

УДК 630.174.752 + 630.182 (571.6 + 520)

© П. В. Крестов,¹ Ю. Накамура,² В. П. Верхолат¹

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСОВ ИЗ *PICEA GLEHNII* — РЕДКИХ ЭКОСИСТЕМ ОСТРОВНОГО СЕКТОРА ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

P. V. KRESTOV, Yu. NAKAMURA, V. P. VERKHOLAT. SYNTAXONOMICAL DIVERSITY
OF *PICEA GLEHNII* FORESTS, RARE ECOSYSTEMS OF INSULAR EASTERN ASIA

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Тел. 7-4232-310405
Факс 7-4232-310193
E-mail: krestov@vtc.ru

² Tokyo University of Agriculture, Faculty of Regional Environmental Science, Sakuragaoka 1-1-1
Setagaya-ku, Tokyo, Japan 156-0054
Tel. 81-3-5477-2266
Fax 81-3-5477-2617
E-mail: yunaka@nodai.ac.jp
Поступила 10.11.2002

На основе 67 геоботанических описаний сообществ *Picea glehnii* (ели Глена) с островов Сахалин, Кунашир и Хоккайдо проведена их классификация по методу Браун-Бланке. Ельники Глена отнесены к ассоциации *Piceetum glehnii* (с 2 субассоциациями и 2 вариантами) и ассоциации *Lysichito-Piceetum glehnii* (с 4 вариантами) союза *Piceion jezoensis* порядка *Abieti-Piceetalia* класса *Vaccinio-Piceetea*. Ценофлора ельников Глена (200 видов сосудистых растений) характеризуется большой долей видов (108), распространенных в оронеморальных и оробореальных высотных поясах Восточно-Азиатской флористической области, из которых 60 видов не выходят за пределы островного сектора области (Сахалин, Курилы, Япония). На основе анализа ареала, экологических адаптаций ели Глена и ординации ее сообществ по эдафотопам и видовому составу ельники Глена отнесены к классу редких сообществ и категории реликтовых сообществ, ареал которых сокращается в результате замещения сообществами из янской ели сахалинской пихты на зональных местообитаниях в современных климатических условиях.

Ключевые слова: Сахалин, Хоккайдо, синтаксономия, ель Глена, редкое растительное сообщество, бореальные леса, *Piceetum glehnii*, *Lysichito-Piceetum glehnii*.

Picea glehnii,¹ одна из самых самобытных елей секц. *Euripicea*, распространена в островной части северо-восточной Азии (рис. 1). Основная часть ареала приходится на о-ва Кунашир и Хоккайдо, за исключением п-ова Оshima. Отдельные массивы находятся в северной части ареала — на о-вах Итуруп, Шикотан и Сахалин, а в южной части ареала имеется одно реликтовое изолированное местообитание на горе Хаяшина (1915 м над ур. м.) в северо-восточной части о-ва Хонсю (Ishizuka, 1961; Matsuda et al., 1978). В пределах ареала сообщества ели Глена распространены на азональных местообитаниях в условиях, часто выходящих за пределы толерантности основных зональных лесообразователей, — *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis*.

¹ Ввиду существования больших разногласий между японскими и российскими таксономистами во избежание использования двойных названий для одних и тех же видов все названия сосудистых растений в данной работе даются по: К. Ито et al. (1985), мхов — по: М. С. Игнатов, О. М. Афонина (1992), лишайников — по: Определителю лишайников СССР (1971—1998).

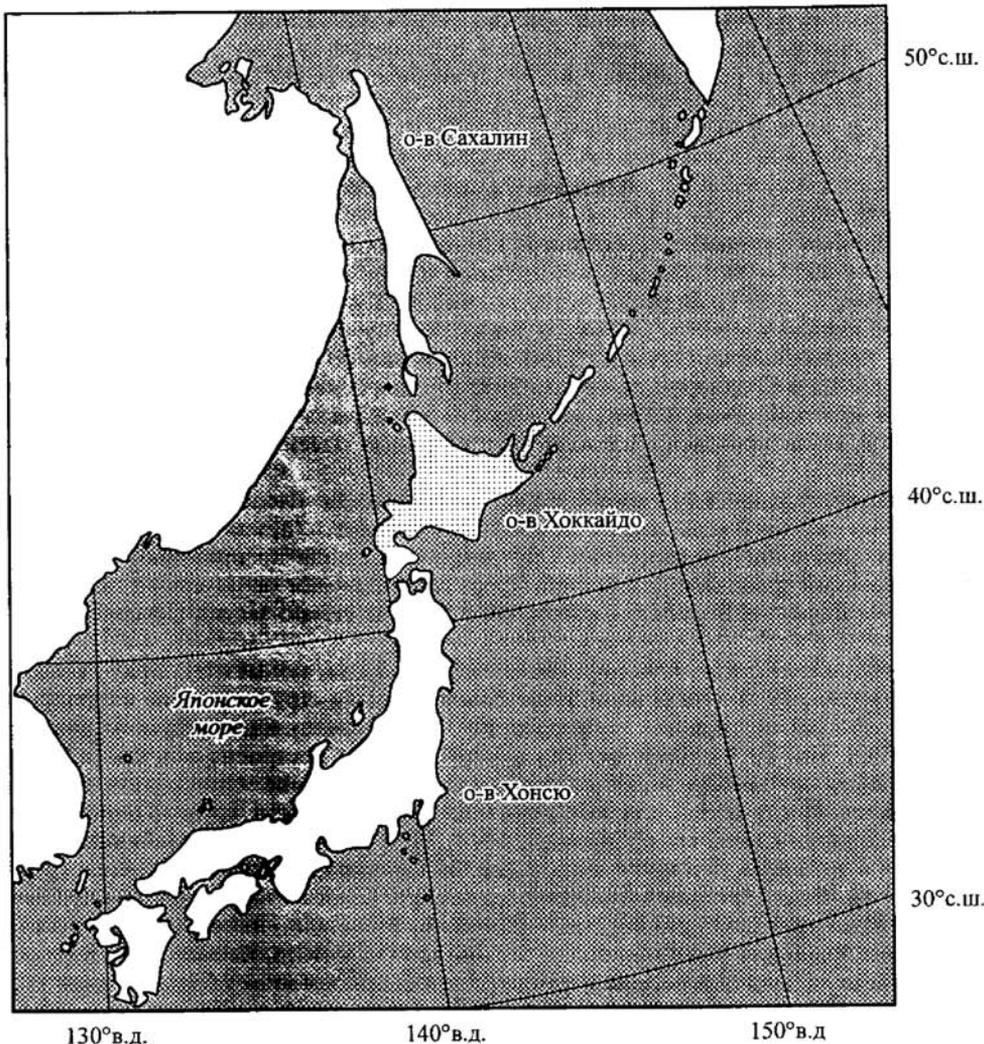


Рис. 1. Ареал *Picea glehnii*.

Ограниченный ареал и характер его динамики, спорадическое распространение внутри ареала, уникальный комплекс адаптаций к суровым эдафо-климатическим условиям и эколого-флористическое своеобразие сообществ из ели Глена позволяют рассматривать их как редкие сообщества (Крестов, 2002).

Фрагментарное распространение лесов из ели Глена в российской части ареала и их незначительная доля в лесном хозяйстве фактически привели к выпадению данного объекта из поля зрения российских исследователей на долгое время. Впервые более или менее полное представление о ельниках Глена в России стало возможным получить из работ В. А. Шафрановского (Шафрановский, 1987; Шафрановский, Андреев, 1989, 1991), давшего исчерпывающую лесоводственную характеристику сообщества на Сахалине и Кунашире, в рамках проектов отдела леса БПИ ДВО РАН под руководством Ю. И. Манько (1987). Фитосоциологическая классификация ельников Глена как составной части темнохвойных бореальных лесов северо-восточной Азии была разработана П. В. Крестовым и Ю. Накамурой (Krestov, Nakamura, 2002).

