

**ТРАНСФОРМАЦИЯ ТРАВЯНОГО ЯРУСА ЗА 20 ЛЕТ
ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ В
ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ С ЛИАНОВОЙ
РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ**

Т.А. Москалюк

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток*

Изучена структура травяного яруса в условно-коренном смешанном широколиственном типе леса с лиановой растительностью и её изменение за 1998-2018 гг. Исследования выполнены на экологическом профиле «Горнотаёжный» (Уссурийский район, Приморский край). Дано общее описание фитоценоза. Выделены и охарактеризованы комплексы микрогруппировок травяного яруса, объединённых по сходству видового состава, жизненных форм и сезонного развития: разнотравный, эфемероидный, хвощовый, осоковый, папоротниковый, мелко- и крупнотравный. Проанализирована горизонтальная структура травяного яруса с учётом условий первичного экотопа и влияния эдификаторов сообщества. Установлено, что она чётко отражает закономерные изменения, вызванные ходом лесообразовательного процесса и её параметры целесообразно использовать для мониторинга на постоянных пробных площадях.

Ключевые слова: широколиственные леса, травяной ярус, комплексы микрогруппировок, лесообразовательный процесс, восстановительная сукцессия, Приморский край

**TRANSFORMATION OF THE HERBACEOUS LAYER OVER
20 YEARS OF RESTORATION SUCCESSION IN BROAD-
LEAVED FORESTS WITH LIANAS IN THE SOUTH OF
PRIMORYE TERRITORY**

T.A. Moskalyuk

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern
Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia*

The structure of herbaceous layer in the conditionally-indigenous mixed *broad-leaved type of forest with lianas* and its change for 1998-2018 are analyzed. Research was carried out at the ecological profile "Gornotayozhniy" (Ussuriysky district, Primorye Territory). A general description of phytocoenosis is given. Complexes of microgroups of the herbaceous layer, united by the similarity of species composition, life forms and seasonal development, have been identified and characterized. Cartographic schemes of the herbaceous layer with the placement of microgroups at the beginning of research and after 20 years were compiled. It has been established that in the structure of herbaceous layer of forest ecosystems the directions of regular changes caused by the course of the forest-forming process are clearly traced.

Keywords: broad-leaved forests, forest-forming process, herbaceous layer, microgroups complexes, restoration succession, Primorye Territory

ВВЕДЕНИЕ

Травы, кустарники, лианы и другие виды растений составляют подавляющее большинство видов в лесах планеты и являются жизненно важными компонентами фитоценозов, но главное внимание в исследованиях уделялось и уделяется древесным ярусам, поскольку они вносят наибольший вклад в накопление биомассы и секвестрацию углерода и служат главными эдификаторами лесных экосистем (Spicer et al., 2020). Такой избирательный подход сужает представление о системных связях в экосистемах и затрудняет выявление процессов, которые определяют и поддерживают разнообразие всех форм жизни и в которых участвуют все без исключения компоненты сообщества (Muller, 2014; Schnitzer, Geertje van der Heijden, 2019; Spicer et al., 2020).

Игнорирование нижних ярусов при постановке мониторинговых исследований обедняет представление о ключевых функциях всего лесного сообщества (Schnitzer, Carson, 2000; Roberts, 2004). На необходимость комплексного подхода к изучению эколого-ценотической организации экосистем, при котором рассматривается динамика не только древостоя, но и других компонентов растительного покрова обращал внимание П.Я. Ярошенко (1968). Высокую информативность травяно-кустарничкового яруса, признаки которого помогают определить типологическую принадлежность биогеоценоза, отмечал ещё В.Н. Сукачёв (1972) в своем учении о типах лесах. Д.В. Санданов и С. Росбах (2019), изучая *Scutellaria baicalensis* Georgi в разных частях ареала, пришли к выводу, что воздействие локальных факторов внешней среды проявляется в ней ярче, нежели макроклиматических и по онтогенетической структуре травянистых ценопопуляций можно судить о степени воздействия на фитоценозы антропогенных факторов.

Травяной ярус является самым динамичным ценоэлементом лесных сообществ. Более короткий, чем у кустарников, цикл онтогенеза трав обеспечивает ему быструю трансформацию и адаптацию к новым условиям в периоды сукцессий. В то же время он достаточно консервативен – даже в

полностью изменивших свой облик экосистемах продолжают существовать многие виды, произраставшие в них до разрушения ценоза. Отмечая в своих работах эти качества травяного яруса, многие исследователи (Дылис, 1974; Назимова, Коновалова, Данилина и др., 2015; Liu et al., 2019; и др.) считают его объективным индикатором процессов, протекающих в лесном сообществе.

Актуальность изучения пространственной структуры травяного яруса в лесах Приморского края вызвана необходимостью сохранить и восстановить биологическое разнообразие коренной хвойно-широколиственной формации, определяющей уникальность и своеобразие лесной растительности южной части Дальнего Востока. Леса этой, единственной на планете формации, вследствие реликтового происхождения и формирования в условиях резко выраженного горного рельефа и муссонного климата характеризуются повышенной уязвимостью к воздействию антропогенных факторов. За период хозяйственного освоения площадь хвойно-широколиственных лесов уменьшилась почти в два раза и продолжает сокращаться (Петропавловский и др., 1985; Корякин, Чельшев, 2009; Гуков, 2018). Одной из самых распространённых формаций Приморского края со второй половины минувшего столетия стала производная формация смешанных широколиственных лесов (Куренцова, 1973; Петропавловский, 2004).

Начало обстоятельным исследованиям по горизонтальной структуре травяного яруса в лесах Приморского края, было положено в середине минувшего столетия известным геоботаником П.Д. Ярошенко (Иванова и др., 1963) в лесах Уссурийского заповедника. Значительно позже такие исследования были проведены в коренных пихтово-еловых лесах Северного Сихотэ-Алиня (Комарова, 1978), коренном кедрово-широколиственном (Максимова, 1987) и производном широколиственно-кедровом (Комарова, 1989, 1993) лесах Среднего Сихотэ-Алиня. Через двадцать лет они были возобновлены в Уссурийском заповеднике (Крупянко, 1983), а в самом конце минувшего и начале текущего столетия – в устойчиво-производных широколиственных лесах Горнотаёжной станции ДВО РАН (Москалюк, 2001, 2002; Москалюк, Тарасова, 2015а, б; Тарасова, 2018). Во всех публикациях описывается травяной ярус конкретных типов леса, выделяются основные группы растений и индикаторные виды, отражающие взаимосвязь структурных элементов в пространстве и времени. В ряде статей частично рассматривается взаимовлияние подлесочного и травяного ярусов (Москалюк, Комова, 2007; Возмищева, Перепёлкина, 2015). При этом ни в одной публикации нет сведений о том, как реагирует травяной ярус на ход лесообразовательного процесса, и как травянистая растительность изменяется на временном интервале.

Целью наших исследований было изучение структуры травяного яруса и её трансформации за 20 лет в производном *широколиственно-липовом с лиановой растительностью лециновом разнотравном типе леса* – одном из репрезентативных и самых сложных типов леса в широколиственной формации на юге Приморского края.

РАЙОН И ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследований – окрестности пос. Горнотаёжное (Уссурийский р-н, Приморский край) в бассейне р. Комаровка, входящего в систему водосборного бассейна Японского моря (Скорняков и др., 1969). По ботанико-географическому районированию Б.П. Колесникова (1969) эта территория относится к южной подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, основу которых составляют виды маньчжурской флоры; по лесорастительному зонированию Д.И. Назимовой (1995), выполненному в координатах «континентальность-теплообеспеченность» – к зоне смешанных широколиственных лесов с дубом Дальневосточного муссонно-континентального сектора. Природные условия района определяются положением относительно Японского моря и преобладанием низкогорного рельефа с высотами до 1000 м над ур. м. Горы сдерживают проникновение влажного морского воздуха вглубь материка. Здесь влияние моря выражено слабее, чем в прибрежных районах, а континентальность меньше, чем в центральных.

Климат муссонный с суровой малоснежной зимой и жарким, влажным летом с частыми тайфунами в конце лета (Витвицкий, 1969). Весной обычны засухи с сильными ветрами. Среднегодовые температуры воздуха составляют 4.2-5°C; средняя температура января – -15°C, июля – +21°C. Среднегодовая норма осадков 520-779 мм·год⁻¹; более 80% осадков выпадает летом. В зависимости от экспозиции склонов среднегодовая продолжительность безморозного периода составляет 178-189 дней. Сумма температур за период с температурами воздуха выше +5°C немного превышает 2800°. Из-за горного рельефа резко выражены колебания среднемесячных и суточных температур. С приведенными характеристиками практически полностью совпадают данные местной метеостанции (Полещук, 1993).

В почвенном покрове преобладают *бурые лесные почвы*. Они формируются в горнолесном поясе на теневых пологих и покатых склонах с крутизной не более 20° и высотной отметкой от 200 до 500 м над ур. м (Иванов, 1967). На вершинах водоразделов и участках с крутыми подъёмами бурые лесные почвы сменяются бурыми горнолесными.

Ключевой участок выбран в 1,5 км от пос. Горнотаёжное в лесных угодьях Горнотаёжной станции ДВО РАН в водосборном бассейне руч. Дегтярева – левобережного притока р. Большая Ивнячка, впадающего в р. Комаровка. Леса в этом районе типичны для горных районов Южного Приморья (Кудинов, 1994), сформировались на месте коренных хвойно-широколиственных, пройденных сплошными и выборочными рубками и пожарами в 40-е годы минувшего столетия. В дальнейшем они регулярно подвергались весенне-осенним низовым пожарам: на инсолируемых склонах – каждые 2–3 года, на теневых реже – один раз в 10–12 лет.

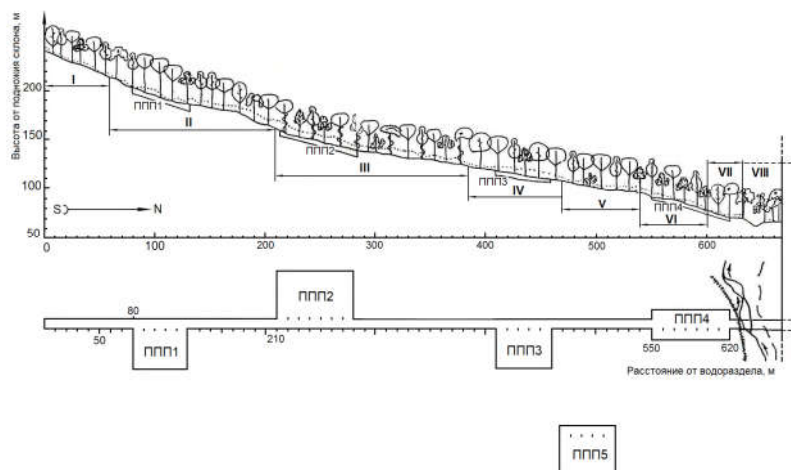


Рис. 1. Трансекта на северном склоне экологического профиля «Горнотаёжный»

Типы леса: I – дубняк с липой разнокустарниковый разнотравный, II – дубово-липовый с клёном разнокустарниково-чубушниковый разнотравный (ППП 1), III – широколиственно-липовый лещиновый с лиановой растительностью разнотравный (ППП 2), IIIa – широколиственно-липовый лещиновый разнотравный, IV – осиново-липовый с дубом лещиновый разнотравный (ППП 3), V – липово-дубовый разнотравно-осоковый, VI – липово-дубовый с подлеском из клена ложно-Зибольдова разнотравный (ППП 4), VII – белоберезовый с ильмом разнотравно-папоротниковый (ППП 4), VIII – прирусловая пойма.

ППП 4 заложена в стороне от трансекты над обрывом высокой террасы в дубняке с кленом ложно-Зибольдовым разнотравном.

[**Fig. 1.** [Transect at the northern slope of the ecological profile "Gornotayozhnyi" PSP1-PSP5 - permanent sample plots (PSP1).

Forest types: I – oak forest with linden mixed-shrub herbaceous, II – linden-oak with maple mixed-shrub-mock-orange herbaceous (PSP1), III – broad-leaved-linden-hazel herbaceous with liana vegetation, (PSP2), IIIa – broad-leaved-hazel herbaceous, IV – aspen-linden with oak hazel herbaceous (PSP3), V – linden-oak sedge-herbaceous, VI – linden-oak with an undergrowth of pseudo-Siebold maple herbaceous (PSP5), VII – white-birch with elm herbs-fern (PSP5).

PSP4 was established to the side of the transect above the precipice of a high terrace in an oak forest with a pseudo-Siebold maple herbaceous]

Исследования проводились на экологическом профиле «Горнотаёжный» (рис. 1). Профиль представляет собой трансекту длиной 770 м, пересекающую бассейн по северо-северо-восточному и юго-юго-восточному склонам. Разница абсолютных отметок над уровнем моря составляет от 170 м (пойма ручья) до 270 м (склон северной экспозиции) и до 230 м (склон южной экспозиции).

Трансекта проходит через серию производных типов леса, в которых были заложены постоянные пробные площади.

Склоны северных (теневых) экспозиций Южного Сихотэ-Алиня, характеризуются благоприятными лесорастительными условиями. Им свойственны высокие плодородие почв с равномерным распределением влаги и регулярным пополнением элементами питания – за счёт транзитного стока с вышерасположенных ландшафтов, мягкий микроклимат (Иванов, 1967; Таранков, 1974; и др.). В средних частях склонов условия среды оптимальны, так как инверсионные процессы протекают ниже по склону. Именно здесь доминируют леса с лиановой растительностью из *Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq. и *A. kolomikta* Maxim. – чернопихтарники и грабовые варианты кедровников с запасами древесины до 800 м³/га (Васильев, Колесников, 1962).

Объект исследований – широколиственно-липовый с лиановой растительностью лециновый разнотравный тип леса¹ в средней части северо-северо-восточного склона. На экологическом профиле он ограничивается отметками 200 и 400 м от линии водораздела. В настоящее время его «лиановый» фитоценоз (рис. 2) по видовому составу и облику близок к ранее произраставшему здесь коренному чернопихтово-широколиственному лесу, отличаясь от него отсутствием *Abies holophylla* Maxim. Такие леса по классификации Ю.И. Манько (1984) принято считать условно-коренными, или устойчиво-производными.

Поверхность фитоценоза сравнительно ровная с террасовидными элементами микрорельефа в виде небольших понижений и выпуклостей. Её уклон составляет в среднем около 15°, в местах перегиба может варьировать от 5 до 40°.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Таксационно-лесоводственное и геоботаническое описание фитоценоза выполнены в соответствии с методическими указаниями В.Н. Сукачёва (1961) и А.И. Уткина (1974). Детально описаны местоположение и экологические условия ценоза. В 1998 г. в нём была заложена постоянная пробная площадь со сторонами 60×70 м. Размеры и форма площади определялись числом деревьев – не менее 200 деревьев главного эдификатора (ГОСТ 16128-70, 1970), и структурой фитоценоза – на пробной площади должны быть представлены все ценоэлементы ранга парцелл (в трактовке Н.В. Дылиса, 1969). Пробная площадь разбивалась на квадраты 10×10 м. Все работы выполнялись с привязкой к квадратам. Для растительных ярусов были составлены картосхемы в масштабе 1:100. На них наносились центры стволов деревьев, контуры проекций кустарников и микрогруппировок травяного яруса. Одновременно описывался видовой состав и состояние ценопопуляций.

На ППП выполнен сплошной перебор древостоя и крупномерного

¹ Далее в тексте широколиственно-липовый с лиановой растительностью лециновый тип леса для краткости будет называться по главной своей особенности «лиановым», северо-северо-восточный склон – северным, юго-юго-восточный – южным.

подроста. Таксационные показатели пород вычислялись по региональным справочным материалам (Справочник ..., 1990). Каждому дереву присвоен порядковый номер и указана категория, отражающая его жизненное и качественное состояние.

Для подлеска определялся видовой состав, сомкнутость и жизненное состояние растений каждого вида; указывались средние значения высоты кустов. По степени сомкнутости подлесок разделялся на редкий (сомкнутость <0.3), средней густоты (сомкнутость 0.3-0.5) и густой (сомкнутость >0.5).



Рис. 2. Широколиственно-липовый с лиановой растительностью лещиновый разнотравный тип леса на экологическом профиле «Горнотаёжный» [Fig. 2. Broad-leaved-linden-hazel herbaceous forest type with lianas vegetation at the ecological profile "Gornotayozhnyi"]

За структурный элемент травяного яруса принята микрогруппировка – однородная по составу и густоте размещения совокупность растений, произрастающая на одном участке. В отличие от синузии – обособленной пространственно, экологически и фитоценологически, но обязательно одноярусной группировки растений (Норин, 1987), микрогруппировка может состоять из двух и более подъярусов, представленных растениями с разной жизненной формой.

