe, *Convallaria keiskei* Miq.

38. Охотско-маньчжурский геоземлет: *Athyrium rubripes* (Kom.) Kom., *Caecalia auriculata* DC., *Cirsium schantarense* Trautv. et Mey., *Trigonotis koreana* Nakai, *Carex campylorhina* Krecz., *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Anemone udensis* Trautv. et Mey., *Hemerocallis middendorffii* Trautv. et Mey.

39. Охотско-японско-маньчжурский геоземлет: *Euphrasia maximowiczii* Wettst., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey.

40. Даурско-маньчжурский геоземлет: *Dictamnus dasycarpus* Turcz., *Corydalis remota* Fisch. ex Maxim., *Rubia cordifolia* L., *Iris uniflora* Pall. ex Link., *Fritillaria maximowiczii* Freyn, *Thalictrum baicalense* Turcz. ex Ledeb., *Carex subbracteata* (Kük.) Ohwi, *Aruncus americanus* (Michx.) Raf., *Ajuga multiflora* Bunge, *Rosa davurica* Pall., *Lathyrus komarovii* Ohwi, *Carex komarovii* Koidz., *Smilacina dahurica* Turcz. ex Ledeb., *Crataegus maximowiczii* Schneid., *Lilium buschianum* Lodd., *Fragaria orientalis* Losinsk., *Geranium wlassovianum* Fisch. ex Link., *G. dahuricum* DC., *Saussurea amurensis* Turcz., *Gentiana triflora* Pall., *Veronica sibirica* L., *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rhed., *Vicia japonica* A. Gray, *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv.

41. Даурско-японско-маньчжурский геоземлет: *Betula davurica* Pall., *Campanula punctata* Lam., *Spodiopodon sibiricus* Trin., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) DC., *Patrinia scabiosifolia* Fisch. ex Link., *Calamagrostis brachyticha* Steud., *Cimicifuga dahurica* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Maxim., *Lysimachia davurica* Ledeb., *Carex nanella* Ohwi, *Cardamine leucantha* (Tausch) O. E. Schulz, *Viola brachysepala* Maxim., *Synurus deltoides* (Ait.) Nakai, *Adenophora pereskiifolia* (Fisch. ex Roem. et Schult.) G. Don, *Vicia venosa* (Willd. ex Link.) Maxim., *Ulmus propinqua* Koidz., *Adenophora tetraphylla* (Thunb.) Fisch., *Campanula cephalotes* Nakai, *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Viola acuminata* Ledeb., *Rhamnus davurica* Pall., *Viburnum sargentii* Koehne, *Galium dahuricum* Turcz. ex Ledeb., *Angelica dahurica* (Fisch.) Benth. et Hook., *Aster tataricus* L., *Pseudolysimachion dahurica* (Stev.) Holub, *Angelica czernaëvia* (Fisch. et Mey.) Kitag., *Paeonia lactiflora* Pall., *Asparagus schoberioides* Kunth., *Limnorchis hologlottis* (Maxim.) Nevskii, *Vicia pseudorobus* Fisch. et Mey., *Saussurea pulchella* (Fisch.) DC., *Lychnis fulgens* Fisch., *Lactuca squarrosa* (Thunb.) Miq., *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch., *Menispermum dauricum* DC., *Thesium chinense* Turcz., *Lilium pumilum* Delile, *Achnatherum effusum* (Maxim.) Chang, *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Veratrum ussuriense* (Loes. f.) Nakai, *Lespedeza bicolor* Turcz., *Lycopus lucidus* Turcz. ex Benth., *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch.
42. Североамериканско-японско-маньчжурский геоземлет: *Phryma leptostachya* L., *Onoclea sensibilis* L., *Athyrium rupestris* Christ.
43. Центральноеазиатско-японско-маньчжурский геоземлет: *Astilbe chinensis* (Maxim.) Franch. et Sav., *Adenocaulon adhaerescens* Maxim., *Carex lanceolata* Boott.
44. Сибирско-маньчжурский геоземлет: *Carex reventata* V. Krecz., *Euphorbia discolor* Ledeb., *Potentilla fragarioides* L., *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Polemonium racemosum* (Regel) Kitam., *Tulotis fuscescens* (L.) Czer., *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim.
45. Гималайско-японско-маньчжурский геоземлет: *Actaea acuminata* Wall. ex Royle., *Circaea cordata* Royle.
46. Уссурийский геоземлет: *Asperula platygalium* Maxim., *Euphorbia komaroviana* Prokh., *E. savaryi* Kiss, *Aconitum axilliflorum* Worosch., *Viola austro-ussuriensis* (W. Beck.) Kom., *V. orientalis* (Maxim.) Becker, *Dianthus amurensis* Jacques, *Rosa gracilipes* Chrshan., *Polygonatum acuminatifolium* Kom., *Dryopteris wladivostokensis* (B. Fedisch.) Fomin.
47. Амурско-уссурийский геоземлет: *Adenophora subblata* Kom., *Carex ussuriensis* Kom., *C. xuphium* Kom., *C. hypochlora* Freyn, *Caragana ussuriensis* (Regel) Pojark., *Euphorbia lucorum* Rupr. ex Maxim., *Thalictrum filamentosum* Maxim., *Jeffersonia dubia* (Maxim.) Benth. et Hook., *Gypsophila pacifica* Kom.
48. Японско-курильско-уссурийский геоземлет: *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Paeonia japonica* (Makino) Miyabe et Takeda.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Васильев В. Н. Растительный покров Малого Хингана. — Тр. ДВФ СО АН СССР. Сер. бот., 1937, т. 2, с. 103—272.
- Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с.
- Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 295 с.
- Грубов В. И. Растения Центральной Азии. Л.: Изд-во АН СССР, 1963, вып. 1. 168 с.
- Дылис Н. В., Виппер П. Б. Леса западного склона среднего Сихотэ-Алиня. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 330 с.
- Егорова Т. В. Растения Центральной Азии. Вып. 3. Л.: Наука, 1967. 120 с.
- Жудова П. П. Растительность и флора Судзунского государственного