Отнесение сообщества к разряду редких предусматривает более полное и всестороннее исследование экологии, структуры и разнообразия сообществ в границах всего

ареала (Крестов, 1996). Цель данной работы — анализ синтаксономического разнообразия ельников Глена Дальнего Востока, а основные задачи: 1) классификация, 2) анализ видового разнообразия и 3) установление экологической значимости сообществ.

Материал и методика

Базу данных составили геоботанические описания, из которых 18 выполнено Крестовым в 1999—2001 гг. на о-ве Сахалин в бассейне р. Меря и в Муравьевской низменности, 7 — В. П. Верховат в 1974 г. на о-ве Кунашир и 27 — Ю. Накамуры на о-ве Хоккайдо в 1985—1987 гг., а также 15 опубликованных описаний с о-ва Кунашир (Шафрановский, 1987). Работа выполнялась по стандартным методикам на пробных площадях размером от 400 до 2500 м² с наиболее полным охватом различных типов местообитаний. Геоботанические описания, полученные из литературных источников, были проверены на полноту с помощью массива данных, полученных авторами.

Для анализа флористического состава сообществ ели Глена была использована база данных, включающая свыше 26 000 наименований (принятых и синонимов) сосудистых растений с информацией по распространению по принятым в сводках флористическим районам, жизненной форме, синонимам и экологии видов на территории Дальнего Востока, Сибири, Монголии и северо-запада Северной Америки.

Фитосоциологическая классификация осуществлена по методу Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). На первом этапе описания были сгруппированы во флористически однородные группы с помощью двунаправленного индикаторного анализа (TWINSPAN, Hill 1979). Далее для каждой группы была построена валовая таблица, показывающая значимость видов во всех описаниях в группе. Описания в группах сравнивались между собой для выяснения интегрированности группы с помощью индекса сходства Сьеренсена (Sørensen, 1948). Дифференцирующая таблица, показывающая встречаемость и значимость видов, была использована для сравнения групп между собой. На следующем этапе предварительные валовые таблицы, совмещенные с экологическими параметрами местообитаний, показали, являются ли группы, однородные флористически, однородными по условиям местообитания. Противоречивые описания были перенесены в группы, с которыми они имеют большее сходство. Было проверено, существуют ли диагностические группы видов среди групп с высокими показателями флористического сходства. При отсутствии диагностических видов сходные группы были слиты. Каждая группа была отнесена к определенному уровню иерархии: ассоциации, субассоциации или варианту. Выделенные единицы растительности получили наименование в соответствии с Кодом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). На основе принятой иерархии групп была построена диагностическая таблица с помощью программы VTab Ecosystem Reporter (Emanuel, 1999).

Для ординации выделенных единиц растительности на основе полной диагностической таблицы использовался ненаправленный корреспондентный анализ (detrended correspondence analysis), предложенный М. О. Hill и Н. G. Gauch (1980). Для показа взаимного расположения сообществ ели Глена и зональных елово-пихтовых и пихтово-еловых сообществ использовалась база данных (более 500 описаний) для всего ареала темнохвойных лесов Дальнего Востока (Krestov, Nakamura, 2002). Для ординации выделенных единиц растительности по эдафотопам использовалась эдафическая сетка П. С. Погребняка, методические аспекты построения которой подробно изложены в отечественной и зарубежной литературе (Погребняк, 1954; Крылов, 1984; Pojar et al., 1987; Klinka et al., 1989; Крестов, 1993; Krestov et al., 2001).

Ель Глена — хвойное вечнозеленое дерево, достигающее 20—30 (40) м в выс. и 50—60 (150) см в диам., максимальные размеры отмечены в центральной части Хоккайдо у верхней границы леса (Hayashi, 1969). Вид однодомный, цветение в мае—июне, плодоношение в октябре, анемохор, число семян в 1 кг у хоккайдской популяции варьирует от 326 до 340 тыс. шт. (Hayashi, 1969): способен к вегетативному размножению путем укоренения нижних ветвей (Шафрановский, Андреев, 1987). Обладает широкой экологической амплитудой, произрастает в высотных пределах от 5 до 1460 м над ур. м. в основном на подзолах, глеевых почвах и торфяниках, подстилаемых андезитами, гранитами, липаритами, песчаниками и кристаллическими сланцами. Однако, будучи неустойчивой к конкуренции *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* на зональных местообитаниях, ель Глена чаще образует насаждения в экстремальных по многим параметрам условиях: сухие склоны, переувлажненные кислые почвы вокруг болот, россыпи ультраосновных пород, отложения вулканических материалов на верхней границе леса в субальпийском поясе вокруг действующих сольфатар. При этом наиболее обильный и здоровый подрост все же характерен для зональных местообитаний, занятых елово-пихтовыми лесами (Шафрановский, Андреев, 1989).

Климатические условия в местах произрастания ели Глена характеризуются следующими показателями: среднегодовая температура от +3.8 до +8.5 °С, тепловой индекс Кира (Kira, 1977) от 15 до 55 (что соответствует бореальной и северной подзоне умеренной растительной зоны), среднегодовое количество осадков от 800 до 1500 мм. Основные характеристики климата по метеостанциям приведены в табл. 1.

Фитосоциологическая классификация ельников Глена

Иерархическая система синтаксонов сообществ ели Глена включает 2 ассоциации, 3 субассоциации и 6 вариантов. Все сообщества отнесены к союзу *Piceion jezoensis* Suzuki-Tokio ex Jinno et Suzuki, 1973 — бореальные леса островной части Дальневосточной Азии, порядку *Abieti-Piceetalia* Miyawaki et al., 1968 — бореальные леса Дальневосточной Азии, классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al., 1939 — циркумбореальные леса. Продромус выделенных единиц растительности включает:

Класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al., 1939

Порядок *Abieti-Piceetalia* Miyawaki et al., 1968

Союз *Piceion jezoensis* Suzuki-Tokio ex Jinno et Suzuki, 1973

Асс. *Piceetum glehnii* Suzuki-Tokio ex Nakamura in Miyawaki, 1988

Субасс. *Piceetum glehnii typicum* Krestov et Nakamura, 2002

Субасс. *Piceetum glehnii rhododendretosum brachycarpi* Nakamura in Miyawaki, 1988

вариант 1b1. *typicum*

вариант 1b2. *Ilex sugarokii*

Асс. *Lysichito-Piceetum glehnii* Krestov et Nakamura, 2002

вариант 2a1. *typicum*

вариант 2a2. *Carex middendorffii*

вариант 2a3. *Carex pseudololiacea*

вариант 2a4. *Carex schmidtii*

Ассоциация *Piceetum glehnii* характеризуется видами *Picea glehnii*, *Menziesia pentandra* и *Pogonia japonica* (табл. 2). Сообщества ассоциации распространены на о-вах Кунашир и Хоккайдо, они встречаются на горных склонах и хорошо дренированных равнинах, где приурочены к местообитаниям различного генезиса: песчаным дюнам, вулканическим скалам, россыпям ультраосновных пород, вокруг сольфатар и у верхней границы леса. В сообществах доминирует *Picea glehnii* (проективное покрытие 40—60 %), *P. jezoensis* (до 10 %) и *Abies sachalinensis* (10—40 %). Кустарниковый ярус хорошо развит и представлен *Menziesia pentandra*, *Vaccinium ovalifolium*, *V. smallii* и *Sasa kurilensis*. В травяном ярусе единично встречаются *Vaccinium*

