

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ ДЛЯ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

Е. В. Тимошенкова, Т. А. Комарова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

В своих многочисленных работах В. Л. Комаров (1945–1958) большое внимание уделил вопросам экологии растений, в т. ч. дальневосточных видов. Экологические особенности растений разных биоморф и сообществ в дальнейшем изучались многими дальневосточными учеными (Колесников, 1969; Куренцова, 1973; Крылов, 1984; Петропавловский и др., 1987; Суханов и др., 1994; и др.).

Среди многочисленных методов экологической оценки растений разных биоморф в настоящее время широкое распространение получили методы индикации со шкальной или балльной оценкой среды и аналогичными оценками пределов толерантности видов. Полученные с помощью индикационных методов данные об экологии видов сводятся в специальные таблицы, имеющие названия экологических шкал. В основе составления таких экологических шкал лежит правило экологической индивидуальности растений Л. Г. Раменского (1910, 1924), согласно которому растения каждого вида имеют свою определенную амплитуду по отношению к действию любого экологического фактора. Экологические шкалы позволяют классифицировать растения разных видов по их отношению к определенным экологическим факторам.

Для территорий разных стран разработаны различные экологические шкалы (Ellenberg, 1950, 1979; Landolt, 1977; и др.), обзор которых сделан Амбросом (Ambros. 1988). Многие отечественные исследователи тем не менее придерживаются амплитудно-балльных шкал Л. Г. Раменского, отмечая их преимущество перед балльными шкалами в том, что они охватывают широкий диапазон режимов прямодействующих факторов среды и учитывают амплитуду толерантности видов при разном их обилии. По методу Раменского были составлены экологические шкалы для различных

территорий СССР (Цаценкин, 1967, 1970; Санникова и др., 1972; Цаценкин и др., 1978; и др.). Растительность Дальнего Востока изучалась этими методами в меньшей степени. Для дальневосточных луговых видов растений и луговых сообществ экологические шкалы были разработаны В. П. Селедцом (1975, 1976). Некоторые представители дальневосточных лесных и луговых видов растений включены в экологические таблицы для обширных территорий Сибири и Дальнего Востока (Цаценкин и др. 1978; Цыганов, 1983). Однако широкие ареалы приведенных ими видов растений практически исключают применение этих экологических шкал для конкретных небольших районов.

Известно, что экологические особенности растений разных видов и их индикаторное значение непостоянны в различных частях ареала. В центре ареала виды растений могут быть представлены несколькими экотипами и обычно встречаются во многих экотопах. На границах же своего распространения экологический диапазон их сужается и растения, как правило, приурочены к наиболее оптимальным для их развития местообитаниям. Поддерживая точку зрения ряда авторов (Викторов и др., 1962; Корчагин, 1971; Работнов, 1978; и др.), мы считаем необходимым применение локальной фитоиндикации и разработку региональных экологических шкал, при которых четко определяется сопряженная взаимосвязь между отдельными элементами растительного покрова и условиями их местообитания.

В задачу настоящей работы входила разработка региональных экологических шкал по основным прямодействующим факторам: температурному режиму, увлажнению и активному богатству почв для разных видов сосудистых растений, произрастающих в лесах Уссурийского заповедника.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Избранный нами для разработки экологических шкал объект – хорошо сохранившаяся с преобладанием девственных лесов, развивающихся по своим естественным природным законам, лесная растительность Уссурийского заповедника. Основой для построения региональных экологических шкал служили более 200 геоботанических описаний растительных сообществ, сделанных в разных лесных формациях и охватывающих все основные лесорастительные условия. Описания растительных сообществ проводились согласно общепринятым геоботаническим и лесоводственным методикам и включали в себя характеристики топографического положения, подстилки, почвы, состава и структуры всех ярусов, детально устанавливался видовой состав и определялось количественное участие каждого вида. При этом использовались разные показатели обилия видов: по О. Друде,

проективное обилие по Л. Г. Раменскому, частное проективное покрытие и обилие-покрытие, используемое в методике эколого-флористической классификации Ж. Браун-Бланке, соотношение которых приведено в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

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

ОД	ПО		ЧП, %	ОП
	буквенное обозначение	числовое значение, %		
сор ₃ , сор ₂	m	Более 8	Более 26	4-5
сор ₁ , sp	c	2,5-8	7-26	2-3
sp, sol	n	0,2-2,5	2-6	1-2
sol	p	0,1-0,2	0,11-1	1
up	s	Менее 0,1	Менее 0,1	+

Примечание. Показатели обилия-покрытия по шкале Ж. Браун-Бланке соответствуют следующим значениям частного проективного покрытия: + (< 1%), 1 (1-5%), 2 (6-15%), 3 (16-25%), 4 (26-50%), 5 (> 51%).

Разработка региональных экологических шкал проводилась по методике Л. Г. Раменского (1937) и включала в себя несколько этапов, которые представлены ниже.

1. Составление групп описаний и установление опорных или представительных групп описаний, необходимых для диагностики местообитания в группах.

2. Расположение опорных точек и соответствующих им групп описаний вдоль направления возрастания или убывания экологического фактора.

3. Определение функций толерантности растений разных видов к экологическому фактору и построение экологических шкал как системы вложенных интервалов, задающих диапазоны толерантности на факторной оси.

4. Оценка близости конкретных описаний к каждой из групп с учетом выявленных диапазонов толерантности и уточнения принадлежности описаний к группам.

5. Определение направлений изменения растительности под влиянием прямодействующих факторов среды.

Для более достоверного объединения описаний фитоценозов в экологически однородные группы был использован способ табличной сортировки описаний по методу, разработанному западно-европейской школой Ж. Браун-Бланке, который представлен в различных методических руково-

дствах по классификации растительности (Ellenberg, 1956; Александрова, 1969; Миркин, Розенберг, 1983; и др.). Выделенные с помощью этого способа экологически однородные группы описаний сообществ были затем упорядочены вдоль направления режимов каждого отдельного экологического фактора: температурного режима, увлажнения и активного богатства почв. При этом каждой группе описаний было присвоено определенное значение ступеней по каждому рассматриваемому экологическому фактору.

Из 120 ступеней увлажнения стандартной шкалы Л. Г. Раменского (1938) для составления региональных экологических шкал были отобраны 15 (от 58 до 73), которые соответствовали следующим условиям местообитания (табл. 2): 58–60 – мезоксерофитные сухими периодически свежими почвами, 61–62 – ксеромезофитные со свежими почвами, 66–67 – гигромезофитные со свежими периодически влажными почвами, 68–69 – мезогигрофитные с влажными периодически свежими почвами, 70–71 – гигрофитные с влажными почвами, 72–73 – гигрофитные с влажными периодически сырьими почвами.

Из 30 ступеней стандартной шкалы активного богатства и засоленности почв Л. Г. Раменского (1938) были отобраны 6 ступеней, соответствующих следующим условиям почвенного богатства или трофиности почв: 6 – олиготрофная, 7–8 мезо-олиготрофная, 9 – олиго-мезотрофная, 10 – мезотрофная, 11 – мезомегатрофная, 12 – мезомегатрофная, 13 – мегатрофная.

Экологический ряд температурного режима, или зонального режима тепла, был составлен на основе шкалы терморежима Д. Н. Цыганова (1983). При этом из 8 экологических свит, выделенных им для подзоны хвойно-широколиственных лесов, нами были отобраны пять: 6 – мезобореальная, 7 – суббореальная, 8 – бореонеморальная, 9 – зунеморальная, 10 – термо-неморальная.

Для обработки обширного геоботанического материала была использована компьютерная программа, составленная Л. Я. Ащепковой.