Выделение микрогруппировок осуществлялось по принципу однородности видового состава, проективного покрытия и другим характерным признакам. Минимальная площадь выделения – 0,5 м². При описании микрогруппировок указывались проективное покрытие, жизненное состояние, высота, габитус, фенологическое (сезонное) развитие растений и обилие всех видов по шкале Друде (Сукачев, 1972).

Травы по эколого-морфологической классификации жизненных форм А.Г. Крылова (1984), разделялись на группы: злаки и осоки, мелкотравье (мелкие травы – высота до 15–20(30) см), разнотравье (травы средних размеров – 0,5–0,6(0,7) м, крупнотравье – 1,0 м и выше), хвощи и папоротники. Отмечалась приуроченность микрогруппировок к конкретным микросайтам и сопряженность с древесно-кустарниковыми ярусами. Также на картосхему заносились отдельные особи редко встречающихся видов (*Pyrola japonica* Klenze ex Alef., *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl., *Phacellanthus tubiflorus* Siebold et Zuss. и др.). Картирование и описание микрогруппировок выполнялись с третьей декады мая до конца июня – период ещё не полного увядания эфемероидов и кульминации развития летних трав. В середине мая создаёт жёлто-зелёные аспекты лесной мак. Он долго не жухнет даже в затенённых местах. Это тоже учитывалось при выборе сроков изучения травяного яруса.

Из-за высокого затенения у большинства особей осок отсутствуют генеративные органы, и видовую принадлежность их определить сложно. Гораздо легче различались осоки по габитусу, который в значительной степени отражает экологическую приуроченность видов. Поэтому при выделении осоковых микрогруппировок, где нельзя было точно определить вид осоки, был использован этот признак. Визуально осоки делились на крупные (о. кривоногая – *Carex campylorhina* V.I. Krecz.), средних размеров (осоки возвратившаяся – *C. reventa* V.I. Krecz., мечевидная – *C. xuphium* Kom., и др.) и мелкие (осоки уссурийская – *C. ussuriensis* Kom. и ржавопятнистая – *C. siderosticta* Hance).

Названия микрогруппировкам присваивались по доминирующим видам и (или) группе видов со сходными экологией и жизненной формой. Например, название «разнотравно-адиантовая» означает, что в микрогруппировке высоко обилие смеси из трав среднего размера (*Galium davuricum* Turcz. ex Ledeb., *Polygonatum involucreatum* (Franch. et Sav.) Maxim., *Paris manshurica* Kom., *Lamium album* L. и др.), но обилие *Adiantum pedatum* L. выше каждого из видов разнотравья на одну и более градации обилия. При значении проективного покрытия менее 60% название микрогруппировки дополнялось словом «разреженная», при менее 40% – словом «редкопокровная».

Названия видов приведены по 8-томному изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985-1996). Авторы указаны при первом упоминании в тексте и в таблице списка видов.

В 2018 г. была проведена ревизия пробной площади.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

За ревизионный период – с 1998 по 2019 гг., в сообществе не произошло явно видимых изменений, но при проведении детальных учётов были выявлены существенные различия в структуре всех ярусов.

Древостой изначально характеризуется сложным породным составом (22 вида) и высокой сомкнутостью крон. Свидетельством давнего и последующих слабых низовых пожаров стали условная разновозрастность древостоя и наличие единичных перестойных деревьев *Populus tremula* L. За 20 лет одни **таксационные** показатели древостоя изменились мало, другие – существенно (табл. 1). Не изменилась полнота, но число деревьев уменьшилось на 35,6%. Средние значения диаметров увеличились на две двухсантиметровые ступени толщины, высот главных пород – на 0,2-0,8 м; запас древесины – на 7,5%.

В 1998 г. на пробной площади и рядом с ней росли несколько осин. К 2018 г. осталось всего одно дерево осины и рядом с ним – несколько угнетённых особей её крупномерного подроста высотой от 2,5 до 6,5 м. Среди остального числа выпавших деревьев преобладают отставшие в росте тонкомерные и большинство перестойных. В древостое по-прежнему преобладает липа: *Tilia amurensis* Rupr. и *T. mandshurica* Rupr. et Maxim., несмотря на то, что за 20 лет их ценопопуляции «потеряли» в совокупности около 30% деревьев. Выпала значительная часть ясеня носолистного (*Fraxinus rhynchophylla* Hance; 62%), светолюбивых маакии амурской (*Maackia amurensis* Rupr. et Maxim.; 52%) и трескуна амурского (*Ligustrina amurensis* Rupr.; 65%). В то же время в древостое увеличилось число деревьев молодого поколения, виды которых характерны для свиты коренных хвойно-широколиственных лесов: *Carpinus cordata* Blume, *Ulmus laciniata* (Herder) Mayr ex Schwapp., клёны, в большей степени *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *Micromeles alnifolia* (Siebold et Zucc.) Koehne; в подросте появился *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. Сомкнутость кронового полога по-прежнему осталась высокой – не менее 0,95, но из-за отпада тонкомера снизилась степень перекрытия крон и, как следствие, улучшилась освещённость подпологового пространства.

В древостое четко выделяются два яруса.

Таблица 1. Таксационные показатели древостоя в 1998 (1) и 2018 (2) гг.
 [Table 1. Taxation indices of stand in 1998 (1) 2018 and (2) years]

Названия видов	Число деревьев, шт·га ⁻¹				Диаметр средний, см				Высота средняя, м				Сумма площадей сечения стволов, м ² ·га ⁻¹				Запас, м ³ ·га ⁻¹				Полнота (по запасу)	
	растущие деревья		отпад		растущие деревья		отпад		растущие деревья		отпад		растущие деревья		отпад		растущие деревья		отпад		1	2
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Tilia amurensis</i> , <i>T. mandshurica</i>	276	188	43	112	22,6	27,1	16,2	17,4	16,7	17,5	14,7	15,5	11,1	10,81	0,86	2,5	92,4	87,3	9,8	25,6	0,40	0,30
<i>Quercus mongolica</i>	100	88	2	14	30,2	36,9	10,0	19,4	17,4	17,6	15,5	9,1	7,36	9,40	0,02	0,42	56,5	74,2	0,0	3,0	0,21	0,25
<i>Acer mono</i>	129	148	12	31	17,3	14,2	7,0	8,2	12,0	11,1	15,0	11,3	3,01	3,00	0,05	0,55	20,9	20,3	0,2	3,8	0,21	0,19
<i>Fraxinus mandshurica</i> , <i>F. rhynchophylla</i>	50	19	7	31	18,6	26,2	19,3	15,4	15,1	18,2	16,2	14,2	1,37	1,03	0,21	0,64	9,55	9,70	1,70	4,16	0,07	0,05
<i>Juglans mandshurica</i>	24	19	0	5	24,5	33,1	0	23,1	15,5	16,9	0	15,3	1,12	1,64	0	0,2	8,01	12,82	0	1,42	0,03	0,08
<i>Ulmus laciniata</i> , <i>U. japonica</i>	24	31	0	7	15,9	15,4	0	13,0	14,2	14,0	0	13,2	0,47	0,58	0	0,10	5,58	5,26	0	2,58	0,21	0,20
<i>Maackia amurensis</i>	19	12	2	10	13,1	18,2	7,0	11,0	11,6	12,9	9,2	10,8	0,26	0,31	0,01	0,10	1,63	2,12	0,03	0,52	0,02	0,02
<i>Carpinus cordata</i>	10	16	0	5	11,4	11,3	0	6,0	8,3	8,3	0	5,0	0,25	0,39	0	0,01	1,28	1,99	0	0,04	<0,01	<0,1
<i>Kalopanax septemlobus</i>	9	9	0	0	22,9	30,5	0	0	15,1	16,5	0	0	0,29	0,52	0	0	2,13	4,09	0,01	0,02	0,01	0,02
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	40	52	0	0	7,6	8,6	0	0	6,7	7,0	0	0	0,16	0,31	0	0	0,67	1,3	0	0	<0,1	<0,1
<i>Ligustrina amurensis</i>	40	24	7	26	6,6	7,8	6,9	6,8	0	0	0	0	0,14	0,11	<0,01	<0,01	0	0	0	0	<0,01	<0,01
<i>Micromeles alnifolia</i>	5	7	0	0	7,0	8,2	0	0	9,0	9,7	0	0	0,02	0,04	0	0	0,07	0,16	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
<i>Benula dahurica</i>	5	2	0	2	22,9	51,0	0	10,0	16,7	19,2	0	13,0	0,38	0,47	0	0,02	2,78	5,22	0	0,19	0,01	0,02
<i>Populus tremula</i>	10	2	0	9	18,9	22,2	0	18,5	15,7	16,6	0	15,6	0,27	0,09	0	0,01	1,87	0,65	0	1,34	0,01	<0,01
В целом по фитоценозу	741	617	73	252	21,3	24,6	14,1	15,0	-	-	-	-	26,2	28,70	1,14	4,50	203,4	225,0	11,8	42,7	1,19	1,18

Первый ярус образован деревьями выше 17 м: *Tilia amurensis* Rupr., *T. mandshurica* Rupr. et Maxim., *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Juglans mandshurica* Maxim., *Fraxinus rhynchophylla*, *F. mandshurica* Rupr., малочисленными деревьями *Acer mono* Maxim., *Betula davurica* Pall. и *Kalopanax septemlobus*. Сомкнутость кронового полога – 0,8-0,9. Равномерно по всему насаждению в первом ярусе растут немногочисленные «маяки» – перестойные деревья клёна мелколистного, лип и дуба.

Во втором ярусе, как и в первом, доминируют липы. Кроме лип в него входят и другие виды деревьев первой величины, не вышедшие в первый ярус по молодости (*Kalopanax septemlobus*, *Micromeles alnifolia*, *Ulmus japonica* (Herder) Sarg.) или отставшие в росте (*Acer mono*), а также деревья второй величины, которые никогда не достигнут высоты деревьев первого яруса (*Acer pseudosieboldianum*, *Carpinus cordata*, *Maackia amurensis* и *Ulmus laciniata*). Сомкнутость крон второго яруса 0,5-0,6.

Из-за малочисленности низких деревьев (высота 4-10 м) не выделен третий ярус, в который вошли бы значительная часть ценопопуляции клёна ложно-Зибольдова, боярышник перистонадрезанный (*Crataegus pinnatifida* Bunge) и трескун. В 1998 г. на пробной площади росли и плодоносили два тонкомерных дерева светлюбивого бересклета Максимовича (*Euonymus maximowicziana* Prokh.), которые в следующие два года подряд подверглись нападению листогрызущих вредителей, полностью объедавших листья. Будучи сильно ослабленными, они не смогли выдержать конкуренцию и оба быстро погибли. Совсем этот вид не исчез: представлен несколькими угнетёнными деревцами подроста с размерами 2,5–3,0 м и «торчками» высотой 0,5–0,7 м.

Подлесок образуют виды, характерные для хвойно-широколиственных лесов. В нём доминируют *Corylus mandshurica* Maxim. ex Rupr. и *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., обычны *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. и трескун, часто принимающий стелющуюся форму и сплошь закрывающий поверхность. Реже вышеназванных видов встречаются *Viburnum burejaeticum* Regel et Herder, *Ribes maximoviczianum* Kom.; единичны особи *Lonicera praeflorens* Batal. и *Viburnum sargentii* Koehne, одиночные особи побеги *Berberis amurensis* Maxim. Кроме кустарников, функции подлеска в фитоценозе выполняет подрост древостоя.

Общая сомкнутость подлеска за 20 лет увеличилась незначительно – с 0,5–0,6 до 0,6–0,7, но в пределах фитоценоза различия между показателями сомкнутости стали более разительными – от 0,1 (под деревьями с сомкнутыми кронами или с кронами, переплетёнными лианами) до 1,0 (места вывала крупных деревьев). Густые куртины, без просветов в кронах сформировали лещина, чубушник (чистый и с примесью элеутерококка) и калина бурейская. В их куртинах других видов кустарников нет.

Некоторые виды деревьев в молодом возрасте формируются как кустарники, но со временем утрачивают кустовидность. В данном фитоценозе это клёны мелколистный и ложно-Зибольдов, трескун и маакия. Поднявшись за 20 лет над подлеском, их горизонтально расположенные кроны существенно

усилили затенение травяного яруса. Особи других – менее теневыносливых видов деревьев, так и остались в подлеске, регенерируя многочисленные порослевые побеги (*Acer barbinerve* Maxim. и *A. tegmentosum* Maxim.), или пребывая в угнетённом состоянии (*Pyrus ussuriensis* Maxim., *Crataegus pinnatifida*).

На сырых участках с вогнутой поверхностью, расположенных в тени террасовидных уступов, и под плотными кронами деревьев подлесок очень разрежен (сомкнутость 0,1–0,3), жизненное состояние кустарников пониженное. Сходная ситуация наблюдается также на участках с выпуклой поверхностью и поэтому более сухих. Здесь развитие подлеска сдерживается не только слабой освещённостью, но и конкурентными взаимоотношениями в корнеобитаемом слое. В этих экотопах, кроме обычных разреженных группировок чубушника и лещины, одиночными побегами высотой до 1 м растут барбарис и смородина, отмечены несколько особей подроста калопанакса высотой от 0,3 до 0,7–0,8 м с отмершими вершинками.

Главной особенностью ценоза является наличие в нём больших плодоносящих лиан *Actinidia arguta*. Несколько взрослых лиан поднялись в кроны деревьев первого яруса и дополнительно затеняют поверхность. В настоящее время в насаждении идёт активное расселение актинидии острой, как семенное, так и порослевое. Среди трав часто попадаются короткие плети лиан актинидии и лимонника китайского (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.) и самосева винограда амурского (*Vitis amurensis* Rupr.). Взрослые лианы винограда попадают на большом расстоянии от пробной площади.

В напочвенном покрове господствуют травы. К выходам камней и основаниям деревьев приурочены синузии зелёных мхов; лишайники и кустарнички отсутствуют.

Травяной ярус характеризуется высоким флористическим разнообразием – в нём произрастает до 80 видов растений (табл. 2). Проективное покрытие в период кульминации развития раннецветущих видов составляет 70–80%, а летом снижается до 20–30%. В весенний период это эфемероиды *Adonis amurensis* Regel et Radde, *Anemonoides amurensis* (Korsh.) Holub, *Allium monanthum* Maxim. и виды рода *Corydalis*, в конце весны и ранним летом – *Hylomecon vernalis* Maxim. и *Thalictrum filamentosum* Maxim. К середине июня виды разнотравья, папоротники и осоки полностью отрастают, и к концу июня достигают максимальных размеров. Ранние эфемероиды уходят на покой уже к концу мая. Лесной мак весенний – гемиефемероид, появляется к концу апреля. Пик цветения лесного мака приходится на вторую декаду мая; с начала июня он начинает жухнуть и до середины июля выделяется желтой листвой.

Несмотря на высокое видовое богатство, аспектируют немногие виды, в основном эфемероиды. Все они, за исключением *Hylomecon vernalis*, располагаются мелкими пятнами в фонообразующих микрогруппировках. Летние травы густых микрогруппировок не образуют. Исключение составляет хвощ зимующий. Виды крупнотравья (*Actea acuminata* Wall. ex Royle, *Cimicifuga dahurica* (Turcz. ex Fisch. et S.A. Mey.) Maxim., *Paeonia oreogeton* S. Moore и др.) и папоротники обычно растут одиночными особями и небольшими клонами равномерно по всему склону.