ТАБЛИЦА 1

Основные характеристики климата в пределах ареала *Picea glehnii*

Метеостанция	Широта	Долгота	Средняя температура, °С			Среднего- довое ко- личество осадков, мм
			года	холодного месяца	теплого месяца	
Мыс Крильон (Сахалин)	46 °N	142 °E	3.8	-7.6	15.9	960
Курильск (Кунашир)	45 °N	148 °E	4.3	-7.2	16.0	1040
Окедо (Хоккайдо)	44 °N	144 °E	5.7	-9.3	20.2	910
Ширатаки (Хоккайдо)	44 °N	143 °E	5.2	-9.5	19.5	981

Примечание. Все станции расположены в нижнем горном поясе в интервале высот 10—100 м над ур. м.

praestans, *Lycopodium obscurum*, *Cornus canadensis*, *Oxalis acetosella*. Мохово-лишайниковый ярус слабо развит и характеризуется преобладанием *Pleurozium schreberi*.

В ассоциации выделено 2 субассоциации. Сообщества *Piceetum glehnii* типичны характерны для горных склонов северной части ареала (Кунашир, Итуруп, Сахалин, северная часть Хоккайдо) и для субальпийских ельников горного массива Тайсецу на Хоккайдо. Сообщества развиваются в микротермных мезофитных условиях, а по видовому составу и структуре более всего приближаются к зональной растительности данной территории — елово-пихтовым лесам (Krestov, Nakamura, 2002). Сообщества *Piceetum glehnii rhododendretosum brachycarpi* распространены только в нижнем и среднем горных поясах, но на хорошо дренированных, сухих склонах и на отложениях рыхлых материалов, среди которых в большинстве случаев преобладают вулканические (тефра, вулканогенные обвалы и сели) и аллювий. Субассоциация характеризуется видами *Rhododendron brachycarpum*, *Arachniodes mutica* и *Vaccinium inokumai* (табл. 2). В верхнем пологе доминирует *Picea glehnii*, но чаще под пологом встречаются угнетенные деревья *Abies sachalinensis*. В кустарниковом ярусе преобладают *Rhododendron brachycarpum*, *Vaccinium inokumai*, *V. ovalifolium* и *Acanthopanax sciadophylloides*. Травяной покров, как правило, слабо развит, но его образуют виды сухих местообитаний: *Diphasiastrum complanatum*, *Orthilia secunda* и *Vaccinium vitis-idaea*. Обычны также *Arachniodes mutica*, *Streptopus streptopoides* и *Coptis trifolia*. Ярус мхов хорошо развит и представлен *Pogonatum japonicum*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Сообщества наиболее сухих местообитаний у верхней границы леса, для которых характерно присутствие *Ilex sugerokii*, *Lonicera alpigena*, *Scapania* sp. и *Viola hortenii* в травяном, *Pinus pumila* — в кустарниковом и *Pinus parviflora* — в древесном ярусе, были отнесены к варианту *Ilex sugerokii*.

Ассоциация *Lysichito-Piceetum glehnii* характеризуется видами *Lysichiton camtschaticense*, *Sphagnum squarrosum* и *Equisetum palustre* (табл. 2). Сообщества данной ассоциации распространены преимущественно в северной части ареала на Сахалине, в северной части Хоккайдо и редко на Кунашире на сырых и заболоченных холодных местообитаниях слабо дренированных долин рек и древних приморских террас. *Picea glehnii* формирует монодоминантные или совместно с *Larix dahurica* (только на Сахалине) редкие или среднесомкнутые древостои. *Abies sachalinensis* встречается редко и только в виде угнетенных деревьев, не достигающих основного полога. Кустарниковый ярус хорошо развит, включает синузиды *Ledum palustre* и *L. hypoleucum*, также обычны *Lonicera caerulea*, *Chamaedaphne calyculata*, *Myrica tomentosa*, *Vaccinium ovalifolium*. Для травяного яруса характерна микрокомплексность, связанная, с одной стороны, с развитием кустарникового яруса, а с другой — с условиями микростообитания. Наиболее обычны в травяном покрове *Lysichiton camtschaticense*, *Cornus canadensis*, *Lycopodium annotinum* и *Oxalis acetosella*, а также характерно

ТАБЛИЦА 2

Синоптическая таблица сообществ *Picea glehnii*

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7
Код единицы растительности	1a	1b1	1b2	2a1	2a2	2a3	2a4
Число описаний	17	16	2	12	5	8	7
Среднее число видов в описании	20	28	25	24	23	25	23

Диагностические виды асс. Piceetum glehnii (1), субасс. typicum (1a)

<i>Picea glehnii</i>	IV	V	V	IV	III	III	III
<i>Menziesia pentandra</i>	IV	V	V	II	I	III	.
<i>Pogonia japonica</i>	II	III	III	I	.	.	I

Диагностические виды субасс. Piceetum glehnii rhododendretosum brachycarpi (1b)

<i>Rhododendron brachycarpum</i>	.	IV	V
<i>Arachniodesmutica</i>	II	IV	V	I	.	.	.
<i>Vaccinium inokumai</i>	I	III	V	I	.	.	.

Диагностические виды варианта *Ilex sugerokii* (1b2)

<i>Ilex sugerokii</i>	.	.	V	.	I	.	.
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	I	I	V	I	.	.	.
<i>Scapania</i> sp.	.	I	V

Диагностические виды асс. Lysichito-Piceetum glehnii (2)

<i>Lysichiton camtschatcense</i>	I	I	.	IV	IV	V	III
<i>Sphagnum squarrosum</i>	.	.	.	II	III	III	III
<i>Equisetum palustre</i>	.	.	.	II	IV	II	I

Диагностические виды варианта *Carex middendorffii* (2a2)

<i>Carex middendorffii</i>	IV	.	.
<i>Eriophorum vaginatum</i>	III	I	.
<i>Miscanthus sinensis</i>	III	.	.
<i>Myrica tomentosa</i>	III	.	.
<i>Sphagnum palustre</i>	.	.	.	I	III	.	I

Диагностические виды варианта *Carex pseudololiacea* (2a3)

<i>Carex pseudololiacea</i>	I	V	.
<i>Ephippianthus sachalinensis</i>	I	.	.	I	II	IV	.