В соответствии с представлениями Л. Г. Раменского (1937) о «функциональном среднем» из всей выборки описаний, ассоциированных по определенному экологическому фактору, выбирались представительные (опорные), которые составлялись из 75% квантилей – показателей обилия для каждого вида растений. Затем из установленной последовательности 12 опорных описаний находили аппроксимирующие выпуклые ступенчатые функции толерантности у каждого вида по отношению к определенному экологическому фактору. «Ступени» проектировались на ось фактора, образуя систему соответствующих величинам проективного обилия (т. с. п. р. с). Данная система вложенных интервалов служила основой для составления экологических шкал на данном шаге итерации. При этом также

Таблица 2

Постоянство диагностических видов в сообществах разных фитоценонов

	<i>Euonymus sacrosancta</i>	IV	V ⁻²								
	<i>Lathyrus komarovii</i>	IV ⁻²	V ⁻²								
	<i>Aconitum szukiniti</i>	V	V								
	<i>Geranium maximowiczii</i>	II	IV ⁻²								
	<i>Viburnum burejaeticum</i>	II	V ⁻⁵								
6	<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	IV	III ⁻³	IV							
	<i>Viola orientalis</i>	V ¹⁻²	II	II							
	<i>Rubus crataegifolius</i>	III	IV	II							
	<i>Polygonatum involucratum</i>	I	III	IV ¹⁻²							
7	<i>Quercus mongolica</i>	V ²⁻⁵	V ²⁻⁵	V ²⁻⁵	V ¹⁻⁵	V ²⁻⁵					
	<i>Vicia ramuliflora</i>	I	V ¹⁻²	II	I	IV ⁻²					
	<i>Bupleurum longiradiatum</i>	V	V ¹⁻²	V ¹⁻²	III	II					
	<i>Kalopanax septemlobus</i>	III	II	III	I	IV					
	<i>Lathyrus humilis</i>	III	V ¹⁻²	V ⁻²	III	II					
	<i>Convallaria keiskei</i>	II	V	III	III ¹⁻²	IV					
	<i>Plagiorhegma dubia</i>	II	V	V ⁻³	IV ⁻²	V ¹⁻²					
	<i>Lonicera praeflorens</i>	V	V	IV ¹⁻²	III	V ¹⁻²					
8	<i>Abies holophylla</i>	V ¹⁻²	V	V ¹⁻²	V ⁻²	IV ⁻⁵	V ²⁻⁵	V			
9	<i>Acer pseudosieboldianum</i>	V ⁻³	V ¹⁻³	II	II	III	IV		V ¹⁻²	II	I
	<i>Acer tegmentosum</i>	V ¹⁻²		III ⁻²	IV	III	II		III	IV ⁻²	III
	<i>Actinidia arguta</i>	II		III ¹⁻⁵	III	II			V ¹⁻²	IV ⁻³	II
10	<i>Tilia taquetii</i>		III ¹⁻²	II	III ¹⁻²	IV ⁻²	V		V ⁻²	IV ⁻³	
	<i>Pseudostellaria sylvatica</i>		III	III	II	III	II		III	I	
	<i>Padus maximowiczii</i>			II	II	III	IV		II	I	
11	<i>Ulmus laciniata</i>			I	IV	V	IV	V	IV ¹⁻²	II	II
	<i>Lonicera chrysanthia</i>			III ¹⁻³	II	III ¹⁻²	V ¹⁻²	V	IV ¹⁻²	III ¹⁻²	III ¹⁻²
									I	II	II

Окончание табл. 2

№	Вид растений	Фитоценон														
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
	<i>Scutellaria ussuriensis</i>			IV ⁻²		II	V ¹⁻³	V ²⁻³		II	II	II	II	III ¹⁻²		
	<i>Juglans mandshurica</i>			IV	II		I	IV				III	I	I	V ¹⁻²	
	<i>Carex quadriflora</i>			II	I	II	V ¹⁻³	V		II	III ¹⁻²	II	I	III	V	
12	<i>Carpinus cordata</i>			III ⁻²		V ²⁻⁵	V ¹⁻⁵		V ⁻⁵	III	IV ²⁻³					
	<i>Asarum sieboldii</i>			II	II	III	V	IV	IV	I	I					
	<i>Viburnum sargentii</i>			V ⁻²	I	III		II	II	II						
13	<i>Acer mandshuricum</i>			III	III	III	IV	V	IV	II	IV ⁻²	V ⁻²	V ¹⁻³	V ⁻²	V ⁻³	
	<i>Adiantum pedatum</i>			II	II	IV ¹⁻⁴	IV	V ¹⁻³	V ¹⁻²	II	III ¹⁻²	III	III	V ¹⁻²	V ¹⁻³	
	<i>Dryopteris goeringiana</i>			II	II	II	V ¹⁻²	V	IV ¹⁻³	I	II	V ¹⁻³	IV ¹⁻²	IV ⁻²	V ⁻²	
14	<i>Leptorumohra amurensis</i>									II	V ¹⁻⁵					
	<i>Dryopteris expansa</i>									I	IV ⁻³					
	<i>Phegopteris connectilis</i>									II	IV ¹⁻³					
	<i>Huperzia serrata</i>									II	V					
15	<i>Carex xyphium</i>									III ¹⁻³	V ¹⁻³					
	<i>Acer ukurunduense</i>									II	V ⁻²					
	<i>Euonymus macroptera</i>									IV	V					
	<i>Syringa wolffii</i>									I	II					
16	<i>Abies nephrolepis</i>					IV	III	II	V ²⁻⁵	V ²⁻⁵	V	V	III	III	I	
	<i>Picea ajanensis</i>					III	I		V ²⁻⁵	V ¹⁻⁵	V ⁻⁵	V ⁻³	III	IV		
	<i>Circaeal alpina</i>					II	III ¹⁻²	V	IV ¹⁻²	III ⁻²	III	I	II	III ¹⁻²		
	<i>Waldsteinia ternata</i>					III ¹⁻⁵		V ¹⁻⁵	II	II	I		I	V ⁻⁵		
	<i>Polystichum subtripteron</i>					II	IV ⁻³		IV ¹⁻³	II	III ⁻²		I	II	I	

	<i>Lonicera maximowiczii</i>				V	II	II	II	II		I	I	I	
17	<i>Populus koreana</i>									III	V ⁻³	III		
	<i>Filipendula palmata</i>									V ¹⁻³	V ²⁻³	IV ¹⁻²		
18	<i>Ulmus japonica</i>				V	IV				V ⁻⁵	I	III ¹⁻²	V ²⁻⁵	V ⁻²
	<i>Sorbaria sorbifolia</i>					II				III ¹⁻³	III ⁻²	III		V ²⁻³
	<i>Urtica angustifolia</i>					II				V	III ¹⁻²	III ¹⁻²	IV ¹⁻²	I
	<i>Urtica laetevirens</i>									III	II	III ¹⁻²	III ¹⁻³	I
	<i>Osmundastrum asiaticum</i>									V ⁻³		II		V ⁻³
19	<i>Matteuccia struthiopteris</i>									III ¹⁻²	IV ¹⁻³		IV ²⁻⁵	
	<i>Lonicera maackii</i>									III ⁻²	III ¹⁻²		V ¹⁻²	
	<i>Equisetum hyemale</i>									III ¹⁻²	III ¹⁻²	V ¹⁻⁵	V ⁵	
20	<i>Carex dispalata</i>										V ³⁻⁵	V ¹⁻⁵	IV ⁻³	V ⁵
	<i>Alnus hirsuta</i>										IV	I	II	V ¹⁻³
21	<i>Padus avium</i>												III	
	<i>Carex arnellii</i>												V ¹⁻³	
	<i>Sanicula chinensis</i>												V ¹⁻²	
	<i>Sanicula rubriflora</i>												V ¹⁻²	
22	<i>Spiraea salicifolia</i>													V ⁵
	<i>Lonicera edulis</i>													V ²⁻³
	<i>Acer ginnala</i>													V ¹⁻²
	<i>Trisetum sibiricum</i>													V ²⁻³
	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>													IV ¹⁻³
	<i>Equisetum sylvaticum</i>													V ²⁻³
	<i>Veratrum dolichopetalum</i>													V
	<i>Caltha silvestris</i>													IV ¹⁻³

оценивали удаленность (r) отдельных описаний (Q_{im}) от группы описаний (Γ_i) по формуле:

$$r(Q_{im} \Gamma_e) = \sum_{k=1}^{12} (P_{kim} - P_{ke}) / P_k^2 ,$$

где i – номер описаний в группе Γ_m ,

m, e – номера групп описаний ($m, e = 1, 2, \dots, 12$),

k – номер градации экологического фактора,

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

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

Геоботанические описания фитоценозов, которые в значительной мере отклонялись от опорных описаний, были отбракованы или отнесены к другим группам (при условии соответствия их по другим показателям). В результате этой процедуры, повторяющейся неоднократно, были сформированы достаточно однородные группы описаний, связанные с определенными условиями среды. После ранжирования описаний растительных сообществ по фактору увлажнения почв было проведено построение второго ряда групп описаний и соответствующей экологической шкалы по фактору активного богатства почв, а затем то же самое и по фактору температурного режима местообитаний.

В результате компьютерной обработки были разработаны региональные экологические шкалы по трем экологическим факторам для 190 видов высших сосудистых растений, произрастающих в лесах Уссурийского заповедника. При этом экологическая толерантность разных видов растений основывалась только на влиянии региональных факторов, а оцениваемые экологические градиенты учитывали только специфику местной флоры.

Латинские названия растений приведены по сводке “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (1985–1996).