Таблица 2. Видовой состав травянистых растений

[Table 2. Species composition of herbaceous plants]

№.№ п/п	Названия видов	1998 г.	2018 г.
1	2	3	4
1	<i>Aconitum stoloniferum</i> Vorosch.	+	+
2	<i>Actaea acuminata</i> Wall. ex Royle	+	+
3	<i>Adenocaulon himalaicus</i> Edgew.	+	+
4	<i>Adenophora pereskiiifolia</i> (Fisch. ex Schult.) G. Don	+	-
5	<i>Adiantum pedatum</i> L.	+	+
6	<i>Adonis amurensis</i> Regel et Radde	+	+
7	<i>Adoxa moschatellina</i> L.	+	+
8	<i>Agrimonia striata</i> Michx.	+	+
9	<i>Allium monanthum</i> Maxim.	+	+
10	<i>Anemonoides amurensis</i> (Korsh.) Holub	+	+
11	<i>Anemonoides extremiorientalis</i> (Starod.) Starod.	+	+
12	<i>Angelica cincta</i> Boissieu	+	+
13	<i>Angelica dahurica</i> (Hoffm.) Benth. et Hook. f. ex Franch. et Sav.	+	+
14	<i>Aruncus dioicus</i> (Walt.) Fern.	+	+
15	<i>Asarum sieboldii</i> Miq.	+	+
16	<i>Asparagus schoberioides</i> Kunth	+	+
17	<i>Athyrium sinense</i> Rupr.	+	+
18	<i>Bupleurum longiradiatum</i> Turcz.	+	-
19	<i>Campanula punctata</i> Lam.	+	-
20	<i>Cardamine leucantha</i> (Tausch) Schulz	+	+
21	<i>Carex campylorhina</i> V.I. Krecz.	+	+
22	<i>Carex longirostrata</i> C.A. Mey.	+	+
23	<i>Carex cf reventa</i> V.I. Krecz.	+	+
24	<i>Carex siderosticta</i> Hance	+	+
25	<i>Carex ussuriensis</i> Kom.	+	+
26	<i>Carpesium cernuum</i> L.	+	+
27	<i>Caulophyllum robustum</i> Maxim.	+	+
28	<i>Chelidonium asiaticum</i> (H. Hara) Krachulc.	-	+
29	<i>Chloranthus japonicus</i> Siebold	+	-
30	<i>Cimicifuga dahurica</i> (Turcz.) Maxim.	+	+

Таблица 2 (продолжение) [**Table 2** (continuation)]

1	2	3	4
31	<i>Convallaria keiskei</i> Miq.	+	+
32	<i>Corydalis ambigua</i> Cham. et Schlttdl.	+	+
33	<i>Corydalis remota</i> Fisch. ex Maxim.	+	+
34	<i>Corydalis repens</i> Mandl et Muehld.	+	+
35	<i>Desmodium mandshuricum</i> (Maxim.) Schindl.	+	+
36	<i>Dioscorea nipponica</i> Makino	+	+
37	<i>Disporum viridescens</i> (Maxim.) Nakai	+	-
38	<i>Doellingeria scabra</i> (Thunb.) Nees (розетки)	+	+
39	<i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai («вазы»)	+	+
40	<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy	+	+
41	<i>Dryopteris goeringiana</i> (G. Kunze) Koidz.	+	+
42	<i>Equisetum hiemale</i> L.	+	+
43	<i>Eranthis stellata</i> Maxim.	+	+
44	<i>Euphorbia komaroviana</i> Prokh.	+	-
45	<i>Gagea nakaiana</i> Kitag.	+	+
46	<i>Galium davuricum</i> Turcz. ex Ledeb.	+	+
47	<i>Hylomecon vernalis</i> Maxim.	+	+
48	<i>Lamium album</i> L. s. l.	+	+
49	<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Spreng.	+	+
50	<i>Lilium distichum</i> Nakai	+	+
51	<i>Lloydia triflora</i> (Ledeb.) Baker	+	+
52	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	+	+
53	<i>Milium effusum</i> L.	+	+
54	<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl	+	+
55	<i>Oreorchis patens</i> (Lindl.) Lindl.	+	+
56	<i>Paeonia obovata</i> Maxim.	+	+
57	<i>Paeonia oreogeton</i> S. Moore	+	+
58	<i>Parasenecio auriculatus</i> (DC.) J.R. Grant	+	+
59	<i>Parasenecio hastatus</i> (L.) H. Koyama	+	+
60	<i>Paris manshurica</i> Kom.	+	+
61	<i>Phacellanthus tubiflorus</i> Siebold et Zucc.	+	+
62	<i>Phryma asiatica</i> (H. Hara) O. Deg. et I. Deg.	+	+

Таблица 2 (окончание) [Table 2 (end)]

1	2	3	4
63	<i>Plagiorhegma dubia</i> Maxim.	+	+
64	<i>Poa</i> sp. на картосхеме и в описании микрогруппировок может быть указан как «злак»	+	+
65	<i>Polemonium chinense</i> (Brand) Brand	+	+
66	<i>Polygonatum involucreatum</i> (Franch. et Sav.) Maxim.	+	+
67	<i>Prenanthes tatarinowii</i> Maxim.	+	+
68	<i>Pseudostellaria sylvatica</i> (Maxim.) Pax	+	+
69	<i>Pyrola japonica</i> Klenze ex Alef.	+	+
70	<i>Ranunculus franchetii</i> H. Boissieu	+	+
71	<i>Rubia chinensis</i> Regel et Maack	+	+
72	<i>Sanicula rubriflora</i> F. Schmidt ex Maxim.	+	+
73	<i>Scutellaria ussuriensis</i> (Regel) Kudô	+	+
74	<i>Smilacina hirta</i> Maxim.	+	+
75	<i>Stellaria bungeana</i> Fenzl	+	+
76	<i>Thalictrum filamentosum</i> Maxim.	+	+
77	<i>Trigonotis radicans</i> (Turcz.) Stev.	+	+
78	<i>Vincetoxicum acuminatum</i> Decne.	+	+
79	<i>Viola collina</i> Besser	+	+
80	<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie	+	+

В 1998 г. на пробной площади было выявлено 79 видов, в 2018 г. – 74 (табл. 2). Исчезли *Adenophora pereskiiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don, *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Campanula punctata* Lam., *Chloranthus japonicus* Siebold, *Disporum viridescens* (Maxim.) Nakai, *Euphorbia komaroviana* Prokh., которые раньше встречались единичными экземплярами, и появился новый вид – *Chelidonium asiaticum* (H. Hara) Krachulc. Исчезнувшие виды менее теневыносливы по сравнению с остальными видами травяного яруса. После ухудшения световых условий, вызванного разрастанием и увеличением густоты подлеска, они выпали в первую очередь.

Чистотел, возможно, занесен пробегающими зверями, но, вероятнее всего, людьми во время учётных работ на экологическом профиле. Как и два других, отмеченных в 1998 г. инвазивных вида: *Adenocaulon himalaicus* Edgew. и *Agrimonia striata* Michx., он был обнаружен в одном месте, недалеко от тропы, проходящей вдоль восточной границы пробной площади. Габитус железистостебельника и репешка за 20 лет не изменился, и новые особи их не появились.

Высокое флористическое разнообразие в сочетании с разнообразием экологических условий, выработанных взаимодействием эдификаторов

сообщества с учётом неоднородности микрорельефа, способствовало формированию сложной пространственной структуры травяного яруса. Он образован множеством микрогруппировок, характеризующихся сочетанием разных видов с различной степенью проективного покрытия и обилия. По сходству состава доминантов микрогруппировки объединены в семь комплексов (табл. 3): разнотравный, эфемероидный (доминант *Hylomecon vernalis*), хвощовый (доминант *Equisetum hiemale* L.), осоковый, мелкотравный (доминант *Thalictrum filamentosum* Maxim.), папоротниковый и крупнотравный (с доминированием *Aruncus dioicus* (Walt.) Fern., *Parasenecio auriculatus* (DC.) J.R. Grant и *Caulophyllum robustum* Maxim.).

За 20 лет в травяном ярусе фитоценоза произошли более заметные изменения, чем в верхних ярусах. К 2018 г. существенно – в 1.3 раза, увеличилась пестрота яруса (рис. 3 и 4), и число микрогруппировок достигло 67. Основная причина трансформаций заключается в перераспределении средообразующих функций верхних ярусов, определяющих среду обитания для травянистых растений. Разрастание подлеска и крон молодых деревьев в связи с разреживанием кронового полога деревьев первого яруса, привело к большему, чем прежде, затенению приземной поверхности. Из-за этого в одних микрогруппировках сменились доминирующие виды, в других изменились показатели проективного покрытия и обилия видов. Соответственно сократились или увеличились площади участков под разными комплексами. Не стоит сбрасывать со счета и изменение условий первичного экотопа. Возможно также, что из-за отсутствия отчётливо очерченных границ выделение микрогруппировок выполнялось не всегда корректно. Тем не менее, трансформация горизонтальной структуры травяного яруса с ходом лесообразовательного процесса прослеживается чётко.

Преобладающими в травяном ярусе были и остались микрогруппировки разнотравного и эфемероидного комплексов. В совокупности на них приходится почти 70% площади фитоценоза (табл. 3).

Разнотравный комплекс – самый большой по величине – занимает около 39% площади фитоценоза. В нём преобладают разреженные и редкопокровные микрогруппировки. К 2018 г. площадь комплекса осталась практически неизменной. При этом, хотя и незначительно, уменьшилась площадь густопокровных микрогруппировок: соотношение площадей густо- и редкопокровных микрогруппировок составило в 1998 г. 1:13, в 2018 г. – 1:16. Общее число микрогруппировок в комплексе увеличилось в 1,8 раза. Этому способствовали два фактора: дифференциация подлеска по густоте, из-за чего стали более разнообразными условия освещённости, и разрастание в фитоценозе хвоща зимующего, ставшего содоминантом разнотравья в пяти микрогруппировках.

Фонообразующей в комплексе и фитоценозе на протяжении всего периода исследований является *разнотравная редкопокровная* микрогруппировка (рис 3 и 4). Она формируется повсеместно под деревьями с неоднократно перекрывающимися кронами, и под густым подлеском (рис. 5). В ней насчитывается 24 вида трав, что составляет 31,5% от видового богатства травяного яруса на пробной площади. В остальных микрогруппировках, занимающих небольшие участки, не более 15 видов.

Таблица 3. Распределение микрогруппировок в комплексах травяного яруса по проективному покрытию и занимаемой площади
 [Table 3. Microgroups distribution in the complexes of the herbaceous by projective cover and occupied area]

№№ п/п	Индекс	Названия микрогруппировок	1998 г.		2018 г.		Названия микрогруппировок	Проективное покрытие, %	Площадь от общей фито-ценоз, %
			4	5	6	7			
I. РАЗНОТРАВНЫЙ КОМПЛЕКС									
Микрогруппировки густоцветные (проективное покрытие 60-100%)									
1	ос-пдмр с рт	осоково-подмеренниковая с разнотравьем	70	1,0	1	рт с хв	разнотравная с хвощом	60	1,1
2	зв с пдмр и рт	звездчатковая с подмеренником и разнотравьем	70	0,9	2	рт*	разнотравная с ломинированием <i>Gaium divaricatum</i> , или <i>Thymus asiatica</i> , или <i>Stellaria bingerea</i>	90	0,8
3	ос-лм-рт	осоково-лесно-маково-разнотравная	85	0,7	3	лм-хв-смл	лесно-маково-хвощово-смляциновая	95-100	0,2
4	зв	звездчатковая	90	0,2	4	смл	смляциновая	60	0,1
5	ос-зв с пдмр	осоково-звездчатковая с подмеренником	80	<0,1	5	ос-рт	осоково-разнотравная	100	0,1
-	-	-	-	-	6	лм-хв-зв	лесно-маково-хвощово-звездчатковая	100	<0,1
-	-	-	-	-	7	ос-рт-пдмр	осоково-разнотравно-подмеренниковая	70	<0,1
Итого			2,8			Итого			2,3
Микрогруппировки разреженные (30-50%) и редкоцветные (5-20%)									
6	рт рл	разнотравная редкоцветная	20	32,1	8	рт рл	разнотравная редкоцветная	20	31,6
7	мп	мертвоцветная	3	3,3	9	мп	мертвоцветная	<1	2,9
8	смл с млтр рж	смляциновая с мелкотравьем разреженная	50	0,9	10	рт с хв рл	разнотравная с хвощом редкоцветная	15	1,3
9	зв с лм и рт рж	звездчатковая с лесным маком и разнотравьем разреженная	40	0,1	11	ос-рт рл	осоково-разнотравная редкоцветная	20	0,4
-	-	-	-	-	12	хв-смл рж	хвощово-смляциновая разреженная	40	0,3
-	-	-	-	-	13	смл рл	смляциновая редкоцветная	30	0,1
-	-	-	-	-	14	рт рж	разнотравная разреженная	35-40	<0,0
Итого			36,4			Итого			36,6
Площадь комплекса (9 микрогруппировок):			392			Площадь комплекса (14 микрогруппировок):			38,9
II. ЭФЕМЕРОИДНЫЙ КОМПЛЕКС (ДОМИНАНТ <i>HYLOMESON VERVALIS</i>)									
Микрогруппировки густоцветные									
11	эфмр-лм	эфемероидно-лесно-маковая	100	5,0	15	лм	лесно-маковая	100	4,4
12	ос-лм с выс	осоково-лесно-маковая с василистником	70	0,6	16	ад-лм	адлантовско-лесно-маковая	60-80	0,9

Таблица 3 (продолжение) [Table 3 (continuation)]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
13	ос-лм с адн	осоково-лесно-маковая с адонисом	80	0,2	17	эфмр	эфмеридная	весна – 70, лето – 25- 30	0,6	
14	лм с хв и адн рж	лесно-маковая с хвощом и адонисом	60	0,2	18	лм с хв	лесно-маковая с хвощом	100	0,6	
15	ветр с адн	ветренничья с адонисом	90	0,1	19	зв-лм	звездчатково-лесно-маковая	70	0,1	
Итого			6,1			Итого				6,6
Микрогруппировки разреженные и редкопокрытые										
10	лм с адн рж	лесно-маковая с адонисом разреженная	50	13,1	20	лм рж	лесно-маковая разреженная	40-50	13,8	
16	эфмр с рт и ос рл	эфмеридная с разнотравьем и осоками редкопокрывная	30	11,9	21	лм рп	лесно-маковая редкопокрывная	20	5,5	
17	рп с лм и хв	с лесным мхом и хвощом редкопокрывная	30	0,3	22	лм с хв рж	лесно-маковая с хвощом разреженная	20-30	3,2	
18	лм со зв	лесно-маковая со звездчаткой разреженная	50	0,3	23	хв-лм рж	хвошово-лесно-маковая разреженная	30-40	0,5	
19	ос-лм рж	осоково-лесно-маковая разреженная	50	0,2	24	ад-лм рж	адлантово-лесно-маковая разреженная	40	0,2	
Итого			25,8			Итого				23,2
Площадь комплекса (10 микрогруппировок)			31,9			Площадь комплекса (10 микрогруппировок)				29,8
III. ХВОЩОВЫЙ КОМПЛЕКС (ДОМИНАНТ <i>EUPHETUM NEMALE</i>)										
Микрогруппировки густопокрытые										
20	вас-хв с ос и рт	василистниково-хвошовая с осокой и разнотравьем	80	0,1	25	лм-хв	лесно-маково-хвошовая	95-100	1,1	
-	-	-	-	-	26	хв с лм	хвошовая с лесным мхом	80	1,0	
-	-	-	-	-	27	хв с	хвошовая с мелкотравьем	60	0,3	
-	-	-	-	-	28	млктр хв	хвошовая	80	0,1	
Итого			0,1			Итого				2,5
Микрогруппировки разреженные и редкопокрытые										
21	хв с рт рп	хвошовая с разнотравьем редкопокрывная	20	0,6	29	хв рп	хвошовая редкопокрывная	20	6,4	
22	хв рп	хвошовая редкопокрывная	5	0,1	30	хв с рт рж	хвошовая с разнотравьем с доми- нированием <i>Gaium davuricum</i> , или <i>Rhynchosystis</i> , или <i>Stellaria</i> <i>biunguata</i> разреженная	40-50	2,0	
-	-	-	-	-	31	хв рж	хвошовая разреженная	40	1,7	
-	-	-	-	-	32	рт-хв рж	разнотравно-хвошовая разреженная	40	1,4	
-	-	-	-	-	33	хв с рт рп	хвошовая с разнотравьем редкопокрывная	25	0,8	