Диагностические виды варианта *Carex schmidtii* (2a4)

<i>Carex schmidtii</i>	V
<i>Osmundastrum asiaticum</i>	.	.	.	III	I	I	V
<i>Trillium camtschatcense</i>	I	.	.	I	.	I	III
<i>Sphagnum fuscum</i>	.	.	.	I	.	I	III

Диагностические виды класса Vaccinio-Piceetea

<i>Dryopteris expansa</i>	III	III	.	II	.	II	II
<i>Goodyera repens</i>	II	.	III
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	I	I	.	I	.	.	I
<i>Hylocomium splendens</i>	II	III	.	I	III	IV	III
<i>Linnaea borealis</i>	.	.	.	II	.	I	III

<i>Lycopodium annotinum</i>	II	II	.	II	III	III	.
<i>Maianthemum bifolium</i>	I	.	.	I	.	II	.
<i>Pleurozium schreberi</i>	III	IV	III	III	III	V	III
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	.	I	.	I	III	III	II
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	.	I	.	III	I	IV	III
<i>Trientalis europaea</i>	.	I	III	II	I	I	III

Диагностические виды порядка Abieti-Piceetalia

<i>Betula ermanii</i>	III	III	.	III	.	I	I
<i>Cornus canadensis</i>	III	IV	V	V	V	V	V
<i>Maianthemum dilatatum</i>	II	IV	III	IV	I	II	V
<i>Picea jezoensis</i>	III	IV	.	III	I	II	V

Диагностические виды союза Piceion jezoensis

<i>Abies sachalinensis</i>	V	V	V	V	IV	V	IV
<i>Ilex rugosa</i>	IV	III	V	II	I	III	III
<i>Sorbus commixta</i>	IV	V	V	IV	I	III	.
<i>Sasa kurilensis</i>	V	II	.	II	III	IV	.
<i>Vaccinium ovalifolium</i>	III	III	V	III	I	.	I
<i>V. praestans</i>	III	II	III	III	V	IV	III
<i>Vaccinium smallii</i>	III	IV	.	III	V	III	IV
Прочие виды							
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	I	I	V	III	I	I	V
<i>Dicranum sp.</i>	I	IV	V	III	II	II	III
<i>Coptis trifolia</i>		II	III	III	V	I	IV
<i>Calamagrostis purpurea</i>	I	I	.	II	I	I	IV
<i>Euonymus macroptera</i>	II	II	III	I	I	II	.
<i>Ledum palustre</i>	I	.	III	III	I	I	III
<i>Oxalis acetosella</i>	III	IV	III	II	.	IV	I
<i>Pleuroziopsis ruthenica</i>	I	II	.	I	I	II	III
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	I	I	.	II	III	III	III
<i>Solidago decurrens</i>	I	I	.	I	I	I	II
<i>Cacalia kamschatica</i>	I	II	.	I	.	III	II
<i>Lycopodium obscurum</i>	II	II	III	I	.	II	.
<i>Pinus pumila</i>	I	.	V	I	II	I	.
<i>Listera cordata</i>	I	I	.	I	II	III	.
<i>Euonymus planipes</i>	I	I	.	I	.	I	.
<i>Ilex crenata</i>	.	I	.	I	II	I	.
<i>Skimmia repens</i>	II	I	.	I	.	I	.
<i>Tripterospermum japonicum</i>	I	I	.	I	I	.	.
<i>Orthilia secunda</i>	I	I	V	I	.	.	.
<i>Betula platyphylla</i>	I	I	.	I	.	I	.
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	.	I	I	I	III
<i>Acer ukurunduense</i>	III	IV	.	II	.	I	.
<i>Actinidia kolomikta</i>	II	II	.	I	.	I	.
<i>Taxus cuspidata</i>	I	I	.	I	.	I	.
<i>Anemonoides debilis</i>	I	II	.	II	.	II	.
<i>Alnus hirsuta</i>	.	I	.	I	.	II	I
<i>Hydrangea paniculata</i>	I	II	.	I	.	II	.
<i>Monotropa hypopitys</i>	I	I	III	.	.	I	.
<i>Hydrangea petiolaris</i>	II	II	.	I	.	II	.
<i>Cirsium kamschaticum</i>	I	.	.	I	.	I	II
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	I	II	III

<i>Anemonoides sciaphila</i>	I	I	.	I	.	.	.
<i>Carex sachalinensis</i>	I	II	.	I	.	.	.
<i>Viburnum furcatum</i>	II	II	.	I	.	.	.
<i>Ledum hypoleucum</i>	.	.	.	I	III	II	.
<i>Iris setosa</i>	.	.	.	I	.	II	I
<i>Rubus chamaemorus</i>	.	.	.	I	I	I	.
<i>Streptopus streptopoides</i>	I	II	.	II	.	.	.
<i>Sorbus sambucifolia</i>	.	.	.	II	I	.	V
<i>Equisetum sylvaticum</i>	.	.	.	II	.	I	III
<i>Athyrium sinense</i>	I	I	.	.	.	I	.
<i>Larix dahurica</i>	.	.	.	III	.	I	III
<i>Rosa acicularis</i>	.	I	.	I	.	.	III
<i>Circaea alpina</i>	I	I	.
<i>Huperzia serrata</i>	III	III	.	I	.	I	.
<i>Viola selkirkii</i>	I	I	.	I	.	.	.
<i>Phegopteris connectilis</i>	II	II	I
<i>Clintonia udensis</i>	II	I	.	I	.	.	.
<i>Leptorumohra amurensis</i>	I	.	.	I	.	I	.
<i>Epipactis papillosa</i>	I	I	.	I	.	.	.
<i>Euonymus miniata</i>	.	.	.	II	I	.	II
<i>E. sacrosancta</i>	I	I	.	I	.	.	.
<i>Leucothoe grayana</i>	I	I	.	I	.	.	.
<i>Sasa chartacea</i>	.	I	.	I	.	I	.
<i>Petasites amplus</i>	.	I	.	I	.	.	I
<i>Sphagnum</i> sp.	.	I	.	I	I	.	.
<i>Platanthera tipuloides</i>	I	.	.	I	I	.	.
<i>Mnium</i> sp.	.	.	.	I	.	I	I
<i>Kalopanax septemlobus</i>	I	I	.	I	.	.	.
<i>Toxicodendron orientale</i>	I	.	.	II	.	I	.
<i>Galium kamschaticum</i>	II	II	.	I	.	.	.
<i>Quercus mongolica</i>	I	I	.	.	.	I	.