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Уссурийский заповедник ($43^{\circ}33' - 43^{\circ}47'$ с. ш. и $132^{\circ}16' - 132^{\circ}47'$ в. д.), имеющий протяженность с севера на юг 19,5 км, с запада на восток 40 км и общую площадь 40 432 га, расположен на территории Уссурийского административного района Приморского края. В геоморфологическом отношении территория заповедника принадлежит к южным отрогам Сихотэ-Алиня (горы Пржевальского) со средними высотными отметками 300–400 м над

уровнем моря. В северной части территории отдельные вершины достигают 600 м, а наивысшая точка на восточной границе составляет 902 м над уровнем моря. Горным хребтам свойственна характерная для Сихотэ-Алиня асимметричность склонов. Северные склоны хребтов сравнительно пологие, ступенчатые в средней части и со шлейфовидными подножиями, постепенно переходящими в речные долины. Южные склоны обычно крутые, выпуклые, с максимальным уклоном до 35–40°. Водоразделы преимущественно с плавными очертаниями и длинными выровненными гребнями.

Южная часть территории заповедника относится к бассейну верховий р. Комаровка (левый приток р. Раздольная), а в северной части находится верховье р. Артемовка, впадающей в Уссурийский залив Японского моря. Долины верхних частей этих рек узкие ущельеподобные, а в средней части бассейнов приобретают трапециoidalную форму. В долине р. Комаровка прослеживается три террасовых уровня, а в долине р. Артемовка отмечен и четвертый. Рыхлые отложения поймы и первой террасы представлены крупными галечниками с примесью песков и суглинков (Никольская, Тимофеев, 1958).

Климат территории заповедника складывается под влиянием муссонной циркуляции воздушных масс, перемещающихся зимой из внутренних районов охлажденного азиатского материка в сторону океана, а летом – с океана на материк. В связи с этим распределение осадков неравномерное – в теплый период года выпадает 75–90% осадков, сопровождающихся во второй половине лета сильными ливневыми дождями, причем в среднем выпадает 750–800 мм осадков с колебаниями по годам от 500 до 1200 мм. Среднегодовая температура воздуха в заповеднике составляет около 2,8°, продолжительность безморозного периода равна 105–120 дням, годовой приход солнечной радиации – 110–120 ккал/см². Склоны южной экспозиции получают на 15–17% больше солнечной радиации, по сравнению с горизонтальной поверхностью (Таранков, 1974). На распределение тепла и влаги существенное влияние оказывают экспозиция и крутизна склонов. В горных долинах характерна температурная инверсия, что связано со стеканием холодных воздушных масс со склонов в речные долины. Это обуславливает отсутствие многих теплолюбивых видов растений в растительном покрове речных долин.

К основным почвообразующим породам в заповеднике относятся песчаники, сланцы, серые кварцевые порфиры, андезитовые порфириты, базальты и небольшие участки известняков. В верховьях рек андезитовые порфириты нередко образуют мощные скальные выступы. Известняки образуют скальные массивы с пещерами на горе Змеиной.

Согласно исследованиям Г. И. Иванова (1964, 1967, 1976), С. А. Золотарева (1962) и других почвоведов на горных склонах под хвойно-

широколиственными лесами развиты горно-лесные бурые почвы, по шлейфам склонов на базальтовых плато распространены горно-лесные бурые глеевые почвы, а в долинах рек – дерново-аллювиальные (буровоземно-аллювиальные) бурые лесные на речном аллювии, заболоченные и болотные почвы.

Лесные почвы заповедника тесно связаны с характером рельефа и существенно отличаются по своим лесорастительным свойствам. На крутых южных склонах преимущественно в их верхней части обычно развиты маломощные сильно скелетные слабогумусированные почвы с резко переменным режимом увлажнения и дефицитом влаги в почве. Преобладающие в таких условиях дубовые и кедрово-дубовые леса характеризуются упрощенной структурой сообществ и обедненным видовым составом. Для среднекрутыми и покатых склонов южных румбов также характерны маломощные скелетные суглинистые почвы, но с более устойчивым водным режимом. Господствующие здесь кедрово-широколиственные, чернопихтово-кедрово-широколиственные и широколиственно-чернопихтовые леса отличаются более сложной структурой и разнообразным видовым составом.

В верхней и средней частях среднекрутыми и покатых склонов северных румбов на хорошо увлажненных и дренированных почвах возрастают участия темнохвойных пород (*Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*) и их теневыносливых спутников (*Lepturotomhra amurensis*, *Huperzia serrata*, *Maianthemum bifolium* и др.). В нижних частях пологих склонов и шлейфах склонов, находящихся в полосе сноса и транзита минеральных веществ, почвы отличаются высоким плодородием и хорошей водообеспеченностью. Экологические условия таких местообитаний соответствуют потребностям растений многих видов, что определяет очень сложную горизонтальную и вертикальную структуру сообществ в сочетании с многообразием видового состава во всех ярусах. Наличие здесь крупных деревянистых лиан (*Actinidia arguta*, *Vitis amurensis*, *Schisandra chinensis* и др.) физиономически сближает их с дождевыми тропическими лесами.

В долинах рек на достаточно увлажненных, богатых и дренированных почвах также развиваются сложные по составу и структуре влажные кедрово-широколиственные и широколиственные леса со значительным участием неморальных дальневосточных древесных видов (*Tilia amurensis*, *Tilia mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Kalopanax septemlobus*, *Acer mandshuricum* и др.). На аллювиальных отложениях с ослабленным дренажем с выраженным оглеенным горизонтом формируются сырье кедрово-широколиственные леса с преобладанием ильма долинного (*Ulmus japonica*) и ясения маньчжурского (*Fraxinus mandshurica*) на бурых лесных почвах.

Почвы на платообразных водоразделах, сформировавшихся на элювии базальтов, гранитов и других горных породах, в условиях ослабленного

дренажа имеют ясно выраженный подзолистый или глеевый горизонты. Развивающиеся здесь кедрово-елово-широколиственные леса характеризуются примерно равным участием неморальных и бореальных видов растений.

Согласно Б. П. Колесникову (1955) растительность заповедника принадлежит к Шкотово-Сучанскому приморскому горно-долинному округу широколиственных и кедрово-широколиственных лесов Маньчжуро-Приморской провинции лиановых широколиственных и смешанных лесов с грабом. Изучение растительности Уссурийского заповедника было начато в 30–40 годах текущего столетия (Скибинская, 1936; Васильев, 1938; Куренцова, 1939; и др.). Исследование чернопихтово-широколиственных лесов проводили Н. Г. Васильев и Б. П. Колесников (1962). Широколиственно-кедровые леса и особенности их динамики изучал А. И. Кудинов (1994). Краткая характеристика лесной растительности заповедника приведена в работах Г. Ф. Бромлея и др. (1977), В. К. Абрамова и др. (1996); и др. Характеристика некоторых типов хвойно-широколиственных лесов заповедника дана в работах В. А. Розенберга, И. Т. Ивановой (1967), К. П. Соловьева (1958, 1961), Е. К. Козина и др. (1980) и других авторов.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ И СЛАГАЮЩИХ ИХ ВИДОВ

Одним из основных критериев при установлении экологических различий растительных сообществ может служить экологический состав слагающих их видов, дающий достаточно полную информацию об условиях среды. Ценотические условия и особенности местообитаний достаточно полно характеризуют группы видов с близкими требованиями к условиям среды и к фитоценотическим особенностям. Такие группы, совпадающие по эколого-ценотическим диапазонам, получили различные наименования: экологические группы (Ellenberg, 1950, 1956), эколого-ценотические группы (Лукичева, Сабуров, 1971), биоэргруппы (Апаля-Шидлене, 1971), а также группы детерминантных (Раменский, 1950; Миркин, 1968), индикаторных (Работнов, 1983) видов и т.д.

Включение разных видов растений в ту или иную экологическую группу обычно производится по центру их эколого-фитоценотического ареала, то есть соответственно тем условиям, в которых они отличаются наибольшей численностью и наивысшей конкурентоспособностью. В природных условиях этот центр обычно определяется по наибольшему обилию вида в относительно установившихся фитоценозах. Группы взаимно сопряженных видов можно установить с помощью табличной сортировки геоботанических описаний по методу, разработанному западно-европей-

ской школой Ж. Браун-Бланке и подробно описанному в ряде работ (Ellenberg, 1956; Александрова, 1969; Миркин, Розенберг, 1983; и др.). Способ табличной сортировки геоботанических описаний приводит не только к выделению групп взаимно сопряженных дифференциальных или диагностических видов, но и позволяет объединить сообщества с близкими требованиями к условиям среды в безранговые единицы – фитоценоны.