Таблица 3 (продолжение) | Table 3 (continuation)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
-	-	-	-	-	34	лм-хв рж	лесно-хвощовая разреженная	40	0,7	
-	-	-	-	-	35	хв с лм рп	хвощовая с лесным маком редкоцветковая	10	0,4	
-	-	-	-	-	36	хв с рт и шпр (ш) рж	хвощовая с разнотравьем и папоротником (<i>Dryopteris filix-mas</i>) разреженная	40	0,2	
Итого				0,7						13,6
Площадь комплекса (3 микрогруппировки)				0,8	Площадь комплекса (12 микрогруппировок)					16,1
IV. ОСОКОВЫЙ КОМПЛЕКС										
Микрогруппировки густоцветные										
23	рт-вас-ос	разнотравно-вазелистниково- осоковая	95	1,4	37	рт-ос	разнотравно-осоковая	70	2,2	
24	вас-ос с крупнр	вазелистниково-осоковая с крупнотравьем	70	1,3	38	ос с рт	осоковая с разнотравьем	70-100	0,3	
-	-	-	-	-	39	ос	осоковая	70-100	0,3	
-	-	-	-	-	40	вас-ос	вазелистниково-осоковая	60	0,3	
-	-	-	-	-	41	хв-ос	хвощово-осоковая	100	0,3	
-	-	-	-	-	42	ос с рт и хв	осоковая с разнотравьем и хвощом	60	0,1	
Итого				2,7	Итого					3,5
Микрогруппировки разреженные и редкоцветные										
25	ос с вас и рт рж	осоковая с вазелистником и разнотравьем разреженная	40	7,6	43	ос с рт рж	осоковая с разнотравьем разреженная	30-35	3,9	
26	ос рж	осоковая разреженная	50	0,7	44	рт-ос рж	разнотравно-осоковая разреженная	30-40	0,7	
27	ос с ад рж	осоковая с адiantумом разреженная	50	0,7	45	рт-ос рп	разнотравно-осоковая редкоцветковая	10	0,1	
-	-	-	-	-	46	ос с хв и рт рж	осоковая с хвощом и разнотравьем разреженная	30	<0,1	
Итого				9,0	Итого					4,7
Площадь комплекса (5 микрогруппировки):				11,7	Площадь комплекса (10 микрогруппировок)					8,2
V. МЕЛКОТРАВНЫЙ КОМПЛЕКС (ДОМИНАНТ <i>THALICTRUM FLAMENTOSUM</i>)										
Микрогруппировки густоцветные										
28	вас с ос	вазелистниковая с осокой	90	2,3	47	вас	вазелистниковая	70	0,7	
29	майн с рт	майниковая с разнотравьем	60	0,1	48	шлмн с хв	шлемниковая с хвощом	70	<0,1	
30	ад-вас	адiantово-вазелистниковая	95	0,1	-	-	-	-	-	
31	вас со зв	вазелистниковая со звездчаткой	100	0,1	-	-	-	-	-	
32	шл	шлемниковая	75	0,1	-	-	-	-	-	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
33	мкстр-тртн с лют	мелкотравно-приголотисовая с лют	95	0,1	-	-	-	-	-
34	лм-вас мер	лесно-маково-василлистниковая	70	0,1	-	-	-	-	-
35	мер	мерингивая	90	<0,1	-	-	-	-	-
36	флк	филковая	70	<0,1	-	-	-	-	-
Итого			Итого						
Микрогруппировки разреженные и редкопокрытые									
37	рт-вас с ос рж	разнотравно-василлистниковая с оской разреженная	50	9,1	49	вас рп	василлистниковая редкопокрывная	20	1,7
38	вас с рт рж	василлистниковая с разнотравьем разреженная	50	0,2	50	мкстр рж	мелкотравная разреженная	30-50	0,5
39	лм рж	ландышевая разреженная	40	0,2	51	вас рж	василлистниковая разреженная	40-45	0,3
40	мкстр-с адкс рп	мелкотравная с алоксой редкопокрывная	25	0,1	52	вас с рт рж	василлистниковая с разнотравьем разреженная	40-50	0,3
41	вас рж	василлистниковая разреженная	50	0,1	-	-	-	-	-
42	вас рп	василлистниковая редкопокрывная	30-40	<0,1	-	-	-	-	-
Итого			Итого						
Площадь комплекса (15 микрогруппировок)			Площадь комплекса (6 микрогруппировок)						
9,8			12,7						
VI. ПАПОРОТНИКОВЫЙ КОМПЛЕКС									
Микрогруппировки густопокрытые									
43	ад с вас и рт	адвантовая с василлистником и разнотравьем	60	1,0	53	ппр с ос	папоротниковая с оской	60	0,6
44	лм-ппр с рт	лесно-маково-папоротниковая (<i>Adiantum pedatum</i> + <i>Athyrium sibiricum</i>) с разнотравьем	80	1,0	54	ад	адвантовая	60	0,3
45	лм-ад с адкс	лесно-маково-адвантовая с адонисом	70	0,1	55	хв-лм-ад	хвошцево-лесно-маково-адвантовая	40-50	0,3
-	-	-	-	-	56	рт-ппр (штг+к шт)	разнотравно-папоротниковая (<i>Dryopteris goeringiana</i> + <i>Athyrium sibiricum</i>)	100	0,2
-	-	-	-	-	57	хв-ппр (штг)	хвошцево-папоротниковая (<i>Dryopteris crassirhiza</i> + <i>D. goeringiana</i>)	100	0,1
-	-	-	-	-	58	лм-ад	лесно-маково-адвантовая	60	0,1
-	-	-	-	-	59	ппр с лм	папоротниковая (<i>Adiantum pedatum</i> и (штг) <i>Dryopteris goeringiana</i>) с лесным маком	60	<0,1
Итого			Итого						
2,1			1,6						
Микрогруппировки разреженные и редкопокрытые									
46	вас-ппр рж	василлистниково-папоротниковая (<i>Adiantum pedatum</i> + <i>Athyrium sibiricum</i>) разреженная	50	0,2	60	лм-ппр рж	лесно-маково-папоротниковая разреженная	40-50	0,7

Таблица 3 (окончание) [Table 3 (end)]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
47	ад с эфмр и ос рж	адаптивная с эфемероидами и осокой разреженная	50	<0,1	61	ппр с хв рж	напоротниковая с хвощом разреженная	50	0,2	
-	-	-	-	-	62	ад с вас рж	адаптивная с василистником разреженная	40	0,2	
-	-	-	-	-	63	ад рп	адаптивная редкопокрывная	20	0,1	
Итого				0,2			Итого		1,2	
Площадь комплекса (5 микрогруппировок):				2,3	Площадь комплекса (11 микрогруппировок)					2,7
VII. КРУПНОТРАВЯНЫЙ КОМПЛЕКС (ДОМИНАНТЫ <i>ARUNCUS DIOICUS</i>, <i>PARASENECIO AURICULATUS</i> И <i>САЛОРИУЛЛУМ РОБИСТУМ</i>)										
Микрогруппировки густопокрывные										
48	влж с млктр	волжанковая с мелкотравьем	70	1,0	64	влж	волжанковая	60-65	0,3	
49	сте с млктр	стеблелистовая с мелкотравьем	100	0,1	65	кртр	крупнотравяная с <i>Салиорфилум robustum</i> или <i>Paraseneccio auriculatus</i>	60-100	0,1	
50	зв-влж с рт	звездичково-волжанковая с редкотравьем	95	0,1	-	-	-	-	-	
51	лм-вент	лесно-маково-якобинговая	60	0,1	-	-	-	-	-	
Итого				1,3			Итого		0,4	
VII. КРУПНОТРАВЯНЫЙ КОМПЛЕКС (ДОМИНАНТЫ <i>ARUNCUS DIOICUS</i>, <i>PARASENECIO AURICULATUS</i> И <i>САЛОРИУЛЛУМ РОБИСТУМ</i>)										
Микрогруппировки густопокрывные										
Микрогруппировки разреженные и редкопокрывные										
52	ос-дудн с рт и ос рж	осоково-дудниковая с редкотравьем и осокой разреженная	40	0,1	66	влж рж	волжанковая разреженная	40	0,3	
-	-	-	-	-	67	стбл рж	стеблелистовая разреженная	40-50	0,1	
Итого				0,1			Итого		0,4	
Площадь комплекса (5 микрогруппировок):				1,4	Площадь комплекса (4 микрогруппировок)					0,8
Площадь фитоценоза (52 микрогруппировки)				100	Площадь фитоценоза (67 микрогруппировок)					100

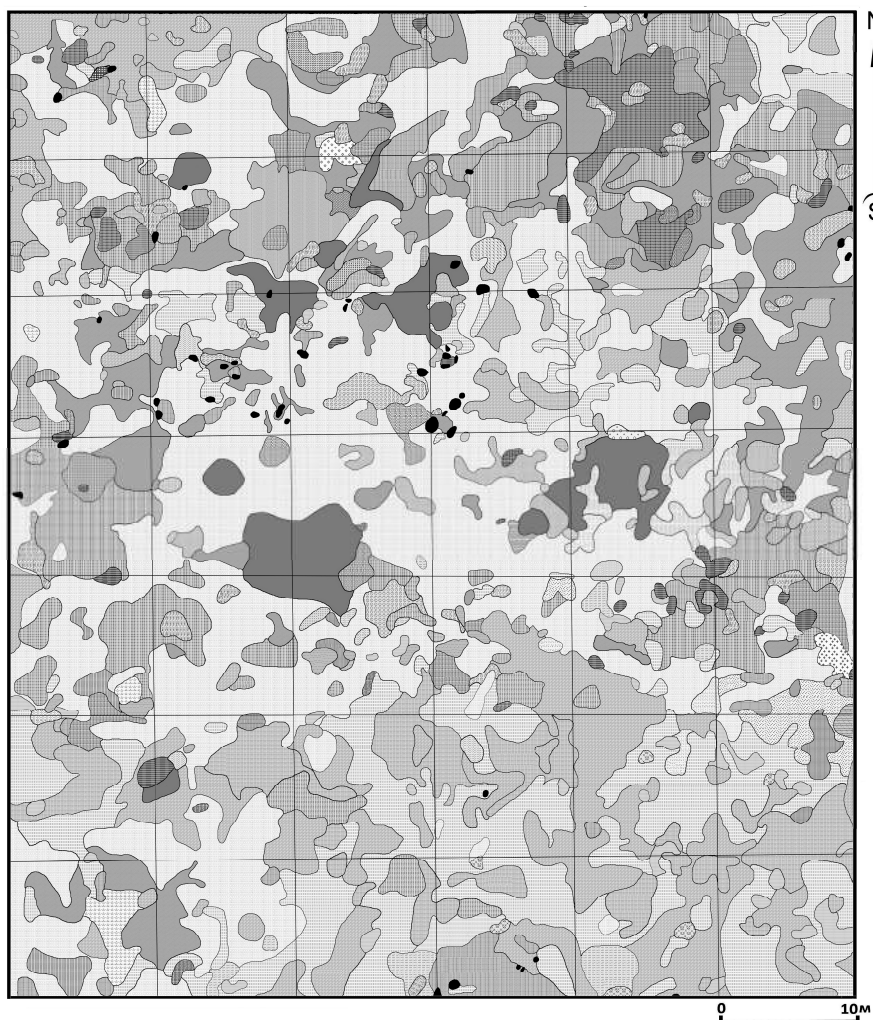
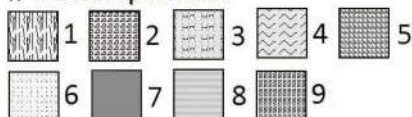


Рис. 3. Горизонтальная структура травяного яруса в 1998 г.

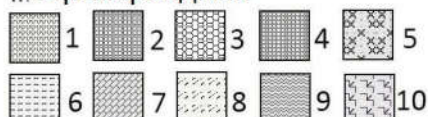
I. Разнотравный комплекс (39,2% от общей площади фитоценоза)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – осоково-подмаренниковая с разнотравьем (2,5% от площади комплекса), 2 – звездчатковая с подмаренником и разнотравьем (2,3%), 3 – осоково-лесно-маково-разнотравная (1,7%), 4 – звездчатковая (0,6%), 5 – осоково-звездчатковая с подмаренником (0,1%); *разреженные и редкопокровные*: 6 – разнотравная редкопокровная (81,9%), 7 – мёртвопокровная (8,4%), 8 – смилациновая с мелкотравьем разреженная (2,2%), 9 – звездчатковая с лесным маком и разнотравьем разреженная (0,2%).

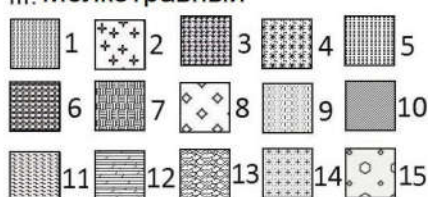
I. Разнотравный



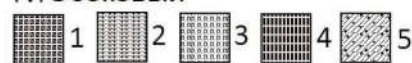
II. Эфемероидный



III. Мелкотравный



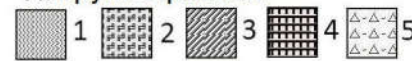
IV. Осоковый



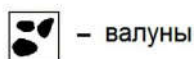
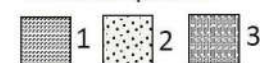
V. Папоротниковый



VI. Крупнотравный



VII. Хвощовый



травная с адоксой редкопокровная (0,8%), 13 – василистниковая с разнотравьем разреженная (2,0%), 14 – василистниковая разреженная (0,5%), 15 – василистниковая редкопокровная (0,3%).

IV. Осоковый комплекс (11,7%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – разнотравно-василистниково-осоковая (11,6%), 2 – василистниково-осоковая с крупнотравьем (11,6%); *разреженные и редкопокровные*: 3 – осоковая с василистником и разнотравьем разреженная (64,8%), 4 – осоковая разреженная (6,0%), 5 – осоковая с адриантумом разреженная (6,0%).

II. Эфемероидный комплекс (доминант *Hylomecon vernalis*; 31,9%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – лесно-маковая с адонисом (41,0%), 2 – эфемероидно-лесно-маковая (15,9%), 3 – осоково-лесно-маковая с василистником (1,9%), 4 – осоково-лесно-маковая с адонисом (0,7%), 5 – лесно-маковая с хвощом и адонисом (0,7%), 6 – ветреницевая с адонисом (0,4%); *разреженные и редкопокровные*: 7 – эфемероидная с разнотравьем и осоками редкопокровная (37,2%), 8 – с лесным маком и хвощом редкопокровная (0,9%), 9 – лесно-маковая со звездчаткой разреженная (0,9%), 10 – осоково-лесно-маковая разреженная (0,5%).

III. Мелкотравный комплекс (доминант *Thalictrum filamentosum*; 12,7%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – василистниковая с осокой (18,2%), 2 – майниковая с разнотравьем (1,0%), 3 – шлемниковая (0,7%), 4 – мелко-травно-тригонотисовая с лютиком (0,6%), 5 – мерингиевая (0,1%), 6 – фиалковая (0,1%), 7 – адриантово-василистниковая (1,0%), 8 – василистниковая со звездчаткой (0,8%), 9 – лесно-маково-василистниковая (0,5%); *разреженные и редкопокровные*: 10 – разнотравно-василистниковая с осокой разреженная (72,0%), 11 – ландышевая разреженная (1,4%), 12 – мелко-

V. Папоротниковый комплекс (2,3%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – адриантовая с василистником и разнотравьем (44,3%), 2 – лесно-маково-папоротниковая (*Adiantum pedatum* + *Athyrium sinense*) с разнотравьем (43,0%), 3 – лесно-маково-адриантовая с адонисом (1,7%); *разреженные и редкопокровные*: 4 – василистниково-папоротниковая (*Adiantum pedatum* + *Athyrium sinense*) разреженная (9,3%), 5 – адриантовая с эфемероидами и осокой разреженная (1,8%).

VI. Крупнотравный комплекс (доминанты *Aruncus dioicus*, *Parasenecio auriculatus* и *Caulophyllum robustum*; 1,4%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – волжанковая с мелкотравьем (75,2%), 2 – стеблелистовая с мелкотравьем (10,3%), 3 – звездчатково-волжанковая с разнотравьем (4,2%), 4 – лесно-маково-аконитовая (1,4%); *разреженные и редкопокровные*: 5 – осоково-дудниковая с разнотравьем и осокой разреженная (8,8%).

VII. Хвощовый комплекс (доминант *Equisetum hiemale*; 0,8%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – василистниково-хвощовая с осокой и разнотравьем (6,6%); *разреженные и редкопокровные*: 2 – хвощовая с разнотравьем редкопокровная (78,9%), 3 – хвощовая редкопокровная (14,5%).

[Fig. 3. The horizontal structure of the herb layer in 1998

I. Herbaceous complex (39,2% of the total phytocenosis area)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – sedge-bedstraw with herbs (2,5% of the area of the complex), 2 – chickweed with bedstraw and herbs (2,3%), 3 – sedge-forest-poppy-herbaceous (1,7%), 4 – chickweedy (0,6%), 5 – sedge-chickweedy with bedstraw (0,1%); *sparsed and rarely-integumentary*: 6 – herbaceous rarely-integumentary (81,9%), 7 – dead-integumentary (8,4%), 8 – Solomon's-plume with small herbs sparsed (2,2%), 9 – chickweedy with forest poppy and small-forbs sparsed (0,2%).