Примечание. Виды с редкой встречаемостью: *Acer japonicum* — 2; *A. mono* — 2, 6; *A. tschonoskii* — 1, 2; *Achlys japonica* — 1, 2; *Actaea asiatica* — 1; *Adoxa moschatellina* — 7; *Aegopodium alpestre* — 7; *Alnus maximowiczii* — 5; *Angelica genusflexa* — 4, 7; *Asarum heterotropoides* — 1; *Aster glehnii* — 7; *Atragene ochotensis* — 2; *Cacalia hastata* — 2; *Calamagrostis hakonensis* — 2; *C. sachalinensis* — 1, 2; *C. sp.* — 4, 6; *Carex blepharicarpa* — 2; *C. contigua* — 1; *C. dispalata* — 6, 7; *C. dolichocarpa* — 1; *C. falcata* — 1, 4; *C. globularis* — 4; *C. longirostrata* — 4, 6; *Celastrus strigillosa* — 6; *Chamaenerion angustifolium* — 7; *Cinna latifolia* — 5; *Cladina* sp. — 1, 4; *Convallaria keiskei* — 1, 2; *Cornus suecica* — 6, 7; *Diphylella grayi* — 1; *Diplazium sibiricum* — 2; *Drosera rotundifolia* — 5; *Empetrum sibiricum* — 4, 5; *Entodon* sp. — 1, 2; *Ephippianthus schmidtii* — 1; *Equisetum fluviatile* — 5, 6; *Equisetum pratense* — 4; *Filipendula camtschatica* — 6, 7; *Fraxinus lanuginosa* — 2; *F. mandshurica* — 2; *Helinopsis orientalis* — 5, 6; *Hosta rectifolia* — 2, 5; *Huperzia chinensis* — 2; *Juncus filiformis* — 7; *Juniperus sibirica* — 4, 6; *Ledum maximum* — 5; *Lilium debile* — 4; *Lobaria pulmonaria* — 1, 2; *Lonicera alpigena* — 3; *Luzula plumosa* — 4, 7; *Lycopodium clavatum* — 6; *Magnolia kobus* — 2; *M. obovata* — 2; *Mitella nuda* — 1; *Moneses uniflora* — 1; *Monotropa uniflora* — 5, 6; *Myrmechis japonica* — 1, 4; *Pachysandra terminalis* — 2; *Parathelypteris nipponica* — 5, 6; *Paris verticillata* — 1, 2; *Peltigera aphthosa* — 4, 7; *Peracarpa carnosus* — 1, 2; *Phellodendron amurensis* — 6; *Pinus parviflora* var. *laevis* — 2; *Plagiogyria matsumurana* — 1, 4; *Platanthera maximowicziana* — 1, 6; *P. ophrydioides* — 2; *Polypodium sibiricum* — 2; *P. vulgare* — 1; *Prunus maximowiczii* — 2; *P. nipponica* var. *kurilensis* — 1, 2; *P. sargentii* — 2, 6; *P. ssiiorii* — 2; *Pteridium aquilinum* — 4; *Pyrola alpina* — 2, 6; *P. renifolia* — 2; *Rhododendron albrechtii* — 1, 2; *R. aureum* — 4; *R. dauricum* — 2; *Ribes pallidiflorum* — 4; *Ribes sachalinense* — 7; *Rubus arcticus* — 4; *R. pedatus* — 2; *R. pseudojaponicus* — 1; *R. sachalinensis* — 2, 6; *Salix caprea* — 4; *Sambucus racemosa* — 4; *S. sieboldiana* — 2; *Sasa senanensis* — 1, 2; *Schizaphragma hydrangeoides* — 1, 2; *Senecio cannabifolius* — 7; *Solidago spiraeifolia* — 5; *Sorbaria sorbifolia* — 7; *Sorbus alnifolia* — 2; *Spiraea beauverdiana* — 4, 7; *S. betulifolia* — 5, 7; *S. media* — 2; *Stellaria fenzlii* — 5, 7; *Streptopus amplexifolius* — 1, 4; *Swida alba* — 4, 7; *Symplocarpus renifolius* — 4, 7; *Thalictrum contortum* — 1; *Tiarella polyphylla* — 1, 2; *Tilia japonica* — 2; *Trillium smallii* — 2; *Vaccinium japonicum* — 1, 2; *V. yatabei* — 1; *Veratrum albiflorum* — 4; 7; *V. stamineum* — 4, 6; *Viburnum wrightii* — 2; *Viola hultenii* — 3; *Weigela middendorffiana* — 1, 2.

присутствие кустарничков *Andromeda polifolia* и *Oxycoccus palustris*. Ярус мхов также мозаичен: на менее сырых участках развиты синузии *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Ptilium crista-castrensis*, на более сырых обычен покров из сфагновых мхов *Sphagnum augustowiczii*, *S. squarrosum*, *S. fuscum*, *S. compactum* с присутствием *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum commune* и др.

Варианты отражают разные эдафические условия, в которых формируются сообщества. Типичный вариант характерен для холодных мезо-олиготрофных мезо-гигрофитных почв, в более теплых местообитаниях в условиях сильного застойного увлажнения развиваются сообщества варианта *Carex pseudololiacea*, вариант *Carex middendorffii* представлен на еще более холодных местообитаниях с олиготрофными гигрофитными почвами. Для всех них характерны торфяники и застойное увлажнение с уровнем грунтовых вод, близким к поверхности. Вариант *Carex schmidtii* представлен на торфянисто-глеевых почвах с сильно флюктуирующим по сезонам года уровнем грунтовых вод, которые в целом характеризуются слабо проточным режимом. Два последних варианта представляют по сути сообщества, характерные для градиента лес—безлесная марь.

Флористическое разнообразие

В геоботанических описаниях, включенных в анализ, отмечены 200 видов сосудистых растений, 21 вид мохообразных и 5 видов лишайников (мхи и лишайники только напочвенные). Данную совокупность видов в дальнейшем мы будем называть ценофлорой вслед за В. П. Седельниковым (1987). Основные жизненные формы (по Whittaker, 1970) представлены так: высокие хвойные деревья (тип *Picea jezoensis*) — 5 видов, низкие хвойные деревья (*Taxus cuspidata*) — 1, стланики (*Pinus pumila*) — 1, высокие листопадные деревья (деревья первого яруса в нормальном насаждении, *Betula ermanii*) — 7, средние листопадные деревья (деревья второго яруса в нормальном насаждении, *Sorbus commixta*) — 8, низкие листопадные деревья (деревья третьего яруса в нормальном насаждении, *Acer ukurunduense*) — 9, древесные лианы (*Schizophragma hydrangeoides*) — 5, листопадные кустарники (*Euonymus macroptera*) — 36, вечнозеленые кустарники (*Rhododendron aureum*) — 4, кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea*) — 7, папоротники (*Dryopteris expansa*) — 12, хвощи — 4 (*Equisetum silvaticum*), высокотравье (выше 80 см, *Senecio cannabifolius*) — 10, травы средних размеров (15—80 см, *Streptopus amplexifolius*) — 20, мелкотравье (3—15 см, *Maianthemum dilatatum*) — 48, злакоподобные (*Calamagrostis purpurea*, включая осоки и, частично, лилиеподобные) — 23, зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*) — 13, сфагновые мхи (*Sphagnum fuscum*) — 8, кустистые лишайники (*Cladina rangiferina*) — 2, листоватые (слоевидные) лишайники (*Peltigera aptosa*) — 3 вида.

По типам геоэлементов виды ценофлоры распределились следующим образом (5 видов определено только до рода): голарктический — 5, циркумбореальный — 20, евроазиатский бореальный — 12, сибирско-дальневосточный бореальный — 3, восточно-сибирско-дальневосточный бореальный — 14, дальневосточный бореальный с иррадиацией в Восточную Азию — 15, американо-азиатский бореальный — 8, американо-дальневосточный бореальный — 10. Восточноазиатский тип геоэлемента включает 108 видов, из которых 60 распространены исключительно в островном секторе области (тип *Sasa kurilensis*), а 5 — иррадиируют в Охотию (*Picea jezoensis*).

Распределение видов сосудистых растений ценофлоры ельников Глена по флористическим районам северной Азии, полученное с помощью базы данных по флоре региона, представлено на рис. 2. Распространение большинства видов (150 и более) в островных районах (южный Сахалин, южные Курилы, Хоккайдо и Хонсю) показывает умеренный (в контексте фитогеографической зоны) приокеанический характер ценофлоры. Уровень видового сходства 100—150 видов характерен для материковых районов с приморским климатом, а также для северного Сахалина. Уровни сходства 80—100 и 60—80 общих видов характерны для флористических районов Дальневосточного сектора бореальной зоны и субконтинентального сектора умерен-