Используя пятибалльную шкалу покрытия-обилия и способ табличной сортировки описаний растительных сообществ по методике Ж. Браун-Бланке, мы составили дифференцирующую таблицу из выборки 107 геоботанических описаний. В процессе табличной обработки было выбраковано более 100 описаний, имеющих переходный характер между соседними фитоценонами. Удаление значительного числа описаний было связано с необходимостью “разомкнуть” континуум, характерный для растительного покрова Уссурийского заповедника, и более четкого выделения дискретных фитоценонов. Следует отметить, что в методике Ж. Браун-Бланке предусматривается исключение до 50% всех переходных описаний.

В дифференцирующей таблице отграничились 22 блока сопряженных дифференциальных видов и 15 групп описаний (фитоценонов), имеющих сходный набор диагностических видов. В связи с большим объемом дифференцирующая таблица в настоящей работе не приводится. Общее представление о выделенных блоках диагностических видов может дать таблица постоянства (табл. 2), традиционно используемая в методике эколого-флористической классификации Ж. Браун-Бланке. Показатели постоянства рассчитывались по дифференцирующей таблице для всех диагностических видов как доля встречаемости их (в процентах) в описаниях внутри каждого фитоценона. Полученные значения переводились в классы постоянства по следующим соотношениям: I (< 20%), II (21–40%), III (41–60%), IV (61–80%), V (81–100%).

Каждый блок сопряженных дифференциальных видов диагностирует определенный диапазон экологических условий среды. Так, самые бедные, сухие и хорошо освещенные местообитания в лесах Уссурийского заповедника индицируют олиготрофный полулистопадный кустарник рододендрон остроконечный (*Rhododendron mucronulatum*), относящийся к неморально-боровому типу ценоэлемента (Крылов, 1969), а также входящие с ним в единый блок олиготрофные и мезоолиготрофные засухоустойчивые виды (*Girardinia septentrionalis*, *Kitagawia terebinthacea*, *Rosa gracilipes* и др.). Представители этого блока могут служить диагностическими видами довольно редко встречающихся в Уссурийском заповеднике кедрово-дубовых и дубовых рододендроновых лесов, которые произрастают на скалистых гребнях и круtyх выпуклых склонах с маломощными щебнистыми, иногда скелетными почвами.

Блоки 2–7 включают в себя мезоксерофитные и ксеромезофитные виды, характеризующие хорошо дренированные небогатые и маломощные почвы в условиях достаточного освещения. Многие виды этих блоков относятся к дубравному типу ценозлемента (Крылов, 1969), представители которого отличаются светолюбием и засухоустойчивостью. В довольно узком спектре среды, связанном с теплыми, хорошо освещенными и сухими местообитаниями, распространены дифференциальные виды 2-го и 3-го блоков. При этом виды, включенные в 3-й блок, могут выступать в качестве диагностических для леспредецевых дубовых и дубово-кедровых лесов, развивающихся на круtyх и среднекрутых инсолируемых склонах, а представители 2-го блока характерны как для рододендроновых, так и леспредецевых лесов с преобладанием дуба.

5-й блок дифференциальных видов включает в себя ксеромезофитное разнотравье (*Campanula punctata*, *Artemisia keiskeana*, *Doellingeria scabra* и др.) и высокие аэроксильные кустарники (*Euonymus sacrosancta*, *Viburnum burejaeticum*), которые указывают на свежие, периодически суховатые местообитания с хорошо дренированными умеренно богатыми почвами при достаточном освещении. В комбинации с представителями 4, 6 и 7-го блоков они могут служить диагностическими видами разнотравно-мелкоосоковых лещинных дубово-кедровых лесов, произрастающих на среднекрутых нижних и средних частях инсолируемых склонов.

Сопряженные дифференциальные виды 7-го блока представляют характерное ядро дубравной флоры и непосредственно связаны в своем распространении с дубом монгольским. В отличие от предыдущих групп представители этого блока охватывают более широкий комплекс среды и встречаются как на бедных сухих, так и умеренно влажных достаточно богатых почвах.

Диагностические виды блоков 8–13-го отражают умеренно теплые местообитания с развитыми богатыми почвами в условиях достаточного увлажнения и хорошего дренажа. Основная часть представителей этих блоков относится согласно классификации А. Г. Крылова (1969) к неморальному типу ценозлемента, основные черты которого – мезомегатрофность, мезофитность и умеренная теневыносливость.

В самостоятельный блок мы включили крупную темнохвойную древесную породу – пихту цельнолистную (*Abies holophylla*), распространение которой в Уссурийском заповеднике связано преимущественно с теплыми хорошо дренированными местообитаниями. В прохладных долинах и на склонах выше 450–500 м над уровнем моря леса с господством пихты цельнолистной фактически не встречаются.

Пять блоков дифференциальных видов (9–13) объединяют широколиственные теневыносливые древесные породы (*Acer pseudosieboldianum*,

Tilia taquetii, *Ulmus laciniata*, *Carpinus cordata* и *Acer mandshuricum*) и их спутники в подчиненных ярусах. Несмотря на частое совместное произрастание в Уссурийском заповеднике, представители этих блоков отличаются по активности участия и степени постоянства в фитоценозах, приуроченных к разным условиям местообитания. Так, группа клена ложнозибольдова (*Acer pseudosieboldianum*) более широко представлена в теплых, сравнительно освещенных и дренированных местообитаниях; группы граба сердцелистного (*Carpinus cordata*) и клена маньчжурского (*Acer mandshuricum*) более характерны для затененных, умеренно теплых и достаточно увлажненных местообитаний.

Блоки 14–16-й включают в себя преимущественно виды – представители таежного типа ценозлемента (Крылов, 1969), для которых характерна теневыносливость, требовательность к влажности почвы и воздуха. Сюда входят основные лесообразователи темнохвойных лесов (*Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*) и сопутствующие им виды подчиненных ярусов. Группа лепторуморы амурской (*Leptorumohra amurensis*) на территории Уссурийского заповедника имеет узкий экоценотический ареал и приурочена главным образом к прохладным местообитаниям на плоских горных водоразделах с влажными почвами. Группа осоки мечевидной (*Carex xyprium*) имеет также ограниченное распространение, но встречается как на круtyх теневых склонах с хорошим дренажем, так и на плоских участках с ослабленным дренажем.

Дифференциальные виды блоков 17–21-го объединяют преимущественно растения уремного и лугово-болотного типов ценозлемента (Крылов, 1969; Верхолат. Крылов, 1982), тяготеющие к местообитаниям с повышенной влажностью воздуха и почв. Дифференциальные виды 17–18-го блоков больше тяготеют к незатопляемым или кратковременно затопляемым террасам и шлейфам склонов с влажными и достаточно богатыми почвами. В таких условиях произрастают долинные кедрово-широколиственные и широколиственные леса со значительным участием ясеня маньчжурского (*Fraxinus mandshurica*) и ильма японского (*Ulmus japonica*), а также других широколиственных пород (*Tilia amurensis*, *Acer mandshuricum*, *Juglans mandshurica* и др.), многочисленных видов кустарников и травянистых растений.

Местообитания с ослабленным дренажем и некоторыми чертами застойного увлажнения характеризуют диагностические виды блоков 19 и 20-го, представленные болотно-лесными и болотно-уренмыми травянистыми растениями (*Matteuccia struthiopteris*, *Equisetum hyemale*, *Carex dispalata*), гигрофитным низким деревом (*Alnus hirsuta*) и высоким кустарником (*Lonicera maackii*). Наиболее тесно эти виды связаны с ширококо-

лиственными лесами низких надпойменных террас с близким залеганием грунтовых вод.

Дифференциальные виды 21-го блока индицируют слабо дренированные местообитания с проточным увлажнением и избытком влаги в почве, которые создаются в притеррасных участках речных долин. На вогнутых участках речных террас в условиях избыточного увлажнения наиболее характерны сопряженные дифференциальные виды 22-го блока, который замыкает ряд увлажнения в Уссурийском заповеднике. Представители этого блока выступают в качестве диагностических видов заболоченного осоково-сиреневого ясеневника, распространенного в широкой долине р. Комаровка.

Довольно прохладные и затененные местообитания с сырьими и слабо дренированными почвами характеризуют диагностические виды блоков 21 и 22-го, относящиеся к гигрофильным и мезогигрофильным видам лугово-болотного и уремного типов ценозлемента.

АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТАБЛИЦ

Разработанная нами региональная экологическая таблица (табл. 3) позволяет у каждого из представленных в ней видов растений выявить по факторам температурного режима, увлажнения и активного богатства почв зоны оптимальной активности (оптимума), нормальной жизнедеятельности и зону пессимума, или угнетения, за чертой которой наступает гибель растений. Пределы выносливости растений между критическими точками данного фактора соответствуют общепринятым в экологии понятию “экологическая валентность”, а диапазон возможной жизнедеятельности на шкале значений фактора – понятию “зона толерантности”.