II. Ephemeroïd complex (dominant *Hylomecon vernalis*; 31,9%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – forest-poppy with adonis (41,0%), 2 – ephemeroïd-forest-poppy (15,9%), 3 – sedge-forest-poppy with meadow-rue (1,9%), 4 – sedge-forest-poppy with adonis (0,7%), 5 – forest-poppy with common horsetail and adonis (0,7%), 6 – anemone with adonis (0,4%); *sparsed and rarely-integumentary*: 7 – ephemeroïds with herbs and sedges rarely-integumentary (37,2%), 8 – with forest poppy and common horsetail rarely-integumentary (0,9%), 9 – forest-poppy with chickweed sparsed (0,9%), 10 – sedge-forest-poppy sparsed (0,5%).

III. Small-herbs complex (dominant *Thalictrum filamentosum*; 12,7%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – meadow-rue with sedge (18,2%), 2 – may-lily with herbs (1,0%), 3 – skullcappy (0,7%), 4 – small-grass-trigonotis with buttercup (0,6%), 5 – blunt-leaved (0,1%), 6 – violetty (0,1%), 7 – maidenhair-fern-meadow-rue (1,0%), 8 – meadow-rue with chickweed (0,8%), 9 – forest-poppy-meadow-rue (0,5%); *sparsed and rarely-integumentary*: 10 – herbs-meadow-rue with sedge *sparsed* (72,0%), 11 – lily-of-the-valley *sparsed* (1,4%), 12 – small-herbs with moskhatel rarely-integumentary (0,8%), 13 – meadow-rue with herbs *sparsed* (2,0%), 14 –

meadow-rue *sparsed* (0,5%), 15 – meadow-rue rarely-integumentary (0,3%).

IV. Sedge complex (11,7%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – herbs-meadow-rue-sedge (11,6%), 2 – meadow-rue-sedge with largest-herbs (11,6%); *sparsed and rarely-integumentary*: 3 – sedge with meadow-rue and herbs *sparsed* (64,8%), 4 – sedge *sparsed* (6,0%), 5 – sedge with maidenhair-fern *sparsed* (6,0%).

V. Fern complex (2,3%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – maidenhair-fern with meadow-rue and herbs (44,3%), 2 – forest-poppy-fern (*Adiantum pedatum* + *Athyrium sinense*) with herbs (43,0%), 3 – forest-poppy-maidenhair-fern with adonis (1,7 %); *sparsed and rarely-integumentary*: 4 – meadow-rue-fern (*Adiantum pedatum* + *Athyrium sinense*) *sparsed* (9,3%), 5 – maidenhair-fern with ephemeroids and sedge *sparsed* (1,8%).

VI. Largest-herbs complex (dominants *Aruncus dioicus*, *Parasenecio auriculatus* and *Caulophyllum robustum*; 1,5%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – goat's beard with small-herbs (75,3%), 2 – squewroot with small-herbs (10,3%), 3 – chickweed-goat's-beard with herbs (4,2%), 4 – forest-poppy-aconite (1,4 %); *sparsed and rarely-integumentary*: 5 – sedge-angelica with herbs and sedge *sparsed* (8,8%).

VII. Common-horsetail complex (dominant *Equisetum hiemale*; 0,8%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – meadow-rue – common-horsetail with sedge and herbs (6,6 %); *sparsed and rarely-integumentary*: 2 – common-horsetail with herbs rarely-integumentary (78,9%), 3 – common-horsetail rarely-integumentary (14,5%).]

Проективное покрытие растений в разнотравной редкопокровной микрогруппировке составляет обычно 5–10%, редко – 20%. В ней на общем фоне листового опада равномерно распределяются одиночные особи или разреженные клоны *Galium davuricum* Turcz. ex Ledeb., *Asarum sieboldii* Miq., *Lamium album* L., *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng., *Lilium distichum* Nakai, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Paeonia oreogeton*, *Stellaria bungeana* Fenzl, *Thalictrum filamentosum*, *Pseudostellaria sylvatica* (Maxim.) Pax, розетки *Prenanthes tatarinowii* Maxim. и *Doellingeria scabra* (Thunb.) Nees, куртинки фиалок и др. Обилие видов мелкотравья, как и крупнотравья, в совокупности не превышает *sol* по шкале Друде. Диффузно по территории микрогруппировки и всего фитоценоза растут осоки средних размеров. В одном экземпляре в данной микрогруппировке встретился *Asparagus schoberioides* Kunth.

В разнотравных микрогруппировках выделялись более высоким обилием (не менее *sp*) *Stellaria bungeana*, *Galium davuricum*, *Smilacina hirta* Maxim. и *Phryma asiatica* (H. Nara) O. Deg. et I. Deg. За 20 лет обилие этих видов значительно уменьшилось, в несколько раз сократились и площади участков с их доминированием. Мелкими пятнами – 1 м² и менее, их группировки входили в разные фонообразующие микрогруппировки фитоценоза.

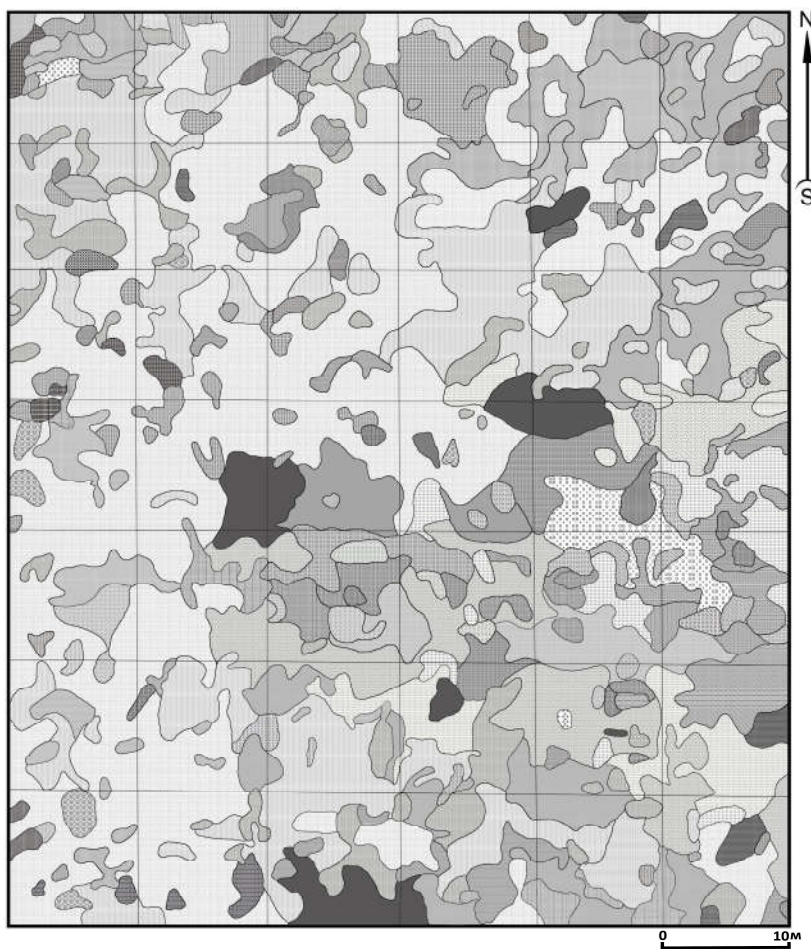


Рис. 4. Горизонтальная структура травяного яруса в 2018 г.

I. Разнотравный комплекс (38,9% от площади фитоценоза)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – разнотравная с хвощом (2,8% от площади комплекса), 2 – разнотравная с доминированием *Galium davuricum*, или *Phryma asiatica*, или *Stellaria bungeana* (2,0%), 3 – лесно-маково-хвощово-смилациновая (0,4%), 4 – смилациновая (0,3%), 5 – осоково-разнотравная (0,3%), 6 – лесно-маково-хвощово-звездчатковая (0,1%), 7 – осоково-разнотравно-подмаренниковая (0,1%); *разреженные и редкопокровные*: 8 – разнотравная редкопокровная (81,1%), 9 – мёртвопокровная (7,4%), 10 – разнотравная с хвощом редкопокровная (3,5%), 11 – осоково-разнотравная редкопокровная (1,0%), 12 – хвощово-смилациновая разреженная (0,7%), 13 – смилациновая редкопокровная (0,3%), 14 – разнотравная разреженная (0,1%).



II. Эфемероидный комплекс (доминант *Hylomecon vernalis*; 29,8%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – лесно-маковая (14,9%), 2 – адиантово-лесно-маковая (2,9%), 3 – эфемероидная (2,2%), 4 – лесно-маковая с хвощом (2,1%), 5 – звездчатково-лесно-маковая (0,4%); *разреженные и редкопокровные*: 6 – лесно-маковая разреженная (46,4%), 7 – лесно-маковая редкопокровная (18,4%), 8 – лесно-маковая с хвощом разреженная (10,6%), 9 – хвощово-лесно-маковая разреженная (1,6%), 10 – адиантово-лесно-маковая разреженная (0,5%).

III. Хвощовый комплекс (доминант *Equisetum hiemale*; 16,1%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – лесно-маково-хвощовая (6,8%), 2 – хвощовая с лесным маком (6,5%), 3 – хвощовая с мелкотравьем (2,0%), 4 – хвощовая (0,5%); *разреженные и редкопокровные*: 5 – хвощовая редкопок-

ровная (39,7%), 6 – хвощовая с разнотравьем разреженная с доминированием *Galium davuricum*, или *Phryma asiatica*, или *Stellaria bungeana* (12,7%), 7 – хвощовая разреженная (10,7%), 8 – разнотравно-хвощовая разреженная (8,4%), 9 – хвощовая с разнотравьем редкопокровная (4,7%), 10 – лесно-маково-хвощовая разреженная (4,2%), 11 – хвощовая с лесным маком редкопокровная (2,4%), 12 – хвощовая с разнотравьем и папоротником (*Dryopteris goeringiana*) разреженная (1,3%).

IV. Осоковый комплекс (8,2%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – разнотравно-осоковая (27,3%), 2 – осоковая с разнотравьем (3,7%), 3 – осоковая (3,5%), 4 – василистниково-осоковая (3,4%), 5 – хвощово-осоковая (3,1%), 6 – осоковая с разнотравьем и хвощом (0,6%); *разреженные и редкопокровные*: 7 – осоковая с разнотравьем разреженная (48,0%), 8 – разнотравно-осоковая разреженная (8,3%), 9 – разнотравно-осоковая редкопокровная (1,4%), 10 – осоковая с хвощом и разнотравьем разреженная (0,6%).

V. Мелкотравный комплекс (доминант *Thalictrum filamentosum*; 3,5%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – василистниковая (21,0%), 2 – шлемниковая с хвощом (0,8%), *разреженные и редкопокровные*: 3 – василистниковая редкопокровная (47,0%); 4 – мелкотравная разреженная (13,0%), 5 – василистниковая разреженная (9,3%), 6 – василистниковая с разнотравьем разреженная (8,9%).

VI. Папоротниковый комплекс (2,7%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – папоротниковая с осокой (21,7%), 2 – адиантовая (11,5%), 3 – хвощово-лесно-маково-адиантовая (10,7%), 4 – разнотравно-папоротниковая (*Dryopteris goeringiana* + *Athyrium sinense*) (6,4%), 5 – хвощово-папоротниковая (щитовниковая: *Dryopteris crassirhizoma* + *D. goeringiana*) (4,2%), 6 – лесно-маково-адиантовая (2,7%), 7 – папоротниковая (*Adiantum pedatum* и (или) *Dryopteris goeringiana*) с лесным маком (1,3%); *разреженные и редкопокровные*: 8 – лесно-маково-папоротниковая (*Dryopteris goeringiana*) разреженная (24,8%), 9 – папоротниковая с хвощом разреженная (7,2%), 10 – адиантовая с василистником разреженная (7,0%), 11 – адиантовая редкопокровная (2,5%).

VII. Крупнотравный комплекс (доминанты *Aruncus dioicus*, *Parasenecio auriculatus* и *Caulophyllum robustum*; 0,8%)

Микрогруппировки: *густопокровные*: 1 – волжанковая (40,5%), 2 – крупнотравная с доминированием *Parasenecio auriculatus* или *Caulophyllum robustum* (12,6%); *разреженные и редкопокровные*: 3 – волжанковая разреженная (34,9%), 4 – стеблелистовая разреженная (12,0%).

[Fig. 4. The horizontal structure of the herbs layer in 2018

I. Herbaceous complex (38,9% of the total phytocenosis area)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – herbaceous with common horsetail (2,8% от площади комплекса), 2 – herbaceous with domination *Galium davuricum*, or *Phryma asiatica*, or *Stellaria bungeana* (2,0%), 3 – forest-poppy-common-horsetail-Solomon's-plume (0,4%), 4 – Solomon's-plume (0,3%), 5 – sedge-herbaceous (0,3%), 6 – forest-poppy-common horsetail-chickweed (0,1%), 7 – sedge-herbaceous-bedstraw (0,1%); *sparsed and rarely-integumentary*: 8 – herbaceous rarely-integumentary (81,1%), 9 – dead-integumentary (7,4%), 10 – herbaceous with common horsetail rarely-integumentary (3,5%), 11 – sedge-herbaceous rarely-integumentary (0,1%), 12 – common horsetail-Solomon's-plume sparsed (0,7%), 13 – Solomon's-plume rarely-integumentary (0,3%), 14 – herbaceous sparsed (0,1%).

II. Ephemeroïd complex (dominant *Hylomecon vernalis*; 29,8%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – forest-poppy (14,9%), 2 – maidenhair-fern-forest poppy (2,9%), 3 – ephemeroïds (2,2%), 4 – forest poppy с common horsetail (2,1%), 5 – chickweed-forest poppy (0,4%); *sparsed and rarely-integumentary*: 6 – forest-poppy sparsed (46,4%), 7 – forest-poppy rarely-integumentary (18,4%), 8 – forest-poppy with common horsetail sparsed (10,6%), 9 – common-horsetail-forest-poppy sparsed (1,6%), 10 – maidenhair-fern-forest-poppy sparsed (0,5%).

III. Common-horsetail complex (dominant *Equisetum hiemale*; 16,1%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – forest-poppy-common-horsetail (6,8%), 2 – common-horsetail with forest poppy (6,5%), 3 – common-horsetail with small-herbs (2,0%), 4 – common-horsetail (0,5%); *sparsed and rarely-integumentary*: 5 – common-horsetail rarely-integumentary (39,7%), 6 – common-horsetail with herbs sparsed with domination *Galium davuricum*, or *Phryma asiatica*, or *Stellaria bungeana* (12,7%), 7 – common-horsetail sparsed (10,7%), 8 – herbs-common-horsetail sparsed (8,4%), 9 – common-horsetail with herbs rarely-integumentary (4,7%), 10 – forest-poppy-common-horsetail sparsed (4,2%), 11 – common-horsetail with forest poppy rarely-integumentary (2,4%), 12 – common-horsetail with herbs and ferns (*Dryopteris goeringiana*) sparsed (1,3%).

IV. Sedge complex (8,2%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – herbs-sedge (27,3%), 2 – sedge with herbs (3,7%), 3 – sedge (3,5%), 4 – meadow-rue-sedge (3,4%), 5 – common horsetail-sedge (3,1%), 6 – sedge with herbs and common horsetail (0,6%); *sparsed and rarely-integumentary*: 7 – sedge with herbs sparsed (48,0%), 8 – herbs-sedge sparsed (8,3%), 9 – herbs-sedge rarely-integumentary (1,4%), 10 – sedge with common horsetail and herbs sparsed (0,6%).

V. Small-herbs complex (dominant *Thalictrum filamentosum*; 3,5%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – meadow-rue (21,0%), 2 – skullcap with common horsetail (0,8%), 3 – meadow-rue rarely-integumentary (47,0%); *sparsed and rarely-integumentary*: 4 – small-herbs sparsed (13,0%), 5 – meadow-rue sparsed (9,3%), 6 – meadow-rue with herbs sparsed (8,9%).

VI. Fern complex (2,7%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – ferns with sedge (21,7%), 2 – maidenhair-fern (11,5%), 3 – common-horsetail-forest-poppy-maidenhair-fern (10,7%), 4 – herbs-ferns (*Dryopteris goeringiana* + *Athyrium sinense*) (6,4%), 5 – common-horsetail-ferns (buckler-fern: *Dryopteris crassirhizoma* + *D. goeringiana*) (4,2%), 6 – forest-poppy-maidenhair-fern (2,7%), 7 – ferns (*Adiantum pedatum* and (or) *Dryopteris goeringiana*) with forest poppy (1,3%); *sparsed and rarely-integumentary*: 8 – forest-poppy-ferns (*Dryopteris goeringiana*) sparsed (24,8%), 9 – ferns with common horsetail sparsed (7,2%), 10 – maidenhair-fern with meadow-rue sparsed (7,0%), 11 – maidenhair-fern rarely-integumentary (2,5%).