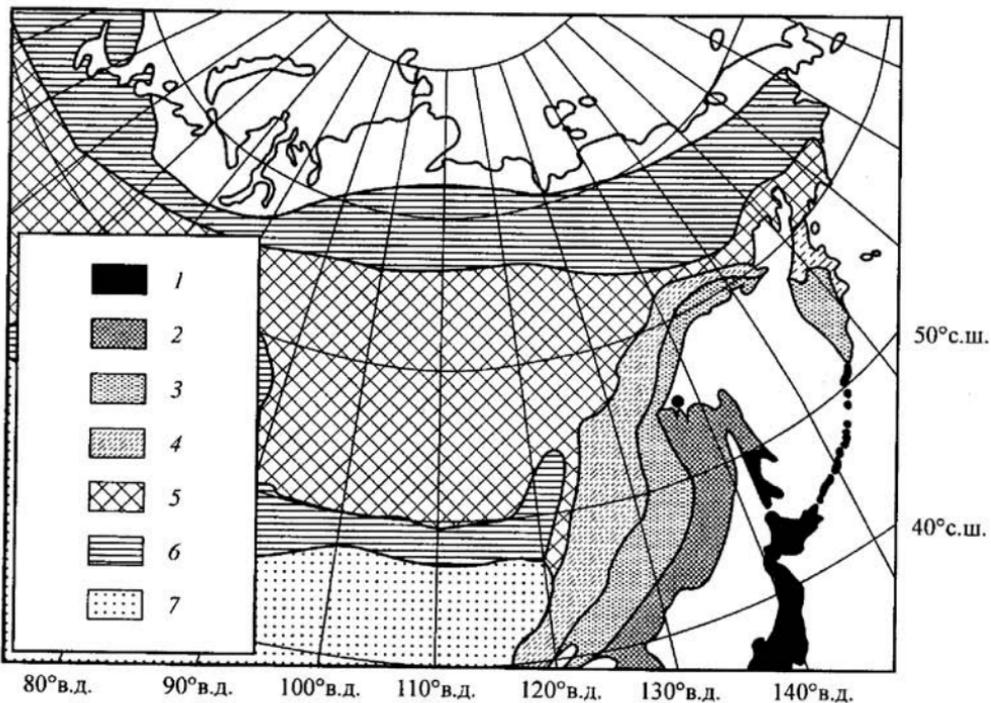


Рис. 2. Общность (число общих видов) ценофлоры ельников Глена с флорами районов северной Азии, выделенных в схемах флористического районирования Сибири (Флора Сибири, 1988—1997), Дальнего Востока (Сосудистые..., 1985—1996), Монголии (Губанов, 1996), Северо-Восточного Китая (Fu, 1995) Японии (Iwatsuki et al., 1993—1999) и Кореи (Lee, 1996).

1 — свыше 150 общих видов, 2 — 100—149, 3 — 80—99, 4 — 60—79, 5 — 40—59, 6 — 20—39, 7 — менее 20 общих видов.

ной зоны. 40—60 видов ценофлоры ельников Глена распространены в бореальной зоне, включая Европейский (47 общих видов) и Североамериканский (54 общих вида) секторы.

Ординация

Эдафическая сетка (рис. 3), построенная на основе индикаторного анализа (Крылов, 1984; Klinka et al., 1989), показывает, что ель Глена имеет широкую экологическую амплитуду по градиенту увлажнения и потенциально может формировать сообщества на многих экологически различных местообитаниях. Однако выделенные нами ассоциации занимают принципиально различные экологические ниши, одним из существенных факторов изоляции которых является конкуренция со стороны зональных сообществ. Сообщества *Piceetum glehnii* занимают местообитания на горных склонах. Древесный ярус сообществ характеризуется наибольшей долей *Picea glehnii* на более сухих экотопах. По мере мезофитизации экотопа насаждения становятся смешанными за счет усиления роли *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis*, которые и доминируют в зональных местообитаниях. По мере увлажнения экотопа конкуренция со стороны этих видов ослабевает и развитие ельников Глена в низинах в большей степени контролируется уже теплообеспеченностью. В южной и средней частях Хоккайдо высокая теплообеспеченность поддерживает развитие в долинах устойчивых сообществ неморального ряда, которые представляют конкурентный фактор ели Глена. Этим объясняется полное отсутствие сообществ *Lysichito-Piceetum glehnii* в южной, основной части ареала ели Глена. В северной части Хоккайдо, где в долинах рек уже выражены температурные инверсии, связанные с проникновением

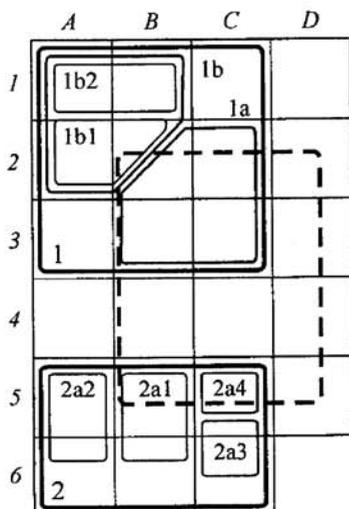


Рис. 3. Ареалы синтаксонов ельников Глена (сплошные линии) и ареал зональной растительности — лесов *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* (пунктирная линия) в эдафической сетке Погребняка.

A—D — трофотопы, 1—6 — гигротопы. Обозначения синтаксонов, как в табл. 2.

холодного воздуха, ель Глена формирует сообщества *Lysichito-Piceetum glehnii*, которые очень сходны по составу и структуре с ельниками Глена Сахалина.

Оси ординации сообществ дальневосточных темнохвойных лесов, полученные при DCA (рис. 4), оказались скоррелированными с двумя основными климатическими градиентами: градиентом температур (ось 2, направление вверх соответствует понижению температур) и градиентом континентальности (ось 1, направление слева направо соответствует удалению от морского побережья) (Krestov, Nakamura, 2002). Положение сообществ *Piceetum glehnii* в ординационном пространстве близко к наиболее

«теплым» сообществам *Picea-Abietetum sachalinensis*, распространенным на Хоккайдо, на самом юге Сахалина и на южных Курилах, в то время как положение *Lysichito-Piceetum glehnii* близко к «холодным» сахалинским *Asaro heterotropoidi-Piceetum jezoensis* и высокогорным *Weigelo middendorffianae-Piceetum jezoensis* сообществам.

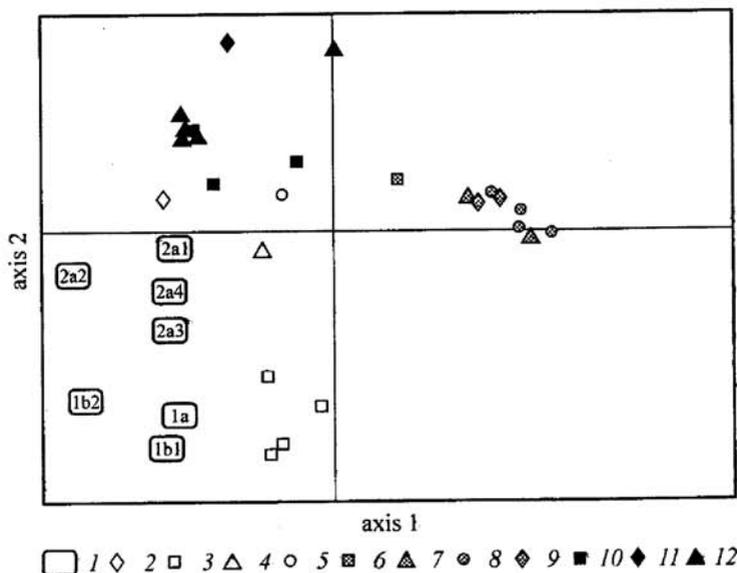


Рис. 4. Ординация сообществ ели Глена в пространстве, заданном двумя первыми осями DCA.

Сообщества ели Глена показаны совместно с синтаксонами темнохвойных лесов Дальневосточной Азии (Krestov, Nakamura, 2002). Союз *Piceion jezoensis*: 1 — сообщества ели Глена (обозначения синтаксонов, как в табл. 2); 2 — *Anaphalis margaritacea-Abies sachalinensis*, 3 — *Picea-Abietetum sachalinensis* Ohba ex Nakamura in Miyawaki 1988; 4 — *Asaro heterotropoides-Abietetum sachalinensis* Krestov et Nakamura 2002; 5 — *Weigelo middendorffianae-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002; 6 — *Swida albae-Piceetum obovatae* Krestov et Nakamura 2002; 7 — *Oplopanax elati-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002; 8 — *Philadelpho tenuifolii-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002; 9 — сообщество *Lathyro humili-Piceetum jezoensis*. Союз *Pino pumilae-Piceion jezoensis* Krestov et Nakamura 2002: 10 — *Vaccinio-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002, 11 — *Rhododendro aurei-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002, 12 — *Monesieto uniflorae-Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002.