Каждому уровню активности жизнедеятельности растений в экологической таблице соответствуют определенные значения показателей проективного обилия. Так, зоне оптимума, или центру эколого-ценотического ареала, в котором популяции каждого вида отличаются наибольшей активностью жизнедеятельности и наиболее высокой конкурентной способностью, соответствует категория проективного обилия “m”. Зоне нормальной жизнедеятельности отвечают категории проективного обилия “c” и “n”, а зоне угнетения (пессимума) – категории “p” и “s”. Категория проективного обилия “s” характеризует также амплитуду толерантности растений того или иного вида в лесах Уссурийского заповедника по соответствующему экологическому фактору.

Таблица 3

**Сравнительная экологическая таблица по градиентам увлажнения (У),
активного богатства почв (АБ) и температурного режима (ТР)
для разных видов растений**

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
Деревья						
<i>Abies holophylla</i> Maxim. – пихта цельнолистная	У	64	64	58–64	58–64	58–71
	АБ	13	13	6–13	6–13	6–13
	ТР	9	9	9–10	9–10	8–10
<i>Abies nephrolepis</i> (Trautv.) Maxim. – пихта почковешайная	У	66	66–67	66–67	66–68	61–71
	АБ	11	10–11	10–11	10–11	9–12
	ТР	7	7	7	7	7–10
<i>Acer mandshuricum</i> Maxim. – клен маньчжурский	У	–	–	–	64–73	60–73
	АБ	–	–	–	10–13	8–13
	ТР	–	–	–	8–9	8–10
<i>Acer ginnala</i> Maxim. – клен приречный	У	–	72	70–72	70–72	69–72
	АБ	–	11	11–12	11–12	11–13
	ТР	–	8	8	8	8
<i>Acer mono</i> Maxim. – клен мелколистный	У	–	58–66	58–72	58–72	58–72
	АБ	–	6–11	6–11	6–11	6–11
	ТР	–	7–10	7–10	7–10	7–10
<i>Acer pseudosieboldianum</i> (Pax) Kom. – клен ложнозибольдов	У	–	58–59	58–66	58–66	58–70
	АБ	–	6–7	6–11	6–11	6–12
	ТР	–	10	7–10	7–10	7–10
<i>Acer tegmentosum</i> Maxim. – клен зеленокорый	У	–	–	–	58–64	58–68
	АБ	–	–	–	6–13	6–13
	ТР	–	–	–	9–10	7–10
<i>Acer ukurinduense</i> Trautv. et Mey. клен желтый	У	–	–	–	66–67	64–67
	АБ	–	–	–	10–11	10–13
	ТР	–	–	–	7	7–9
<i>Alnus hirsuta</i> (Spach)	У	–	–	73	73	70–73
Fisch. ex Rupr. – ольха опущенная	АБ	–	–	10	10	10–12
	ТР	–	–	8	8	8

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Betula costata</i> Trautv. – береза желтая	У АБ ТР	— — —	— — —	66 11 7	62–68 11 7–9	61–71 9–12 7–10
<i>Betula platyphylla</i> Sukacz. – береза плосколистная	У АБ ТР	— — —	— — —	72 11 8	72–73 10–11 8	70–73 10–12 8
<i>Carpinus cordata</i> Blume – граб сердцелистный	У АБ ТР	64 13 9	62–66 11–13 7–9	62–68 11–13 7–9	62–68 11–13 7–9	60–69 8–13 7–10
<i>Padus maximowiczii</i> (Rupr.) Sokolov – вишня Максимовича	У АБ ТР	— — —	— — —	— — —	64–67 10–13 7–9	62–67 10–13 7–9
<i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr. – ясень маньчжурский	У АБ ТР	73 10 8	70–73 10–12 8	70–73 10–12 8	61–73 9–12 8–10	60–73 8–12 8–10
<i>Fraxinus rhynchophylla</i> Hance – ясень носолистный	У АБ ТР	— — —	— — —	60 8 10	59–60 7–8 10	59–61 7–9 10
<i>Juglans mandshurica</i> Maxim. – орех маньчжурский	У АБ ТР	— — —	— — —	72 11 8	58–72 6–11 8–10	58–72 6–11 8–10
<i>Kalopanax septemlobus</i> (Thunb.) Koidz. – калопанакс семилопастной	У АБ ТР	— — —	— — —	— — —	— — —	58–62 6–11 9–10
<i>Ligustrina amurensis</i> Rupr. – трескун амурский	У АБ ТР	— — —	— — —	65–73 10–13 8–9	64–73 10–13 8–9	64–73 10–13 8–9
<i>Maackia amurensis</i> Rupr. et Maxim. – маакия амурская	У АБ ТР	— — —	— — —	— — —	58–73 6–10 8–10	58–73 6–10 8–10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Micromelis alnifolia</i> (Siebold et Zucc.) Koehne – мелкоплодник ольхолистный	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	64 13 9	58–66 6–13 7–10
<i>Padus avium</i> Mill. – черемуха обыкновенная	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	72 11 8	72–73 10–11 8
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr. – бархат амурский	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	70 12 8	67–70 10–12 7–8
<i>Picea ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. – ель яянская	У АБ TP	67 10 7	66–67 10–11 7	66–69 10–12 7–8	66–70 10–13 7–8	62–71 10–13 7–9
<i>Pinus koraiensis</i> Siebold et Zucc. – сосна корейская	У АБ TP	59–66 7–13 9–10	58–66 6–13 7–10	58–68 6–13 7–10	58–72 6–13 7–10	58–72 6–13 7–10
<i>Populus koreana</i> Rehder – тополь корейский	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	70–72 11–12 8	69–72 12–13 8
<i>Populus tremula</i> L. – осина	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	— — —	58–73 6–10 8–10
<i>Pyrus ussuriensis</i> Maxim. – груша уссурийская	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	72–73 10–11 8	59–73 7–11 8–10
<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb. – дуб монгольский	У АБ TP	58–60 6–8 10	58–62 6–11 9–10	58–62 6–11 9–10	58–62 6–11 9–10	58–65 6–12 9–10
<i>Tilia amurensis</i> Rupr. – липа амурская	У АБ TP	— — —	66 11 8	66–72 11 8	58–72 6–11 8–10	58–72 6–11 8–10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Tilia taquetii</i> C. K. Schneid. – липа Таке	У	—	—	62–67	59–68	59–68
	АБ	—	—	10–11	7–11	7–11
	TP	—	—	7–9	7–10	7–10
<i>Ulmus japonica</i> (Rehd.) Sarg. – ильм японский	У	—	72	72	66–73	58–73
	АБ	—	11	11	10–11	6–11
	TP	—	8	8	7–8	7–10
<i>Ulmus laciniata</i> (Trautv.) Mayr – ильм лопастной	У	—	—	—	64–67	61–72
	АБ	—	—	—	10–13	9–13
	TP	—	—	—	7–9	7–10
Кустарники и деревянистые лианы						
<i>Acer barbinerve</i> Maxim. – клен бородчаторжилковый	У	—	60	60–70	58–72	58–72
	АБ	—	8	8–12	6–12	6–12
	TP	—	10	8–10	8–10	8–10
<i>Actinidia arguta</i> (Sieb. et Zucc.) Planch. ex Miq. – актинидия острая	У	—	—	—	58–67	58–68
	АБ	—	—	—	6–10	6–11
	TP	—	—	—	7–10	7–10
<i>Actinidia kolomikta</i> (Maxim.) Maxim. – актинидия коломикта	У	—	64–65	62–68	58–71	58–72
	АБ	—	13	13	6–13	6–13
	TP	—	9	7–9	7–10	7–10
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem. – аралия высокая	У	—	—	—	60	60
	АБ	—	—	—	8	8
	TP	—	—	—	10	10
<i>Berberis amurensis</i> Rupr. – барбарис амурский	У	—	—	—	67	64–67
	АБ	—	—	—	10	10
	TP	—	—	—	7	7
<i>Corylus heterophylla</i> Fisch. ex Trautv. – лещина разнолистная	У	—	—	—	58–62	58–62
	АБ	—	—	—	6–11	6–11
	TP	—	—	—	10	10
<i>Corylus mandshurica</i> Maxim. лещина маньчжурская	У	—	64–70	60–72	58–72	58–72
	АБ	—	11–12	8–12	6–12	6–12
	TP	—	8	8–10	8–10	8–10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Deutzia amurensis</i> (Regel)	У	—	—	—	65	65
Airy-Shaw —	АБ	—	—	—	13	13
дэцдия амурская	ТР	—	—	—	9	9
<i>Deutzia glabrata</i> Kom. —	У	—	58–66	58–66	58–66	58–66
дэцдия гладкая	АБ	—	6–11	6–11	6–11	6–11
	ТР	—	10	10	7–10	7–10
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	ТР	8	8–9	8–10	8–10	8–10
(Rupr. et Maxim.) Maxim. —	У	64–72	64–72	60–72	58–72	58–72
свободноягодник колючий	АБ	11–13	11–13	8–13	6–13	6–13
<i>Eleutherococcus sessiliflorus</i>	У	—	—	—	72	72
(Rupr. et Maxim.) S.Y. Hu. —	АБ	—	—	—	11	11
свободноягодник сидячецветко- вый	ТР	—	—	—	8	8
<i>Euonymus macroptera</i> Rupr. —	У	—	—	—	66–67	64–67
бересклет большекрылый	АБ	—	—	—	10–11	10–13
	ТР	—	—	—	7	7–9
<i>Euonymus paniciflora</i> Maxim. —	У	—	—	—	58–71	58–71
бересклет малоцветковый	АБ	—	—	—	6–12	6–12
	ТР	—	—	—	8–10	8–10
<i>Euonymus sacrosancta</i> Koidz. —	У	—	—	—	59–69	59–70
бересклет священный	АБ	—	—	—	7–13	7–13
	ТР	—	—	—	8–10	8–10
<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz. —	У	—	—	—	59	59
леспедеца двуцветная	АБ	—	—	—	7	7
	ТР	—	—	—	10	10
<i>Lonicera chrysanthra</i> Turcz. —	У	—	—	64–69	58–69	58–72
ex Ledeb. —	АБ	—	—	13	6–13	6–13
жимолость золотистоцветковая	ТР	—	—	8–9	8–10	8–10
<i>Lonicera edulis</i> Turcz. ex	У	—	—	73	73	73
Freyн —	АБ	—	—	10	10	10
жимолость съедобная	ТР	—	—	8	8	8