VII. Largest-herbs complex (dominants *Aruncus dioicus*, *Parasenecio auriculatus* and *Caulophyllum robustum*; 0,8%)

Microgroups: *dense-cover*: 1 – goat's-beard (40,5%), 2 – cohosh-blue with domination *Parasenecio auriculatus* or *Caulophyllum robustum* (12,6%); *sparsed and rarely-integumentary*: 3 – goat's-beard sparsed (34,9%), 4 – cohosh-blue sparsed (12,0%).]

Сильнее других изменились микрогруппировки с доминированием звездчатки Бунге. Звездчатка в 1998 г. была одним из самых распространённых видов травяного яруса. Она входила в состав доминантов семи микрогруппировок, приуроченных к влажным и хорошо освещенным местам. Размеры их варьировали от 0,5 до 5 м², а обилие звездчатки – от *sp*

(звездчатковая с лесным маком и разнотравьем разреженная, лесно-маковая со звездчаткой разреженная) до *cop*¹ (звездчатковая с подмаренником и разнотравьем). Лучшее жизненное состояние у звездчатки наблюдалось там, где возникло и не сразу исчезло резкое нарушение местообитаний. Такие участки в 1998 г. находились рядом со свежей гарью² и по периметру прогалины, образовавшейся после вывала большой старой липы, перевитой лианами актинидии. Обилие звездчатки на них достигало *cop*³-*soc*, растения отличались насыщенным зеленым цветом, обильным цветением, зарослевым сложением. Отчетливо прослеживалось и размещение микрогруппировок со звездчаткой вдоль вогнутой линии перегиба террасовидного уступа с основной поверхностью склона.

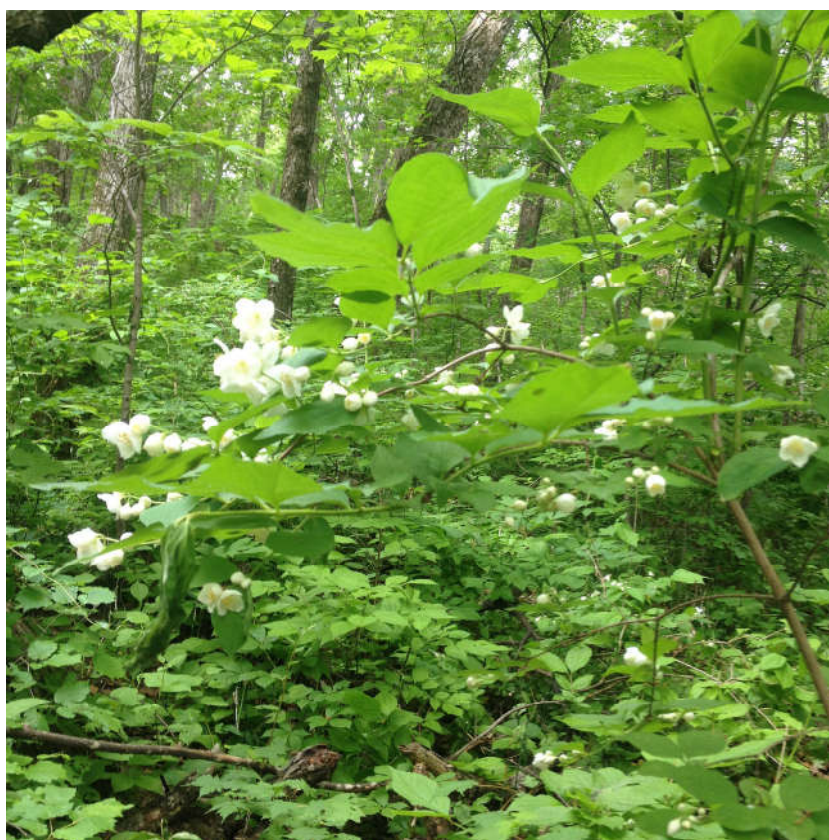


Рис. 5. Под густыми кустами чубушника травяной ярус редкий или отсутствует.
[**Fig. 5.** The herb layer is rare or absent under the dense mock-mushroom bushes]

² В конце 90-х годов в одну из весен слабый низовой пожар прошёл по склону, слегка задев западную сторону пробной площади.

Подмаренник даурский в 1998 г. доминировал в трёх микрогруппировках, а в 2018 г. только в одной – осоково-разнотравно-подмаренниковой, сформировавшейся на локальном микросайте – небольшом бугорке, рядом с осоковой с разнотравьем микрогруппировкой. В настоящее время подмаренник есть ещё в нескольких микрогруппировках, но обилие его не превышает градацию *sp.*

Смилацина волосистая в фитоценозе обычно растёт клонами (рис. 6) – по несколько особей на общем корневище, образуя среди редкопокровного разнотравья и хвоща мелкие пятна-группировки с обилием от *sp* до *cop*². Микрогруппировок со смилациной стало больше, а их размеры – меньше; в двух из четырех микрогруппировок появился *Equisetum hiemale*.

Участки микрогруппировок с доминированием подмаренника, фримы азиатской и звездчатки, имеющие размеры менее площади выделения и характеризующиеся сходным составом дополняющих видов, были объединены в *разнотравную с доминированием Galium davuricum, или Phryma asiatica, или Stellaria bungeana.*

На участках с очень высокой сомкнутостью подлеска и под деревьями, густо оплетёнными лианами, травяной ярус разрежен особенно сильно, вплоть до полного его отсутствия. В таких местах была выделена и включена в разнотравный комплекс *мёртвопокровная* микрогруппировка. В 1998 г. самые крупные её участки располагались под деревьями с актинидией и в густой куртине калины бурейской, над которой сомкнулись кроны деревьев. К 2018 г. из-за улучшения освещённости отдельных микросайтов площадь мёртвопокровной микрогруппировки в фитоценозе незначительно – в 1,1 раза, сократилась. Наряду с этим несколько мелких мёртвопокровных участков появились в густых куртинах чубушника и лещины.

Эфемероидный комплекс (доминант *Hylomecon vernalis*) уступает разнотравному комплексу 7,3% в 1998 г. и 9,1% в 2018 г. Как и следовало ожидать, площадь густопокровных микрогруппировок в эфемероидном комплексе, виды которого успевают пройти основной цикл развития до распускания листьев на деревьях и кустарниках, гораздо больше, чем в остальных комплексах. Тем не менее, и в эфемероидном комплексе она значительно – в 3,5 раза, меньше площади разреженных и редкопокровных микрогруппировок.

Основу комплекса создают лесно-маковые микрогруппировки, различающиеся между собой по обилию *Hylomecon vernalis* и составу других трав. В густопокровных микрогруппировках лесной мак образует сплошной ковёр, на фоне которого малозаметны остальные виды. В разреженных микрогруппировках его пышные группы-клоны размером до 0,5×0,5 м равномерно распределяются по площади, а в редкопокровных он растёт отдельными особями или рыхлыми куртинками.

Размещение фонообразующих микрогруппировок комплекса со временем почти не изменилось, при этом оно стало более компактным. Лесно-маковые микрогруппировки неизменно образуют большой «массив» в верхней восточной части пробной площади с ровной территорией, переходящей в откос

террасы (рис 3 и 4). Небольшой уклон (5–7°) – меньший, чем на соседних и лежащих ниже по склону участках – способствует лучшему освещению поверхности, поэтому здесь и в аналогичных местах фитоценоза эфемероиды отличаются более высоким обилием.



Рис. 6. Разреженный клон *Smilacina hirta* в хвощовой редкопокровной микрогруппировке [Fig. 6. A sparsed clone of *Smilacina hirta* in a common-horsetail rarely-integroup]

Многие виды, бывшие содоминантами в густопокровных микрогруппировках разных комплексов, через 20 лет стали дополняющими в смежных микрогруппировках эфемероидного комплекса. Так, среднее число видов в микрогруппировках в 1998 г. составляло 8, максимальное – 11, а в 2018 г. – 13 и 24, соответственно. В местах, где под пологом древостоя сформировался густой подлесок, в лесно-маковых микрогруппировках снизилось обилие разнотравья и увеличилось обилие осок и *Adiantum pedatum*. В 2018 г. к числу содоминантов добавился *Equisetum hiemale*.

Высоко в фитоценозе обилие и ранневесенних эфемероидов, особенно адониса амурского и лютик Франше (*Ranunculus franchetii* H. Boissieu). К массовому цветению лесного мака они исчезают. Только у адониса ещё долго сохраняются пожелтевшие листья, поэтому его название было введено в названия некоторых микрогруппировок.

Дольше других эфемероидов остается зелёной адокса мускусная (*Adoxa moschatellina* L.). Она нигде не образует сплошного покрова, но обычна во многих микрогруппировках разных комплексов. Рядом с мёртвопокровными участками в слабовыраженных микропонижениях адокса образует сгущения с обилием *sp.* В 1998 г. в мелкотравном комплексе была выделена *мелкотравная с адоксой редкопокровная* микрогруппировка. Это самое высокое обилие адоксы, которое отмечалось и в 2018 г.

Под лесным маком скрываются не только адокса и другие эфемероиды, но и ростки летних трав (*Smilacina hirta*, *Actaea acuminata*, *Lilium distichum*, *Convallaria keiskei* Miq. и др.) и папоротников. По мере их отрастания можно ещё до окончания цветения лесного мака определить, какой вид придёт ему на смену.

Сезонная смена видов в микрогруппировках сопровождается существенной перестройкой структуры травяного яруса. К середине лета эфемероидный комплекс полностью распадается, «отдавая» свои микрогруппировки другим комплексам (рис. 7). Летом 2018 г. за счёт него сильно увеличилась площадь разнотравного комплекса – на 23,8% от площади фитоценоза. Три самые большие микрогруппировки комплекса отошли к разнотравной редкопокровной (*лесно-маковая* и *лесно-маковая разреженная*) и мёртвопокровной (*лесно-маковая редкопокровная*) микрогруппировкам; четвертая – *звездчатково-лесно-маковая* – вошла в объединённую разнотравную. Площадь остальных шести микрогруппировок с доминированием *Hylotecon vernalis* распределилась между хвощовым (4,3%), папоротниковым (1,0%) и мелкотравным (0,6%) комплексами.



Рис. 7. Хвощово-лесно-маковая микрогруппировка летом станет хвощовой разреженной [Fig. 7. Common-horsetail-forest-poppy microgroup will become rare common-horsetail in the summer]

Трансформация хвощового комплекса стала самой значительной – за 20 лет он по площади вышел на третье место в фитоценозе, число микрогруппировок с его доминированием увеличилось в 4 (!) раза. До этого *Equisetum hiemale* доминировал в одной густопокровной (василистниково-хвощовая с осокой и разнотравьем; рис. 8) и двух редкопокровных (хвощовая с разнотравьем редкопокровная и хвощовая редкопокровная) микрогруппировках. Все три занимали в 1998 г. столь малую территорию – менее 1,0% площади фитоценоза, что выделять хвощовый комплекс не имело смысла, и они были включены в разнотравный комплекс. Хвощ также присутствовал в примеси в двух микрогруппировках эфемероидного комплекса. Обилие его в 1998 г. можно было оценить в среднем категорией *sol*. К 2018 г. хвощ стал доминантом в 12 микрогруппировках; в двух комплексах: разнотравном и эфемероидном, вошёл в число содоминантов, и отмечен, как обычный вид с обилием *sp*, в семи микрогруппировках разных комплексов. Необходимость выделения хвощового комплекса стала бесспорной.



Рис. 8. 1998 г. *Equisetum hiemale* в василистниково-хвощовой с осокой и разнотравьем микрогруппировке [Fig. 8. 1998 year. *Equisetum hiemale* in the basil-horsetail with sedge and herbs microgroup]

Equisetum hiemale – характерный вид коренных лесов, образует сплошной покров, чистый или вместе с папоротниками, в сырых и сильно затенённых местах.

На пробной площади таким местом стала пологая впадина вдоль линии перегиба поверхности склона (рис. 9). 20 лет назад маленькие участки с хвощом располагались в разных местах впадины. Следует отметить, что в этом месте несколько лет подряд во время дождей по поверхности текут потоки воды, а в основании террасовидного уступа неоднократно фиксировались выходы наилка.

Выше было отмечено, что за ревизионный период на пробной площади выпали значительное число взрослых деревьев ясеня носолистного (табл. 1). Этот ясень известен своим свето- и влаголюбием (Васильев, 1979), что подтвердилось его приуроченностью к самым влажным местообитаниям «лианового» фитоценоза. Выпадение ясеня из состава древостоя, несомненно, способствовало ещё большему повышению влажности экотопа. Активная вегетативная подвижность хвоща и высокая влажность почв впадины и смежных участков обусловили интенсивное формирование и локализацию хвощовых микрогруппировок в последующий период сукцессии.

Микрогруппировки с обилием хвоща от cop^2 до soc сосредоточены в наиболее глубоких местах впадины. К 2018 г. величина их составила немногим более 2% площади фитоценоза. Основную часть впадины тоже заняли хвощовые микрогруппировки, пока разреженные и редкопокровные, и началась экспансия хвоща на прилегающие территории вниз и вверх по склону. Так, мёртвопокровная микрогруппировка в густых курттинах подлеска с внедрением хвоща (обилие sp) превратилась в *хвощовую редкопокровную*, тем самым увеличив летом площадь самой большой микрогруппировки комплекса. Для откосов террасовидных уступов обычна *хвощовая с разнотравьем редкопокровная* микрогруппировка. Во второй на разных участках незначительно варьирует обилие разнотравья и осок.

На выпуклых частях микроповышений в мае содоминантом хвоща является лесной мак. По мере увядания ранневесенних эфемероидов, вслед за ними – лесного мака, микрогруппировки, в которых *Hylomecon vernalis* рос вкупе с хвощом, сменяются хвощовой редкопокровной или хвощовой с разнотравьем редкопокровной. В 2018 г. в результате сезонной смены видового состава доля хвощового комплекса в фитоценозе к середине июля увеличилась с 16,1 до 20,4%.

Хвощ присутствует во многих микрогруппировках разных комплексов и постепенно исчезает из их состава с переходом на относительно сухие микросайты с выпуклой поверхностью. В западной части пробной площади, где расположена основная часть таких микросайтов, хвощовых микрогруппировок нет (рис. 3 и 4).

Осоковый комплекс и в 1998 г., и в 2018 г. находился на четвёртом месте в фитоценозе (табл. 3). За 20 лет его площадь в фитоценозе сократилась в 1,4 раза. Из-за усугубившихся различий в густоте растительного покрова и смены видового состава число микрогруппировок в комплексе увеличилось в 2 раза. Некоторые из них стали фонообразующими. По составу доминирующих видов осок, избирательных по отношению влагообеспеченности и освещённости, можно довольно точно оценить экологические различия микросайтов с осоковыми микрогруппировками.



Рис. 9. Хвощовая микрогруппировка в пределах впадины такой стала (а) за 20 лет, а такой (б) она станет через ... лет [Fig. 9. The common-horsetail microgroup within the depression has become this (a) in 20 years, and this (b) it will become in ... years]



Рис. 10. Осоковая с разнотравьем разреженная микрогруппировка типична для менее увлажненных экотопов с выпуклой поверхностью
[**Fig. 10.** Sedge with herbs sparse microgroup is typical of less humid ecotopes with a convex surface]

В общей массе осок преобладают среднерослые – *Carex cf. reventa*. Они рассеянно растут по всему склону, обычно вместе с василистником и мезофитным разнотравьем (рис. 10) и доминируют в микрогруппировках, приуроченных к участкам с лучшей освещённостью и ровной или слабо выпуклой поверхностью. На пробной площади такие экотопы сосредоточены вдоль всей западной границы, в верхней юго-восточной, и нижней северо-восточной частях. Почвы их менее влажные, чем на территориях с относительной и вогнутой поверхностью.

Самая большая микрогруппировка комплекса с *Carex cf. reventa* в 1998 г. – *осоковая с василистником и разнотравьем разреженная*. В неё были вкраплены мелкие фрагменты густопокровной *василистниково-осоковой с крупнотравьем* микрогруппировки. В местах, где высокие деревья дуба и липы сильнее затеняли поверхность, обилие осок снижалось, и обе микрогруппировки становились *разнотравно-василистниковой с осокой разреженной* из мелкотравного комплекса. К 2018 г. с улучшением световых условий все три микрогруппировки сменились *осоковой с разнотравьем разреженной*, под густым подлеском – разнотравной редкопокровной.