Сообщества ели Глена отнесены к классу редких сообществ из-за их ограниченного распространения (Крестов, 2002). При этом они характеризуются рядом признаков, которые, с одной стороны, подтверждают данный статус, а с другой — определяют положение синтаксона в системе категорий редкости (Крестов, 1996). Для нас важны следующие признаки сообществ ели Глена: 1) доминант сообществ — редкий вид, 2) историческая динамика ареала, 3) комплекс адаптаций вида и 4) современная динамика ареала.

В силу своего ограниченного распространения на крайнем юге российского Дальнего Востока ель Глена была включена в Красную книгу СССР (1984) и Красную книгу РСФСР (1988), а также рекомендована для включения в региональную Дальневосточную Красную книгу (Харкевич, Качура, 1981). Статус вида на момент публикации Красных книг известен не был, так как до конца 1980-х гг. не было проведено ни одного исследования состояния популяции данного вида, если не считать некоторого количества гербарных образцов, собранных в различных частях ареала. После серии работ по естественному возобновлению ельников Глена Шафрановский (1991) пришел к выводу об устойчивом состоянии популяции данного вида в Российской части его ареала и рекомендовал исключить вид из Красной книги РСФСР (1988). Однако, по нашему мнению, исследований, уровень которых соответствовал бы уровню сложности проблемы, до настоящего времени проведено не было и заключение Шафрановского (1991) было явно преждевременным.

Ареал ели Глена является одним из самых узких среди других елей Голарктики (Schmidt-Vogt et al., 1977). Выраженные адаптации к микротермным условиям (Kojima, 1995; Yasue et al., 1997), с одной стороны, и многочисленные макрофоссилии ели Глена южнее современного ареала (Tsukada, 1983), с другой стороны, косвенно свидетельствуют о прогрессивном расселении в периоды Плейстоценовых похолоданий и последующей регрессии ареала в постплейстоценовое время, что также подтверждается данными исследований пыльцевых спектров (Igarashi, 1993, 1996). Возможное сокращение ареала у северных границ предполагал А. И. Толмачев (1959). Современные процессы в растительном покрове умеренной и бореальной зон, связанные с интенсивным повышением температур в последнее столетие, приводят к продвижению элементов южных флор к северу (Walther et al., 2002), о чем также свидетельствует большая доля (108 видов) умеренных Восточно-Азиатских видов в ценофлоре ельников Глена, отмеченная в настоящем исследовании. Повышение температуры укрепит позиции борео-неморальных по своей сути дубово-пихтовых и бореальных елово-пихтовых лесов в границах современного ареала ели Глена, что приведет к утере ее экологических ниш и к сокращению ареала. Суммируя вышесказанное, с определенной долей уверенности мы можем говорить скорее о регрессирующем ареале ели Глена в современных условиях.

Комплекс адаптаций к экологическим условиям косвенно свидетельствует о формировании вида в суровых условиях, соответствующих условиям Плейстоцена. Ель Глена способна расти на очень бедных серпентиновых почвах с повышенным содержанием тяжелых металлов и магния (Kayama et al., 2002), она лучше адаптирована к кислым почвам (Kojima, 1995) и дефициту почвенной влаги (Kojima, 1991). Несмотря на большую по сравнению с другими хвойными продолжительность жизни (до 600 лет для Хоккайдо, Suzuki et al., 1987) и продолжительность жизни хвои (Kayama et al., 2002), в смешанных сообществах пихта имеет преимущества перед елью Глена за счет медленного роста последней под пологом и ограниченностью возможностей выживания подроста только на местобитаниях, сформированных разложившимся валежом (Takahashi, 1997). Покров из *Sasa kurilensis* и *S. senanensis* на севере Хоккайдо препятствует возобновлению *Abies sachalinensis* и в меньшей степени оказывает влияние на возобновление *Picea glehnii* (Kubota, Naga, 1996). Поэтому любое ослабление деструкторной по сути синузии *Sasa* приводит к замещению ельников Глена пихтарником. При

современной тенденции к повышению температуры условия, к которым была адаптирована ель Глена, оказались реликтовыми, и она практически полностью была вытеснена с зональных местообитаний.

На современный ареал ели Глена безусловно оказывает влияние и хозяйственная деятельность человека, хотя оценить реальный ущерб сообществам ели Глена в российской части ареала вряд ли представляется возможным в силу несовершенства системы лесоустройства. Сильное сокращение площадей ельников Глена на Сахалине и Кунашире вызвано неконтролируемыми рубками как до, так и после 1945 г. Опыт искусственного восстановления был не всегда положительным: плантации, заложенные 25—30 лет назад в долине р. Мереи и на Муравьевской низменности, практически полностью погибли. Тем не менее в конце 1970-х и начале 1980-х гг. был предпринят ряд мер по сохранению лесов из ели Глена. Статус памятника природы получили массивы в бассейне р. Мереи («Корсаковский лес») и на Муравьевской низменности. Кроме того, массивы ельников Глена охраняются в Курильском заповеднике.

Исходя из принципов категоризации редких сообществ (Solomeshch et al., 1997), сообществам ели Глена по критерию распространения соответствует статус «редкое сообщество» (Rare), а по критерию угрозы исчезновения — статус «уязвимое» (Vulnerable). По принятой нами системе категорий (Крестов, 1966, 2002) данные сообщества отнесены к классу редких категорий I — реликтовые сообщества, сократившие и сокращающие ареал в результате естественно-исторических причин.

Благодарности

Данное исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 01-04-48593, 02-04-63096).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.
- Иванов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // *Арктоа*. 1992. Т. 1. С. 1—85.
- Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.
- Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.
- Крестов П. В. Эколого-фитоценологическая характеристика лесов широколиственно-хвойного пояса среднего течения реки Большая Уссурка (Приморский край) // *Бот. журн.* 1993. Т. 78. № 4. С. 116—122.
- Крестов П. В. Редкие растительные сообщества Приморского края // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1996. С. 88—114.
- Крестов П. В. Редкие растительные сообщества и перспективы создания Зеленой книги Дальнего Востока // Матер. конф. «Биоразнообразие и устойчивое природопользование горных экосистем». 30 июня—2 августа 2002 г. Новосибирск, 2002 г. С. 1—20.
- Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 184 с.
- Манько Ю. И. Ель на советском Дальнем Востоке и некоторые задачи ее изучения // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 3—14.
- Определитель лишайников СССР / Под ред. А. Н. Окснер. Л., 1971—1998. Вып. 1—7.
- Погребняк П. С. Основы лесной типологии. Киев, 1954. 456 с.
- Седельников В. П. Ценогическая структура высокогорной флоры Алтае-Саянской горной области // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Нерига, 1983. Л., 1987. С. 128—134.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л., 1985—1996. Т. 1—8.
- Толмачев А. И. О флоре острова Сахалин // Комаровские чтения. Вып. 12. М.; Л., 1959. С. 1—104.
- Флора Сибири / Под ред. И. М. Краснорова и др. Новосибирск, 1988—1997. Т. 1—13.
- Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.
- Шафрановский В. А. Ель Глена *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. на острове Кунашир (Курильские острова) // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 15—58.
- Шафрановский В. А. Ель Глена и леса с ее участием на советском Дальнем Востоке. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1991. 26 с.
- Шафрановский В. А., Андреев С. А. О естественном укоренении ветвей ели Глена // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 128—138.