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Lonicera maackii</i> (Rupr.) Herd. – жимолость Маака	У	—	—	70–72	70–72	69–72
	АБ	—	—	11–12	11–12	11–13
	TP	—	—	8	8	8
<i>Lonicera maximowiczii</i> (Rupr.) Regel – жимолость Максимовича	У	—	—	—	61–67	61–67
	АБ	—	—	—	9–10	9–10
	TP	—	—	—	7–10	7–10
<i>Lonicera praeflorens</i> Batal. – жимолость раннецветущая	У	—	—	—	58–62	58–62
	АБ	—	—	—	6–11	6–11
	TP	—	—	—	9–10	9–10
<i>Philadelphus tenuifolius</i> Rupr. et Maxim. – чубушник тонколистный	У	—	58–71	58–72	58–72	58–72
	АБ	—	6–12	6–12	6–12	6–12
	TP	—	8–10	8–10	8–10	8–10
<i>Ribes mandshuricum</i> (Maxim.) Kom. – смородина маньчжурская	У	—	—	65	58–72	58–72
	АБ	—	—	13	6–13	6–13
	TP	—	—	9	8–10	8–10
<i>Ribes maximoviczianum</i> Kom. – Смородина Максимовича	—	—	—	—	58–72	58–72
	—	—	—	—	6–11	6–11
	—	—	—	—	8–10	8–10
<i>Rhododendron mucronulatum</i> Turcz. – рододендрон остроконечный	У	—	58	58	58	58
	АБ	—	6	6	6	6
	TP	—	10	10	10	10
<i>Rosa gracilipes</i> Chrshan. – шиповник тонконожковый	У	—	—	—	58	58
	АБ	—	—	—	6	6
	TP	—	—	—	10	10
<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge – малина боярышниколистная	У	—	—	—	60	59–60
	АБ	—	—	—	8	7–8
	TP	—	—	—	10	10
<i>Schisandra chinensis</i> (Turcz.) Baill. – лимонник китайский	У	—	—	58–71	58–72	58–73
	АБ	—	—	6–12	6–12	6–12
	TP	—	—	8–10	8–10	8–10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	s	n	p	s
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br. – рябинник рябинолистный	У	—	73	69–73	69–73	60–73
	АБ	—	10	10–13	10–13	10–13
	ТР	—	10	9–10	8–10	8–10
<i>Spiraea flexuosa</i> Fisch. ex Cambess.	У	—	—	—	64	64
таволга извилистая	АБ	—	—	—	13	13
	ТР	—	—	—	9	9
<i>Spiraea salicifolia</i> L. таволга иволистная	У	73	73	73	73	73
	АБ	10	10	10	10	10
	ТР	8	8	8	8	8
<i>Syringa wolfii</i> C.K. Schneid. – сирень Вольфа	У	—	—	—	67	67–68
	АБ	—	—	—	10	9–10
	ТР	—	—	—	7	7
<i>Viburnum burejaeticum</i> Regel et Herd.	У	—	—	—	60–72	59–73
калина бурейская .	АБ	—	—	—	8–11	7–11
	ТР	—	—	—	8–10	8–10
<i>Viburnum sargentii</i> Koehne – калина Саржента	У	—	—	—	60–70	60–72
	АБ	—	—	—	8–12	8–12
	ТР	—	—	—	8–10	8–10
<i>Vitis amurensis</i> Rupr. – виноград амурский	У	—	—	60–72	58–72	58–72
	АБ	—	—	8–11	6–11	6–11
	ТР	—	—	8–10	8–10	8–10
Травы						
<i>Aconitum axilliflorum</i>	У	—	—	—	70	70
Worosch. – воронец пазушноцветковый	АБ	—	—	—	12	12
	ТР	—	—	—	8	8
<i>Aconitum sczukinii</i> Turcz. – воронец Щукина	У	—	—	—	59–72	58–72
	АБ	—	—	—	7–11	7–11
	ТР	—	—	—	8–10	8–10
<i>Actaea acuminata</i> Wall. ex Royle – Воронец заостренный	У	—	—	—	62–64	62–66
	АБ	—	—	—	11–13	11–13
	ТР	—	—	—	7–9	7–9

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Adiantum pedatum</i> L. – адиантум стоповидный	У	—	—	65–72	60–72	60–72
	АБ	—	—	11–13	8–13	8–13
	ТР	—	—	8–9	8–10	8–10
<i>Adoxa moschatellina</i> L. – адокса мускусная	У	—	—	—	67–72	67–72
	АБ	—	—	—	10–11	10–11
	ТР	—	—	—	7–8	7–8
<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb. – сныть альпийская	У	—	72	65–72	60–72	60–72
	АБ	—	11	11–13	8–13	8–13
	ТР	—	8	8–9	8–10	8–10
<i>Anemoneoides amurensis</i> (Korsh.) Holub – ветровочник амурский	У	—	—	—	—	60
	АБ	—	—	—	—	8
	ТР	—	—	—	—	10
<i>Anemoneoides reflexa</i> (Steph.) Holub – ветровочник отогнутый	У	—	—	—	60	60
	АБ	—	—	—	9	9
	ТР	—	—	—	10	10
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. – купырь лесной	У	—	—	—	64–70	64–70
	АБ	—	—	—	12–13	12–13
	ТР	—	—	—	8–9	8–9
<i>Arisaema amurense</i> Maxim. – аризема амурская	У	—	—	72	64–72	64–73
	АБ	—	—	11	10–13	10–13
	ТР	—	—	8	8–9	8–9
<i>Artemisia keiskeana</i> Miq. – полынь Кейзке	У	—	59	59	59–60	59–60
	АБ	—	7	7	7–8	7–8
	ТР	—	10	10	10–11	10–11
<i>Aruncus dioicus</i> (Malt.) Fern. – волжанка двудомная	У	—	65	65	60–71	60–71
	АБ	—	13	13	8–13	8–13
	ТР	—	9	9	8–10	8–10
<i>Asarum sieboldii</i> Miq. – копытень Зибольда	У	—	—	—	61–66	59–66
	АБ	—	—	—	9–11	7–11
	ТР	—	—	—	7–10	7–10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	s	n	p	s
<i>Athyrium sinense</i> Rupr. – кочедыжник китайский	У	—	69	67–72	59–73	59–73
	АБ	—	10	10–11	7–11	7–11
	ТР	—	8	7–8	7–10	7–10
<i>Bupleurum longiradiatum</i> Turcz. – володушка длиннолучевая	У	—	—	59	58–60	58–61
	АБ	—	—	7	6–8	6–9
	ТР	—	—	10	10	10
<i>Cacalia auriculata</i> DC. – недоспелка ушастая	У	—	—	64	64–72	64–72
	АБ	—	—	13	11–13	11–13
	ТР	—	—	9	8–9	8–9
<i>Cacalia hastata</i> L. – недоспелка копьевидная	У	—	—	—	60–72	60–72
	АБ	—	—	—	8–11	8–11
	ТР	—	—	—	—	—
<i>Calamagrostis brachytricha</i> Steud. – вейник коротковолосистый	У	—	—	—	58	58
	АБ	—	—	—	6	6
	ТР	—	—	—	10	10
<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin. – вейник Лангсдорфа	У	—	—	—	73	73
	АБ	—	—	—	10	10
	ТР	—	—	—	8	8
<i>Caltha silvestris</i> Worosch. – калужница лесная	У	—	—	—	73	73
	АБ	—	—	—	10	10
	ТР	—	—	—	8	8
<i>Campanula punctata</i> Lam. – колокольчик точечный	У	—	—	—	58–72	58–72
	АБ	—	—	—	6–11	6–11
	ТР	—	—	—	8–10	8–10
<i>Cardamine leucantha</i> (Tausch) Schulz – сердечник белоцветковый	У	—	—	60–70	60–71	60–71
	АБ	—	—	8–12	8–12	8–12
	ТР	—	—	8–10	8–10	8–10
<i>Carex appendiculata</i> (Trautv. et Mey.) Kük. – осока придатковая	У	—	—	—	70	70
	АБ	—	—	—	12	12
	ТР	—	—	—	8	8
<i>Carex arnellii</i> Christ – осока Арнелли	У	—	72	72	72	72
	АБ	—	11	11	11	11
	ТР	—	8	8	8	8