На ровных участках с высокой влажностью почв и хорошим боковым освещением лидировала (и лидирует) крупная осока кривоногая. Максимальным развитием этой осоки в 1998 г. отличалась *разнотравно-василистниково-осоковая* микрогруппировка на участке, расположенном в 40 м ниже впадины с хвостом и ограниченном с двух сторон пологими откосами террасовидного уступа. Для этого участка тоже характерно высокое увлажнение – во время и сразу после сильных дождей по откосам и далее вниз по склону течёт вода. Корнеобитаемый слой после этого долго остается сырым.

В примеси к *Carex campylorhina* росли среднерослые осоки и мелкая *Carex* cf *ussuriensis* с обилием не более *sol*. Кроме осок в *разнотравно-василистниково-осоковой* микрогруппировке было представлено разнообразное мелкотравье и редко встречающиеся в других местах пробной площади *Doellingeria scabra*, *Parasenecio auriculatus*, *Polemonium chinense* (Brand) Brand, небольшие чаши *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy высотой около 0,5 м. В этой микрогруппировке впервые были обнаружены две особи-розетки *Pyrola japonica* Klenze ex Alef. и *Euphorbia komaroviana*, а на её границе с *адвантово-василистниковой* микрогруппировкой на фитогенном наноповышении была найдена колония *Phacellanthus tubiflorus*. Грушанка японская не только сохранилась на прежнем месте, причём без изменений, но и обнаружена в разнотравной редкопокровной микрогруппировке. Пучкоцвет трубкоцветковый больше нигде на профиле не встречается, ежегодно появляется на одном и том же месте и цветёт в середине июля.

В 2018 г. в *разнотравно-василистниково-осоковой* микрогруппировке осока кривоногая осталась доминантом с обилием *cop*²⁻³, обилие василистника снизилось до *sol-sp*, *Doellingeria scabra* и *Euphorbia komaroviana* исчезли совсем, и микрогруппировка стала *разнотравно-осоковой* (рис. 11). *Carex campylorhina* осталась основным видом осок и в большинстве соседних микрогруппировок.

Особое внимание обращают на себя наногруппировки, состоящие из одного или нескольких видов осоки, нередко с примесью других трав. Для них характерны чётко очерченные периметры и обилие осок не менее *sp-cop*¹. Во влажных местах обычны *Carex campylorhina* и *C. siderosticta* (вторая часто возле оснований деревьев), в менее влажных и более светлых – среднерослые *C. cf reventa*; на бугорках чаще других осок образует «пучки» *C. ussuriensis*. Все осоковые наногруппировки, в том числе *осоковая с чистотелом*, из-за крохотных размеров и внешнего сходства жизненных форм были объединены в одну – *осоковую*, микрогруппировку.

Осоковый комплекс в целом сохранил свои позиции. За 20 лет в нём сократились площади фонообразующих микрогруппировок, из состава содоминантов ушел *Thalictrum filamentosum* (исключение – *василистниково-осоковая* микрогруппировка), содоминантом в трёх из десяти микрогруппировок стал *Equisetum hiemale* (табл. 3), разместившись на прежних участках.



Рис. 11. Разнотравно-осоковая (*Carex campylorhina*) микрогруппировка
[**Fig. 11.** Herbs-sedge (*Carex campylorhina*) microgroup]

Мелкотравный комплекс играет большую роль в травяном ярусе. Все виды мелкотравья индицируют существование в прошлом на месте данного ценоза хвойно-широколиственного с характерными для него видами-спутниками в травяном ярусе: *Pyrola japonica*, *Thalictrum filamentosum* Maxim., *Maianthemum bifolium*, *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, *Scutellaria ussuriensis* (Regel) Kudó, *Trigonotis radicans* (Turcz.) Stev., и др. (Крупянка, 1983; Максимова, 1987).

Василистник нитчатый в 1998 г. был одним из основных видов травяного яруса фитоценоза и преобладал в 8 из 15 микрогруппировок, занимавших почти 95% площади мелкотравного комплекса (табл. 3). Поэтому микрогруппировки с доминированием василистника были выделены в самостоятельный комплекс. В большей степени это объяснялось желанием подчеркнуть прогрессивный ход лесообразовательного процесса в «лиановом» фитоценозе.

Василистник и через 20 лет присутствует в большинстве микрогруппировок, но его обилие сильно сократилось. От многочисленных василистниковых микрогруппировок остались небольшие фрагменты, которые в совокупности с остальными микрогруппировками мелкотравного комплекса на данном этапе восстановления коренного типа леса составляют менее 1% площади фитоценоза.

В 2018 г. самая большая площадь в мелкотравном комплексе – 47,0%, вновь приходится на микрогруппировку с доминированием *Thalictrum filamentosum* – *василистниковую редкопокровную* (обилие василистника *sp*) под кронами высокого лещиного подлеска. Её основной участок располагается там, где была ранее густопокровная *василистниковая с осокой* микрогруппировка. Он вплотную примыкал к большой прогалине с валёжной липой. В момент описания сухие ветви упавшего дерева возвышались над поверхностью большой кучей хвороста. Василистник рядом с этой «кучей» выделялся исключительно хорошим жизненным состоянием. Со временем «хворост» полностью разложился, на его местонахождении разрослась лещина, подавив василистник и другие травы.

С 2018 г. *Thalictrum filamentosum* доминирует в *василистниковой разреженной* (обилие *sp-cop¹*) и *василистниковой с разнотравьем разреженной* (*cop¹*) микрогруппировках. Входит он, как содоминант, и в состав микрогруппировок других комплексов. Максимальное обилие его в фитоценозе отмечено в *василистниково-осоковой* микрогруппировке – *cop²*, два фрагмента которой сосредоточены в западной нижней стороне пробной площади. Все разреженные и редкопокровные василистниковые микрогруппировки располагаются под пологом густого подлеска.

Из остальных микрогруппировок комплекса сохранились наиболее крупные с синузиями *Maianthemum bifolium* и *Scutellaria ussuriensis* в вышеописанной впадине с хвощом. Майник двулистный стал встречаться чаще – в примеси к разным микрогруппировкам. В *майниковую с разнотравьем* микрогруппировку внедрился *Equisetum hiemale*, и она превратилась в *хвощовую с мелкотравьем*. Обилие майника в ней снизилось с *cop¹* до *sp*. В *шлемниковой* микрогруппировке тоже поселился хвощ, и её название изменилось на *шлемниковую с хвощом*. Обилие шлемника осталось неизменным – *cop²*. В других местах шлемник растёт рассеянно, обычно у приствольных повышений.

Не стало в комплексе *ландышевой разреженной* микрогруппировки с обилием ландыша *sp-cop¹*. Спустя 20 лет ландыш, как и майник, с обилием *un-sol* или *sol* присутствует в разных микрогруппировках. За это время исчезли группировки *Trigonotis radicans* и *Moehringia lateriflora*, встречавшиеся мелкими пятнами в нескольких местах пробной площади. Оба вида, как и прежде, можно обнаружить в разнотравной редкопокровной и осоковых микрогруппировках.

Наиболее вероятной причиной снижения обилия мелкотравных видов следует признать увеличение не только сомкнутости кустарников, но и обилия хвоща. Для хвоща в фитоценозе за 20 лет сложились оптимальные условия произрастания, и он стал препятствовать разрастанию майника, шлемника и других видов, типичных для коренных лесов.

Папоротниковый комплекс в 1998 г. занимал немногим более 2% площади фитоценоза и состоял всего из 5 микрогруппировок. За 20 лет площадь его увеличилась незначительно – в 1,1 раза, а число микрогруппировок выросло в 2,2 раза. Как и раньше, папоротники

представлены 5 видами, обычными для лесов на северных склонах: *Adiantum pedatum*, *Athyrium sinense* Rupr., *Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *D. expansa* и *D. goeringiana* (G. Kunze) Koidz.



Рис. 12. *Adiantum pedatum* самый распространенный папоротник в фитоценозе
[**Fig. 12.** *Adiantum pedatum* is the most widespread fern in the phytocenosis]

В отличие от расположенного выше по склону и менее затенённого дубо-липняка с клёном мелколистным, папоротники в «лиановом» фитоценозе росли и растут равномерно рассеянно повсеместно, предпочитая влажные экотопы. Среди них лидирует *Adiantum pedatum* (рис. 12). В 1998 г. он был главным доминантом во всех густопокровных и в одной из двух разреженных микрогруппировок комплекса с обилием *sp-cop*¹ или *cop*¹. В двух из пяти микрогруппировок его содоминантом был *Athyrium sinense* с обилием *sp*.

В остальных комплексах наиболее часто встречаемым видом папоротника тоже был *Adiantum pedatum*, обычно с обилием не выше *sol*. Лишь в одной микрогруппировке мелкотравного комплекса – *адиантово-василистниковой*, обилие адиантума достигало *cop*¹. В некоторых микрогруппировках вместе с *Adiantum pedatum* одиночными особями с обилием *un-sol* росли *Athyrium sinense*, реже – разреженными куртинками – *Dryopteris goeringiana*.

Ни один из щитовников не входил не только в число доминантов, но и в состав микрогруппировок папоротникового комплекса. В тоже время, какой-нибудь из них присутствовал в других комплексах. Дважды на пробной площади встретился *Dryopteris crassirhizoma*. Две небольшие «вазы» этого щитовника были найдены в самом сыром месте – на днище впадины с хвощом, третья – в 40 м ниже по склону у основания липы. Последняя ваза – угнетённая старая особь высотой не более 30 см.

В 2018 г. в большинстве микрогруппировок папоротникового комплекса доминантом остался *Adiantum pedatum* с обилием от *sp-cop*¹ до *cop*². В других комплексах обилие адиантума снизилось, но в тех микрогруппировках, где он сохранился, его обилие стало выше – до *cop*¹. Как дополняющий вид, адиантум чаще входил и входит в состав лесно-маковых микрогруппировок.

Заметно разрослись в фитоценозе и другие виды папоротников, особенно *Dryopteris goeringiana*. Этот щитовник доминирует в 5 из 11 микрогруппировок комплекса с обилием от *cop*¹ до *cop*². В трёх микрогруппировках он стал главным доминантом, в двух содоминирует с *Adiantum pedatum* и *Athyrium sinense* (табл. 3).

Следует отметить, что густота микрогруппировок, в которых первоначальное участие папоротников было незначительным, увеличилась, хотя не столько за счёт появления новых особей, сколько за счёт разрастания имевшихся. Это повлекло выделение двух новых папоротниковых микрогруппировок небольшого размера: *разнотравно-папоротниковой* (*Dryopteris goeringiana*+*Athyrium sinense*) и *хвощово-папоротниковой* (*Dryopteris crassirhizoma*+*D. goeringiana*). Обе вкраплены в фонообразующие микрогруппировки осокового и хвощового комплексов.

Щитовник толстокорневищный продолжает расти тремя особями; две из них, растущие во впадине, значительно увеличились в размерах. Третья особь, обнаруженная возле основания липы, все такая же – угнетена, спороносные вайи отсутствуют. Нет видимых изменений и у *Dryopteris expansa*, в густопокровной *разнотравно-осоковой* микрогруппировке с доминированием *Carex campylorhina*.

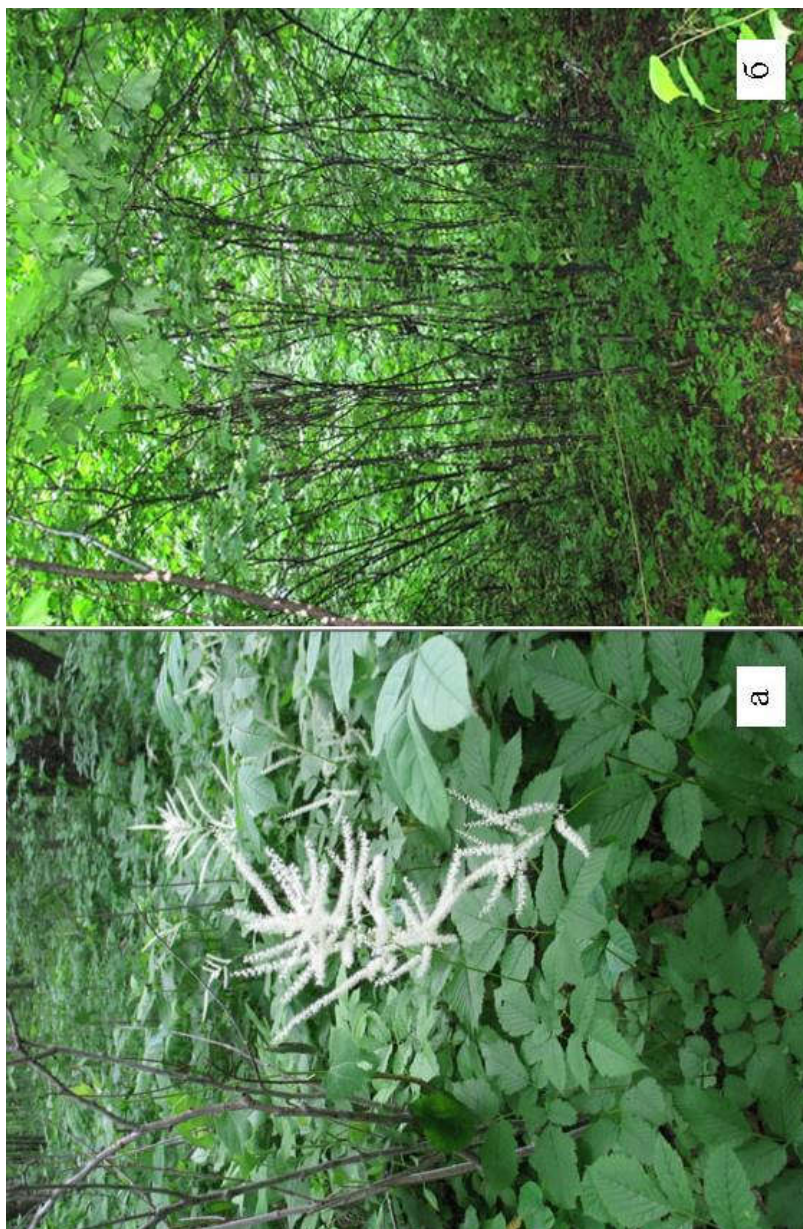


Рис. 13. *Aruncus dioicus* в 1998 г. – на прогалине (а), и в 2018 г. – на том же месте в кургине лещины (б)
[Fig. 13. *Aruncus dioicus* in 1998 – in the clearing (а), and in 2018 – in the same place in the hazel clump (б)]

Крупнотравный комплекс – самый маленький по площади и числу микрогруппировок. Мезофитное крупнотравье – одна из отличительных особенностей широколиственных лесов на теневых склонах в Приморском крае. Его виды тоже относятся к видам-индикаторам, которые присутствуют в лесных фитоценозах на всех стадиях восстановительной сукцессии (Комарова, 1993).

На пробной площади его представляют *Aconitum stoloniferum* Vorosch., *Actaea acuminata*, *Angelica amurensis* Schischk., *A. dahurica* (Hoffm.) Benth. et Hook. f. ex Franch. et Sav., *Aruncus dioicus*, *Parasenecio auriculatus* и *P. hastatus* L., *Caulophyllum robustum*, *Cimicifuga dahurica*, *Paeonia obovata* Maxim., *Prenanthes tatarinowii*. Под пологом леса указанные виды представлены отдельными особями и разреженными клонами; доминируют в микрогруппировках редко. Размеры их здесь меньше, чем на опушках; цветение ослаблено или отсутствует. На протяжении многих лет крупнотравные виды, как и некоторых мелкотравные, обнаруживаются на одном и том же месте, но не всегда в одном и том же состоянии. Это следует принимать во внимание при проведении мониторинговых исследований на постоянных пробных площадях.

В 1998 г. крупнотравных видов, образующих микрогруппировки, в фитоценозе было пять: *Aruncus dioicus*, *Caulophyllum robustum*, *Parasenecio auriculatus*, *Aconitum stoloniferum* и *Angelica dahurica*. Спустя 20 лет остались первые три.

Самым интересным видом из крупнотравья на пробной площади оказалась волжанка двудомная. *Волжанковая* микрогруппировка – самая большая в комплексе – сформировалась на прогалине, образовавшейся в результате вывала большой липы с лианами актинидии, и была настолько густой, что складывалось впечатление об отсутствии в ней других растений (рис. 13а). На самом деле их не было только в самом центре волжанковой микрогруппировки, на остальной территории рассеянно росли эфемероиды, летом – мерингия бокоцветная и василистник. С удалением от центра прогалины обилие волжанки снижалось, а видовой состав становился более разнообразным. По периферии прогалины крупные растения волжанки смешивались с растениями видов, доминирующих в смежных микрогруппировках: *разнотравно-осоково-звездчатковой*, *разнотравно-звездчатковой*, *василистниково-звездчатковой* и др. Одновременно повышалось обилие осок и василистника с последующим формированием серии микрогруппировок, в которых эти виды преобладали. Мелкими фрагментами они были вкраплены в разнотравную редкопокровную микрогруппировку.