- Шафрановский В. А., Андреев С. А. Естественное возобновление древесных пород в лесах с участием ели Глена на Сахалине // Антропогенная и естественная динамика лесов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1989. С. 43—49.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Wien: Springer Verlag, 1964. 632 s.
- Emanuel J. VTAB Ecosystem Reporter Revision 199907a. Vancouver: Dept. Forest Sci., Univ. British Columbia, 1999 (software).
- Fu P.-Y. Clavis Plantarum Chinae Boreali-Orientalis. 2nd ed. Beijing: Science Press, 1995. 932 p.
- Hayashi Y. Useful wood illustrated. Tokyo, 1969. 472 p. (In Japanese).
- Hill M. O. TWINSPLAN — a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ithaca: Cornell Univ., 1979 (software).
- Hill M. O., Gauch H. G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. Vegetatio. 1980. Vol. 42. P. 47—58.
- Igarashi Y. History of environmental change in Hokkaido from the viewpoint of palynological research // Ed. by S. Higashi, A. Osawa, K. Kanagawa. Biodiversity and ecology in the northernmost Japan. Sapporo, 1993. P. 1—19.
- Igarashi Y. A lateglacial climatic reversion in Hokkaido, northeast Asia, inferred from the *Larix* pollen record // Quaternary science reviews. 1996. Vol. 15. N 10. P. 989—995.
- Ishizuka K. A relict stand of *Picea glehnii* Masters on Mt. Hayachine, Iwate Prefecture // Ecol. Rev. 1961. Vol. 15. P. 155—162.
- Ito K., Hinoma A. Check list of higher plants in Hokkaido. Sapporo: Takugin Research Institute, 1985. Vol. 1—4. (In Japanese).
- Iwatsuki K., Yamazaki T., Boufford D. E., Ohba H. Flora of Japan. Tokyo, 1993—1999. Vol. 1—10.
- Kayama M., Sasa K., Koike T. Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of *Picea glehnii*, *P. jezoensis* and *P. abies* planted on serpentine soil in northern Japan // Tree physiology. 2002. Vol. 22. N 10. P. 707—716.
- Kira T. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones // Ed. by A. Miyawaki, R. Tuxen. Vegetation science and environmental protection. Tokyo, 1977. P. 21—30.
- Klinka K., Krajina V. J., Ceska A., Scagel A. M. Indicator plants of coastal British Columbia. Vancouver, 1989. 288 p.
- Kojima S. Classification and ecological characterization of coniferous forest phytogeocoenoses of Hokkaido, Japan // Vegetatio. 1991. Vol. 96. P. 25—42.
- Kojima S. Boreal forest phytogeocoenoses of Hokkaido Island, Japan // Ed. by E. Box et al. Vegetation Science in Forestry. The Netherlands: Kluwer, 1995. P. 367—389.
- Krestov P. V., Klinka K., Chourmouzis C., Kayahara G. Classification of mid-seral black spruce ecosystems in British Columbia // Scientia Silvicola. 2001. N 27. P. 1—102.
- Krestov P. V., Nakamura Yu. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // Folia Geobotanica, 2002 (accepted for publication).
- Kubota Y., Hara T. Recruitment processes and species coexistence in a sub-boreal forest in northern Japan // Annals of Botany. 1996. Vol. 78. N 6. P. 741—748.
- Lee W.-T. Lineamenta Florae Koreae. Seoul, 1996. 864 p.
- Matsuda K., Haruki M., Hasegawa S. et al. Studies on the *Picea glehnii* forest. (5). The tree species composition and their natural regeneration in southernmost community of *Picea glehnii* on Mt. Hayashine // Jap. J. Ecol. 1978. Vol. 28. N 4. P. 347—356.
- Pojar J., Klinka K., Meidinger D. V. Biogeoclimatic ecosystem classification in British Columbia // For. Ecol. Manage. 1987. Vol. 22. P. 119—154.
- Schmidt-Vogt H., Jahn G., Kral F., Vogellehner D. (eds.) Die Fichte. Vol. 1. Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Ökologie. Waldgesellschaften. Hamburg, 1977. 647 s.
- Solomeshch A., Mirkin B., Ermakov N. et al. Red data book of plant communities in the former USSR. Birmingham, 1997. 70 p.
- Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content K // Dansk. vid. Selsk., 5, 4 1948.
- Suzuki E., Ota K., Igarashi T., Fujiwara K. Regeneration process of coniferous forests in northern Hokkaido. I. *Abies sachalinensis* forest and *Picea glehnii* forest // Ecol. Res. 1987. Vol. 2. N 1. P. 61—76.
- Takahashi K. Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the understorey // J. Veget. Sci. 1997. Vol. 8. N 4. P. 529—536.
- Tsukada M. Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan // Quaternary Res. 1983. Vol. 19. P. 212—235.
- Walther G.-R., Post E., Convey P. et al. Ecological responses to recent climate change // Nature. 2002. Vol. 416. N 6879. P. 389—395.
- Weber H. E., Moravec J., Theurillat J. P. International Code of Phytosociological Nomenclature, 3rd edition // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11. P. 739—768.
- Whittaker R. H. Communities and ecosystems. New York, 1970. 169 p.
- Yasue K., Funada R., Fukazawa K., Ohtani J. Tree-ring width and maximum density of *Picea glehnii* as indicators of climatic changes in northern Hokkaido, Japan // Canadian J. For. Res. 1997. Vol. 27. N 12. P. 1962—1970.

SUMMARY

Forest plant communities dominated by *Picea glehnii* (Sakhalin spruce) were studied in its entire distribution range in the Far Eastern Asia including the territory of Russian Far East and Japan. The database included 67 relevés from different parts of the range and represented the spruce forests on a wide spectrum of habitats. The vegetation was classified into associations *Piceetum glehnii* and *Lysichito-Piceetum glehnii*, 3 subassociations, and 6 variants. The ecology and structure of all communities were described. They were related to the alliance *Piceion jezoensis* of the *Abieti-Piceetalia* of the *Vaccinio-Piceetea*. Of the 200 vascular plant species found in *Picea glehnii* communities, 108 are distributed in Eastern Asia in orotemperate and oroboreal belts, and about 70 species occur in different sectors of circum-boreal zone. Ordination of *Picea glehnii* communities in edaphic grid showed the isolation of two distinguished associations because of competition of zonal vegetation represented in the area by mixed *Picea jezoensis* — *Abies sachalinensis* forests. Ordination of communities along the first two axes of DCA showed a strong gradient of the first axis from the maritime-suboceanic oroboreal and true boreal to continental oroboreal spruce forests. The second axis was highly correlated with the temperature showing the gradient from microthermal spruce forests of Kamchatka and Okhotsk area to the mixed warm communities of Hokkaido. The ordination showed a clear difference between the *Picea glehnii* communities and the insular *Picea jezoensis* communities and even much greater difference with the mainland spruce forests. Both associations of the *Picea glehnii* forests were assigned to the grade 1 (rare communities) in the scale of distribution features and to the grade 4 (vulnerable) in the scale of degree of threat. The reason of this rarity status is the diminishing of the range of *Picea glehnii* under the post-Pleistocene climate warming and in the exclusion of *Picea glehnii* communities from the zonal sites by *Picea jezoensis* — *Abies sachalinensis* communities.