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Carex campylorhina</i> V. Krecz. – осока кривоносая	У	–	64–72	60–72	60–72	60–72
	АБ	–	11–13	8–13	8–13	8–13
	TP	–	8–9	8–10	8–10	8–10
<i>Carex dispalata</i> Boott – осока расходящаяся	У	70–73	70–73	70–73	70–73	70–73
	АБ	10–12	10–12	10–12	10–12	10–12
	TP	8	8	8	8	8
<i>Carex nanella</i> Ohwi – осока низенькая	У	58–59	58–59	58–59	58–59	58–59
	АБ	6–7	6–7	6–7	6–7	6–7
	TP	10	10	10	10	10
<i>Carex pallida</i> C. A. Mey. – осока бледная	У	–	–	70	66–70	66–70
	АБ	–	–	12	11–12	11–12
	TP	–	–	8	7–8	7–8
<i>Carex pseudosabyensis</i> (Egor.) A. E. Kozhevnikov – осока ложношабинская	У	–	59–60	58–60	58–60	58–60
	АБ	–	7–8	6–8	6–8	6–8
	TP	–	10	10	10	10
<i>Carex quadriflora</i> (Kük.) Ohwi – осока четырехцветковая	У	–	–	64	64–72	59–72
	АБ	–	–	13	11–13	7–13
	TP	–	–	9	8–9	8–10
<i>Carex reventa</i> V. Krecz. – осока возвратившаяся	У	–	59–61	59–65	59–68	59–68
	АБ	–	7–9	7–13	7–13	7–13
	TP	–	10	9–10	7–10	7–10
<i>Carex siderosticta</i> Hance – осока ржавопятнистая	У	–	–	59–67	59–72	59–72
	АБ	–	–	7–10	7–11	7–11
	TP	–	–	7–10	7–10	7–10
<i>Carex ussuriensis</i> Kom. – осока уссурийская	У	–	–	58–68	58–72	58–72
	АБ	–	–	6–11	6–11	6–11
	TP	–	–	7–10	7–10	7–10
<i>Carex xyprium</i> Kom. – осока мечевидная	У	67	66–67	66–67	66–67	66–67
	АБ	10	10–11	10–11	10–11	10–11
	TP	7	7	7	7	7

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Caulophyllum robustum</i>	У	—	—	—	66	65–66
Maxim. –	АБ	—	—	—	11	11–13
стеблелист мощный	TP	—	—	—	7	7–9
<i>Chelidonium asiaticum</i>	У	—	—	—	—	59–64
(Hara) Krachulkova –	АБ	—	—	—	—	8–13
чистотел азиатский	TP	—	—	—	—	9–10
<i>Chimaphila japonica</i> Miq. –	У	—	—	—	—	59–64
зимолюбка японская	АБ	—	—	—	—	7–9
	TP	—	—	—	—	8–10
<i>Chloranthus japonicus</i>	У	—	—	—	62	62–64
Siebold –	АБ	—	—	—	11	11–13
хлорант японский	TP	—	—	—	9	9–10
<i>Chrysosplenium flagelliferum</i>	У	—	—	—	70	70–72
Fr. Schmidt –	АБ	—	—	—	12	10–12
селезеночник усатый	TP	—	—	—	8	8
<i>Chrysosplenium pilosum</i>	У	—	—	—	70–73	70–73
Maxim. –	АБ	—	—	—	10–12	10–12
селезеночник волосистый	TP	—	—	—	8	8
<i>Cinna latifolia</i> (Trev.) Griseb. –	У	—	—	—	60–70	59–70
цинна широколистная	АБ	—	—	—	8–12	7–12
	TP	—	—	—	8–10	8–10
<i>Circaeа alpina</i> L. –	У	—	—	—	61–71	61–71
двупестник альпийский	АБ	—	—	—	9–12	9–12
	TP	—	—	—	8–10	8–10
<i>Convallaria keiskei</i> Miq. –	У	—	—	—	58–70	58–72
ландыш Кейзке	АБ	—	—	—	6–11	6–11
	TP	—	—	—	8–10	8–10
<i>Cypripedium calceolus</i> L. –	У	—	—	59	59–60	59–60
башмачок настоящий	АБ	—	—	7	7–8	7–8
	TP	—	—	10	10	10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Dioscorea nipponica</i> Makino – диоскорея японская	У	—	—	—	—	60–70
	АБ	—	—	—	—	8–12
	TP	—	—	—	—	8–10
<i>Disporum viridescens</i> (Maxim.) Nakai – диспорум зеленоющий	У	—	—	—	66	66
<i>Neesia scabra</i> (Thunb.) Nees – деллингерия шершавая	АБ	—	—	—	11	11
	TP	—	—	—	7	7
<i>Doellingeria scabra</i> (Thunb.)	У	—	—	—	59–60	59–60
Nees – деллингерия шершавая	АБ	—	—	—	7–8	7–8
	TP	—	—	—	10	10
<i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai – щитовник корневищный	У	66	64–69	60–72	60–72	60–72
Щитовник корневищный	АБ	11	11–13	8–13	8–13	8–13
	TP	7	7–9	7–10	7–10	7–10
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fras.–Jenk. et Jeremy – щитовник расширенный	У	—	67	67	66–67	66–67
Щитовник расширенный	АБ	—	10	10	10–11	10–11
	TP	—	7	7	7	7
<i>Dryopteris goeringiana</i> (G. Kunze) Koidz. – щитовник Геринга	У	—	—	69–72	64–72	64–72
Щитовник Геринга	АБ	—	—	11–13	11–13	11–13
	TP	—	—	8	8–9	8–9
<i>Enemion raddeanum</i> Regel – энемион Радде	У	—	—	—	70	70
	АБ	—	—	—	11	11
	TP	—	—	—	8	8
<i>Equisetum hyemale</i> L. – хвощ зимующий	У	72	72	70–72	69–72	69–72
	АБ	11	11	11–12	11–13	11–13
	TP	8	8	8	8	8
<i>Equisetum sylvaticum</i> L. – хвощ лесной	У	—	73	73	73	73
	АБ	—	10	10	10	10
	TP	—	8	8	8	8
<i>Festuca extremiorientalis</i> Ohwi – овсяница дальневосточная	У	—	—	—	70	70
	АБ	—	—	—	12	12
	TP	—	—	—	8	8