заповедника Приморского края. — Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. Владивосток, 1967, вып. 4, с. 3—245.

Ильинская С. А., Брысова Л. П. Леса Зейского Приамурья. М.: Наука, 1965. 210 с.

Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, вып. 1, с. 183—256.

Комаров В. Л. Ботанико-географические области бассейна Амура. — Избр. соч. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 515—525.

Комаров В. Л. Приморская область. Южно-Уссурийский край. — Там же, 1953б, с. 527—544.

Комаров В. Л. Типы растительности Южно-Уссурийского края. — Там же, 1953в, с. 545—738.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края: В 2-х т. Л.: Изд-во АН СССР, 1931—1932. 1175 с.

Коржинский С. И. Отчет об исследовании Амурской области как земледельческой колонии. — Изв. Вост.-Сиб. отд-ния РГО, 1892, т. 23, вып. 4—5, с. 73—138.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Сов. ботаника, 1937, вып. 4, с. 16—45.

Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — Там же, 1939, вып. 6—7, с. 67—99.

Крашенинников И. М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, вып. 2, с. 87—196.

Крылов А. Г., Речан С. П. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 223 с.

Куренцова Г. Э. Монгольский дуб и его участие в фитоценозах бассейна реки Сугутинки. — Тр. Горнотаежн. ст. ДВФ СО АН СССР, 1939, т. 3, с. 65—106.

Куренцова Г. Э. К происхождению растительности Приханкайской равнины Приморского края. — Бот. ж., 1955, т. 40, вып. 2, с. 178—188.

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

Лавренко Е. М. Ботанико-географические наблюдения в степях Барги и Северо-Восточной Китайской равнины. — В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970, с. 74—94.

Ливеровский Ю. А., Колесников Б. П. Природа южной половины советского Дальнего Востока. М.: Географгиз, 1949. 382 с.

Линчевский И. А. Род володушка. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т. 16, с. 275—349.

Нешатаев Ю. Н., Плавников В. Г. Фитоценологический, флорогенетический, биологический, экологический анализ видового состава сосудистых растений среднеурусских дубрав. — Бот. ж., 1974, т. 59, вып. 3, с. 332—341.

Определитель растений Приморья и Приамурья/ Д. П. Воробьев, П. Г. Горовой, В. Н. Ворошилов, А. И. Шретер. Л.: Наука, 1966. 491 с.

Попов Н. А. Место дубняков в сложении растительного покрова Южного Приморья. — В кн.: Материалы II научной конференции молодых специалистов. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1961, вып. 1, с. 25—30.

Сергиевская Л. П. Флора Забайкалья. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1966, т. 1. 94 с.; 1969, т. 2. 148 с.

Смагин В. Н. Дубовые леса Приморья и пути их хозяйственного освоения. — В кн.: Вопросы развития лесного хозяйства и лесной промышленности Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, с. 133—162.

Сочава В. Б. Элементы растительного покрова Северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения. — Сов. ботаника, 1945, т. 13, вып. 1, с. 14—32.

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

Флора Западной Сибири: В 12-ти т. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1927—1964.

Флора СССР: В 30-ти т. Л.: Изд-во АН СССР, 1933—1960.

Цвелев Н. Н. Растения Центральной Азии. Вып. 4. Л.: Наука, 1968. 247 с.

Ярошенко П. Д. О сходстве разнотравно-арундиnellовых сообществ Приханкайской равнины с некоторыми типами прерий. — Сообщ. ДВФ СО АН СССР, 1955, вып. 8, с. 41—43.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Berlin, 1928. 330 S.

Nakai T. A synoptical sketch of Korean Flora. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1952, vol. 31, p. 1—152.