В течение 20 лет происходило смыкание кронового полога деревьев над прогалиной. В 2018 г. на всей прогалине, заходя под кроны деревьев, сформировалась густая куртина лещины. Под её кроны проникает мало света, и волжанка утратила прежние позиции (рис. 13б). Площадь волжанковой микрогруппировки уменьшилась более чем в 3 раза, а проективное покрытие – со 100% до 40%. Густопокровные микрогруппировки в куртине сменились разнотравной редкопокровной с фрагментами эфемероидных. Травы сильно угнетены, даже лесной мак растёт дискретными куртинками и слабо цветёт. Самое высокое обилие отмечено у него, василистника и косоплодника

(*Plagiorhegma dubia* Maxim.), но оно не превышает *sp.* Звездчатка – в прошлом главный содоминант волжанки – почти выпала, «затаившись» в куртине единичными угнетенными экземплярами.

Из микрогруппировок с доминированием других видов крупнотравья остались две: густопокровная *крупнотравная* с *Parasenecio auriculatus* и *Caulophyllum robustum*, объединившая группировки недоспелки ушастой и стеблелиста на маленьких участках, и *стеблелистовая разреженная*. Они все приурочены к бывшим местообитаниям – менее влажным по сравнению с основной поверхностью склона и с редким подлеском под кронами высоких деревьев. Кроме видов-доминантов, в них диффузно растут типичные для соседних микрогруппировок разные виды осок, *Stellaria bungeana*, *Galium davuricum*, *Hylomecon vernalis*, *Thalictrum filamentosum*, *Plagiorhegma dubia* и другие виды.

Лесно-маково-аконитовая микрогруппировка исчезла. В 1998 г. она располагалась в северо-западном углу пробной площади в центре небольшой впадины, закрытой с восточно-Хи и северной стороны откосами ещё одного террасовидного элемента рельефа. В ней между стеблями аконита столоносного росли пучки лесного мака, единичные особи василистника и подмаренника. Под откосами скапливался и весной долго стаивал снег. Лесной мак здесь зацветал на несколько дней позднее, чем на окружающей территории. Спустя 20 лет, впадина заросла осокой (*Carex campylorhina*) с разнотравьем (*Cardamine leucantha* (Tausch) Schulz, *Parasenecio hastatus*, *Galium davuricum*, *Lamium album*, *Lilium distichum*, *Stellaria bungeana*, *Phryma asiatica* и др.) и папоротниками (*Athyrium sinense* и *Dryopteris goeringiana*), но одиночные особи *Aconitum stoloniferum* ещё растут во впадине и на остальной территории фитоценоза.

Не оказалось на пробной площади и *осоково-дудниковой с разнотравьем разреженной* микрогруппировки. В 1998 г. она редко встречалась на участках размером от 3 до 10 м², обращая на себя внимание высокими – до 1,5 м, растениями *Angelica dahurica* (обилие *sp.*) по 2-3 экз.·м² в разреженном травостое. Во время ревизии крупные растения дудника на пробной площади росли единично и в иных, чем раньше, местах. Обычными были розетки листьев его молодых особей.

Следует отметить ещё одну особенность «лианового» фитоценоза. В 1998 г. на разнотравной редкопокровной и василистниковых микрогруппировках были обычными выходы на поверхность крупных камней – валунов. Все они в дальнейшем оказались погребёнными под слоем органических остатков и трав; в 2018 г. угадывались только очертания самых больших камней.

ВЫВОДЫ

Изучение трансформации травяного яруса за 20 лет в репрезентативном для Южного Приморья *широколиственно-липовом с лиановой растительностью лециновом разнотравном типе леса* на экологическом профиле «Горнотаёжный» и сравнение результатов исследований с данными

по другим типам леса (Москалюк, 2001, 2002; Москалюк, Тарасова, 2015а, б, Тарасова, 2017) позволили сделать следующие выводы.

1. Условно-коренные широколиственные леса производной формации Южного Приморья обладают исключительно высоким видовым богатством – в исследованном фитоценозе выявлено 33 древесно-кустарниковых и 80 травянистых видов. Разнообразие жизненных форм, неоднозначность и быстрая реакция трав на смену световых условий и влагообеспеченности под пологом леса обуславливают формирование структуры травяного яруса, объективно отражающей ход лесообразовательного процесса.

2. На заключительном этапе восстановительной сукцессии хвойно-широколиственных типов леса в производных широколиственных лесах с лиановой растительностью в результате самоизреживания древостоя эдификаторные функции древесного яруса частично переходят к подлеску и молодому поколению деревьев. Это приводит к усложнению световой обстановки в фитоценозах и, как следствие, повышению мозаичности травяного яруса – в исследованном фитоценозе за 20 лет число микрогруппировок увеличилось с 52 до 67.

3. Побеговые системы подлеска, расположенные близко к поверхности, сильнее затеняют поверхность, чем высокоподнятые кроны деревьев. Площадь разреженных и редкопокровных микрогруппировок в травяном ярусе «лианового» фитоценоза за 20 лет, исключая эфемероидный комплекс, увеличилась на 5,2%. Гораздо сильнее трансформация эдификаторных ярусов сказалась на видовом богатстве: в фитоценозе исчезли светлюбивые виды (*Adenophora pereskifolia*, *Vupleurum longiradiatum*, *Campanula punctata* и др.), снизили обилие менее теневыносливые виды (*Aruncus dioicus*, *Stellaria bungeana*, *Thalictrum filamentosum*) и увеличили обилие теневыносливые и влаголюбивые виды, особенно *Equisetum hiemale* и папоротники.

4. На экологическом профиле «Горнотаёжный» микрогруппировки травяного яруса по сходству доминантных видов, жизненным формам и сезонному развитию объединены в семь комплексов: разнотравный, эфемероидный, хвощовый, осоковый, мелкотравный, папоротниковый и крупнотравный. В «лиановом» фитоценозе присутствуют все перечисленные комплексы. В других фитоценозах экологического профиля на один-два комплекса может быть меньше.

5. На мелкотравный, папоротниковый и крупнотравный комплексы приходится не более 10% площади фитоценоза, но именно они диагностируют произрастание в прошлом хвойно-широколиственных лесов на теневых склонах горной системы Сихотэ-Алиня. Виды этих комплексов широко распространены на склоне и служат надежным источником диаспор для восстановления коренных экосистем.

6. Восстановление микрогруппировок, характерных для коренных лесов идёт быстрее в условиях, соответствующих экологическим требованиям доминантного вида. На экологическом профиле к таким видам относятся *Equisetum hiemale* и папоротники. Хвощовый комплекс сформировался

последним, но за минувшие 20 лет вышел на третье место по занимаемой площади.

7. Характеристики структуры травяного яруса целесообразно использовать для мониторинга лесообразовательного процесса в производных лесах. Для этой цели важны как вегетативно-подвижные виды, так и виды-консерваторы, у которых преобладает семенное возобновление и сохраняется постоянное местонахождение на протяжении многих лет. Первые (*Maianthemum bifolium*, *Stellaria bungeana*, *Thalictrum filamentosum* и др.) быстрее реагируют на изменение условий произрастания, позволяя проследить в динамике лесообразовательный процесс. Вторые важны для непосредственного изучения закономерностей развития ценопопуляций в разных типах леса, а также для использования их в качестве маркеров при поиске местонахождений бывлых учётных площадок на пробных площадях. К ним относятся некоторые виды крупнотравья (*Actaea acuminata*, *Caulophyllum robustum*, *Paeonia obovata*) и папоротников (*Dryopteris crassirhizoma*, *Osmundastrum asiaticum*), а также редкие многолетники: *Cypripedium ventricosum*, *Pyrola japonica*, *Phacellanthus tubiflorus* и др.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность старшему научному сотруднику лаборатории флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, канд. биол. наук Д.В. Санданову за ценные консультации и советы при подготовке статьи главному научному сотруднику лаборатории лесных экосистем ФНИЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, доктору биол. наук В.Ю. Баркалову – за консультацию по определению видовых названий растений и редактирование статьи, и сотрудникам Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова – филиала ФНИЦ Биоразнообразия Восточной Азии ДВО РАН: учёному секретарю, канд. биол. наук А.В. Куприну – за постоянное содействие и поддержку при выполнении исследований, инженеру группы интродукции древесных растений И.С. Щербиной за большой вклад в проведение полевых исследований и техническую обработку первичных материалов, младшему научному сотруднику лаборатории дендрологии А.В. Лободе и сотрудникам группы интродукции древесных растений – за помощь в восстановлении и ревизии постоянных пробных площадей экологического профиля «Горнотаежный».

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев Н.Г.** Ясеновые и ильмовые леса советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1979. 320 с.
- Васильев Н.Г., Колесников Б.П.** Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с.
- Витвицкий Г.Н.** Климат // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 70-96.

- Возмищева А.С., Перепёлкина П.А.** Влияние синузий травяно-кустарникового яруса на параметры подроста в северных и южных широколиственно-кедровых лесах // Современные проблемы науки и образования, 2015. № 6. Электр. ресурс [<https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=23338>]
- ГОСТ 16128-70.** Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М., 1970.
- Гуков Г.В., Евтушенко Р.А.** История ведения хозяйства в кедрово-широколиственных лесах Приморского края // Аграрный вестник Приморья. 1918. № 1 (9). С. 61-65.
- Дылис Н.В.** Структурно-функциональная организация биогеоценологических систем и её изучение // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 14–23.
- Иванов Г.И.** Почвенные условия некоторых типов хвойно-широколиственных лесов Супутинского заповедника // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л.: Наука, 1967. С. 47-57.
- Иванова И.Т., Ярошенко П.Д., Берстюкова К.П.** Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья // Комаровские чтения. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1963. Вып. 11. С. 58-85.
- Колесников Б.П.** Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 206–250 с.
- Комарова Т.А.** О горизонтальной неоднородности пихтово-еловых мелкотравно-папоротниковых лесов северного Сихотэ-Алиня // Экология. 1978. № 1. С. 42-49.
- Комарова Т.А.** О некоторых закономерностях демутационных сукцессий (на примере лесовосстановительного ряда широколиственно-кедрового разнокустарникового леса с желтой березой и елью аянской) // Антропогенная и естественная динамика лесов юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН, 1989. С. 4-25.
- Комарова Т.А.** Изменение синузальной структуры кустарничково-травяного яруса в ходе послепожарных сукцессий // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 86-95.
- Корякин В.Н., Чельшев В.А.** Современная характеристика лесов // Современное состояние лесов Российского Дальнего Востока и перспективы их использования. Хабаровск: Изд-во ДальНИИЛХ, 2009. С. 15-34.
- Крупянюк Н.А.** Синузальная структура травяного яруса кедровников Уссурийского заповедника // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1385-1392.
- Крылов А.Г.** Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.
- Кудинов А.И.** Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 1994. 181 с.
- Куренцова Г.Э.** Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.

- Максимова В.Ф.** Элементы мозаики травяного яруса в кедрово-широколиственных лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока (биогеоценотический аспект). Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 79-85.
- Манько Ю.И.** Классификация лесов в зависимости от их происхождения и влияния экзогенных факторов // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 3-19.
- Москалюк Т.А.** Горизонтальная структура и динамика сезонного развития травяного яруса в смешанных широколиственных лесах // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока: Мат. междунар. конф. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 107-110.
- Москалюк Т.А.** Парцеллярная структура и возобновление в широколиственно-липовом с лиановой растительностью лещиновом разнотравном типе леса на юге Приморья // Биологические исследования на Горнотаёжной станции: Юб. сб. науч. тр. ГТС ДВО РАН. Владивосток: ДВО РАН, 2002. Вып. 8. 203-237 с.
- Москалюк Т.А., Комова Г.А.** Горизонтальная структура подлеска в осиново-липовом с дубом разнотравно-лещиновом типе леса (Южное Приморье) // Мат. VIII Дальневост. конф. по заповедному делу. Благовещенск, 2007. Секция «География и экология». С. 231-236.
- Москалюк Т.А., Тарасова И.С.** Структура травяного яруса в широколиственных лесах Южного Приморья в летний период // Животный и растительный мир Дальнего Востока, Владивосток: ДВФУ, 2015а. Вып. 24. С. 39-55. [Электрон. ресурс]: Дальневосточный федеральный университет / Школа педагогики.
- Москалюк Т.А., Тарасова И.С.** Горизонтальная структура травяного яруса осиново-липового леса в заключительный период смены лесообразователей // Журн. ЭКО-Потенциал. Екатеринбург: ФГБОУ ВПО "УрГЛТУ", 2015б. № 4 (12). С. 13-26. [Электрон. вариант журнала] <http://management-usfeu.ru/NaukaPage1/NaukaGurnal>
- Назимова Д.И., Коновалова М.Е., Данилина Д.М., Пономарев Е.И., Сташкевич Н.Ю., Бабой С.Д.** Исследования долговременной динамики лесов в пергумидном климате Западного Саяна (Ермаковский стационар Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН) // Сибирский лесной журнал. 2015. № 4. С. 3-17.
- Норин Б.Н.** Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1297-1309.
- Петропавловский Б.С.** Леса Приморского края: (Эколого-географический анализ). Владивосток: Дальнаука, 2004. 317 с.
- Петропавловский Б.С., Чавтур Н.А., Дочевая Н.В.** Антропогенное изменение лесного покрова Приморского края // Динамика растительности юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 44-51.
- Полещук В.А.** О некоторых закономерностях микроклимата в бассейне Кривого Ключа Горнотаёжной станции // Биологические исследования на Горнотаёжной станции. Уссурийск: ГТС ДВО РАН, 1993. Вып. 1. С. 49-57.

- Санданов Д.В., Росбах С.** Демографическая структура ценопопуляций *Scutellaria baicalensis* Georgi в связи с климатическими градиентами и локальными факторами // Экология. 2019. № 3. С. 236-239.
- Справочник** для таксации лесов Дальнего Востока / Отв. сост. В.Н. Корякин. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1990. 526 с.
- Скорняков В.А., Альбинский Н.В., Кирюхин В.А., Куликов Ю.Н.** Воды суши // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 110-158.
- Сосудистые растения** советского Дальнего Востока: в 8 т. / Под ред. С.С. Харкевича. СПб. (Л.): Наука, 1985–2006. Тт. 1-8.
- Сукачѳв В.Н.** Общие принципы и программа изучения типов леса // Методические указания к изучению типов леса / Сукачѳв В.Н., Зонн С.В. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 1-104.
- Сукачѳв В.Н.** Основы лесной типологии и биоценологии: Избр. тр. / под ред. акад. Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1972. Т. 3. 543 с.
- Таранков В.И.** Микроклимат лесов Южного Приморья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1974. 224 с.
- Тарасова И.С.** Структура травяного яруса в дубово-липовом с клѳном разнокустарниковом разнотравном типе леса на юге Приморского края // Экосистемы. Симферополь: Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, 2018. Вып. 15. № 45. С. 18-33. [Научный журнал. Свободный доступ ekotnu@list.ru <http://ekosystems.cfuv.ru/>]
- Уткин А. И.** Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 281–317.
- Ярошенко П.Д.** Характер мозаичности растительных сообществ, как показатель их смен // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во Владимир. пед. инст., 1968. С. 17-20.
- Muller R.N.** Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems // The herbaceous layer in forests of eastern North America. Second edition. New York: Oxford University Press, 2014. P. 13-34.
- Roberts M.R.** Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests // Canadian Journal of Botany. 2004. Vol. 82. P. 1273-1283.
- Schnitzer S.A., Carson W.P.** Have we forgotten the forest because of the trees? // Trends in Ecology and Evolution (Correspondence). 2000. Vol. 15. № 9. P. 375-376.
- Schnitzer S.A., Geertje M.F. van der Heijden G.M.F.** Lianas have a seasonal growth advantage over co-occurring trees // Ecology, 2019. № 100. P. 1-12.
- Spicer M.E., Mellor H., Carson W.P.** Seeing beyond the trees: a comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution // Ecology. 2020. Vol. 101. No. 4. P. 1-9.
- Liu Y., Su X., Shrestha N., Xu X., Wang S., Li Y., Wang Q., Sandanov D., Wang Z.** Effects of contemporary environment and Quaternary climate change on dry lands plant diversity differ between growth forms // Ecography. 2019. Vol.42. P. 334-345.
- Wavrek M.J., Heberling M., Fei S., Kalisz S.** Herbaceous invaders in temperate forests: a systematic review of their ecology and proposed mechanisms of invasion // Biol Invasions/ 2017. Vol. 19. P. 3079-3097.