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Filipendula glaberrima</i> Nakai – лабазник корейский	У	—	73	73	62–73	62–73
	АБ	—	10	10	10–11	10–11
	ТР	—	8	8	8–9	8–9
<i>Filipendula palmata</i> (Pall.) Maxim. – лабазник дланевидный	У	—	70	70–71	61–71	61–71
	АБ	—	12	12	9–12	9–12
	ТР	—	8	8	8–10	8–10
<i>Fragaria orientalis</i> Losinsk. земляника восточная	У	—	—	59	58–60	58–60
	АБ	—	—	7	6–8	6–8
	ТР	—	—	11	10–11	10–11
<i>Galium davuricum</i> Turcz. ex Ledeb. – подмареник даурский	У	—	—	61–73	58–73	58–73
	АБ	—	—	9–10	9–10	6–10
	ТР	—	—	8–10	8–10	8–10
<i>Galium paradoxum</i> Maxim. подмареник удивительный	У	—	—	—	—	64
	АБ	—	—	—	—	12
	ТР	—	—	—	—	9
<i>Geranium maximowiczii</i> Regel et Maack – герань Максимовича	У	—	—	—	60	59–60
	АБ	—	—	—	8	7–8
	ТР	—	—	—	10	10
<i>Girardinia septentrionalis</i> Grudz. – жиарддиния северная	У	—	—	—	58	58
	АБ	—	—	—	6	6
	ТР	—	—	—	10	10
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm. – голокучник щитовниковый	У	—	—	64	64	64
	АБ	—	—	13	13	13
	ТР	—	—	9	9	9
<i>Huperzia serrata</i> (Thunb.) Rothm. – Баранец пильчатый	У	—	—	—	66	66–67
	АБ	—	—	—	11	10–11
	ТР	—	—	—	7	7
<i>Hypeomecon vernalis</i> Maxim. лесной мак весенний	У	—	64–65	64–72	60–72	59–72
	АБ	—	13	11–13	8–13	7–13
	ТР	—	9	8–9	8–10	8–10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Impatiens noli-tangere</i> L. – недотрога обыкновенная	У	—	—	70	60–72	60–72
	АБ	—	—	12	8–12	8–12
	TP	—	—	8	8–10	8–10
<i>Iris uniflora</i> Pall.ex Link – касатик одноквётковый	У	—	—	—	58–59	58–59
	АБ	—	—	—	6–7	6–7
	TP	—	—	—	10	10
<i>Kitagawia terebinthacea</i> (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen. – китагавия терпентиновая	У	—	—	—	58	58
	АБ	—	—	—	6	6
	TP	—	—	—	10	10
<i>Lamium barbatum</i> Siebold ex Zucc. – яснотка бородатая	У	—	—	64	60–71	60–71
	АБ	—	—	13	8–13	8–13
	TP	—	—	9	8–10	8–10
<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Spreng. – чина низкая	У	—	—	59	58–61	58–61
	АБ	—	—	7	6–9	6–9
	TP	—	—	10	10	10
<i>Lathyrus komarovii</i> Ohwi – чина Комарова	У	—	—	—	59–60	59–60
	АБ	—	—	—	7–8	7–8
	TP	—	—	—	10	10
<i>Leptorhynchra amurensis</i> (Christ) Tzvel. – лепторумора амурская	У	67	67	67	66–67	66–67
	АБ	10	10	10	10	10
	TP	7	7	7	7	7
<i>Lilium distichum</i> Nakai – лилия двурядная	У	—	—	—	62–69	62–69
	АБ	—	—	—	11–13	11–13
	TP	—	—	—	8–9	8–9
<i>Lunathyrium pycnosorum</i> (Christ) Koidz. – лунокучник густосорусовый	У	—	—	70	62–71	62–71
	АБ	—	—	12	11–12	11–12
	TP	—	—	8	8–9	8–10
<i>Lycopodium annotinum</i> L. – плаун годичный	У	—	—	—	—	67
	АБ	—	—	—	—	12
	TP	—	—	—	—	10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt – майник двулистный	У	—	64	62–67	60–71	60–71
	АБ	—	13	10–13	8–13	8–13
	TP	—	9	7–9	7–10	7–10
<i>Maianthemum dilatatum</i> (Wood) Nels. et Macbr. – майник широколистный	У	—	—	67	60–68	60–68
	АБ	—	—	10	8–11	8–11
	TP	—	—	7	7–10	7–10
<i>Maianthemum intermedium</i> Worosch. – майник средний	У	—	—	—	60	60
	АБ	—	—	—	8	8
	TP	—	—	—	10	10
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro – страусник обыкновенный	У	72	72	70–72	70–72	70–72
	АБ	11	11	11–12	11–12	11–12
	TP	8	8	8	8	8
<i>Mitella nuda</i> L. – митела голая	У	—	—	64–71	58–71	58–71
	АБ	—	—	12–13	6–13	6–13
	TP	—	—	8–9	8–10	8–10
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl – мерингия бокоцветная	У	—	—	59	58–59	58–59
	АБ	—	—	7	6–7	6–7
	TP	—	—	10	10	10
<i>Neomolinia mandshurica</i> (Maxim.) Honda – неомолния маньчжурская	У	—	—	71–72	59–73	59–73
	АБ	—	—	11–12	7–12	7–12
	TP	—	—	8	8–10	8–10
<i>Osmundastrum asiaticum</i> (Fern.) Tagawa – чистоусник азиатский	У	—	—	69	67–73	67–73
	АБ	—	—	13	10–13	10–13
	TP	—	—	8	7–8	7–8
<i>Oxalis acetosella</i> L. – кислица обыкновенная		64	64–71	60–72	58–72	58–72
		12–13	12–13	8–13	6–13	6–13
		9	8–9	8–10	8–10	8–10
<i>Paris hexaphylla</i> Cham. – вороний глаз шестилистный	У	—	—	—	62–73	62–73
	АБ	—	—	—	10–11	10–11
	TP	—	—	—	8–9	8–9

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt. –	У	—	—	67	66–67	66–67
буковник обыкновенный	АБ	—	—	10	10–11	10–11
	TP	—	—	7	7	7
<i>Phryma leptostachya</i> L. –	У	—	64	59–71	59–72	59–72
фrimа тонкокистевая	АБ	—	13	7–13	7–13	7–13
	TP	—	9	8–10	8–10	8–10
<i>Plagiorhegma dubia</i> Maxim. –	У	—	—	60–61	58–70	58–70
косяплодник сомнительный	АБ	—	—	8–9	6–12	6–12
	TP	—	—	10	8–10	8–10
<i>Poa skvortzovii</i> Probat. –	У	—	—	—	59	59
мятлик Сквортзова	АБ	—	—	—	7	7
	TP	—	—	—	10	10
<i>Polemonium laxiflorum</i> (Regel) Kitam. –	У	—	—	—	60–73	60–73
синюха рыхлоцветковая	АБ	—	—	—	8–10	8–10
	TP	—	—	—	8–10	8–10
<i>Polygonatum involucratum</i> (Franch. et Savat.) Maxim. –	У	—	—	—	60–64	60–64
купена обертковая	АБ	—	—	—	8–13	8–13
	TP	—	—	—	9–10	9–10
<i>Polypodium sibiricum</i> Sipl. –	У	—	—	—	58–60	58–60
многоножка сибирская	АБ	—	—	—	6–8	6–8
	TP	—	—	—	10	10
<i>Polystichum subtripteron</i> Tzvel. –	У	—	—	—	64–68	64–68
многорядник трехраздельный	АБ	—	—	—	11–13	11–13
	TP	—	—	—	7–9	7–9
<i>Potentilla fragarioides</i> L. –	У	—	59	59	58–59	58–59
лапчатка земляниковидная	АБ	—	7	7	6–7	6–7
	TP	—	10	10	10	10
<i>Prenanthes tatarinowii</i> Maxim. –	У	—	—	64–70	60–72	60–72
косогорник Татаринова	АБ	—	—	12–13	8–13	8–13
	TP	—	—	8–9	8–10	8–10

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Pseudocystopteris spinulosa</i> (Maxim.) Ching – ложнопузырник игольчатый	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	67 10 7	67 10 7
<i>Pseudostellaria sylvatica</i> (Maxim.) Pax – звездчаточка лесная	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	59–67 7–10 7–10	59–67 7–10 7–10
<i>Pyrola japonica</i> Klenze ex Alef. – грушанка японская	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	58–60 6–7 10	58–60 6–8 10
<i>Pyrola renifolia</i> Maxim. – грушанка почколистная	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	59–60 6–8 10	59–60 6–8 10
<i>Rabdosia excisa</i> (Maxim.) Hara – прутьевик вырезанный	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	69–71 12–13 8	60–71 8–13 8–10
<i>Rubia chinensis</i> Regel et Maack – марена китайская	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	60–72 8–11 8–10	60–72 8–11 8–10
<i>Rubia cordifolia</i> L. – марена сердцелистная	У АБ TP	— — —	— — —	64 13 9	60–72 8–13 8–10	60–72 8–13 8–10
<i>Sanicula chinensis</i> Bunge – подлесник китайский	У АБ TP	— — —	— — —	72 11 8	60–72 8–11 8–10	60–72 8–11 8–10
<i>Sanicula rubriflora</i> Fr. Schmidt ex Maxim. – подлесник красноцветковый	У АБ TP	— — —	— — —	72 11 8	60–72 8–11 8–10	60–72 8–11 8–10
<i>Saussurea subtriangularis</i> Kom. – соссюрея треугольниквидная	У АБ TP	— — —	— — —	— — —	64–66 11–13 7–9	64–68 11–13 7–9

Продолжение табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Scutellaria ussuriensis</i> (Regel) Kudo –	У	—	64	64–70	59–71	59–71
шлемник уссурийский	АБ	—	13	12–13	7–13	7–13
	TP	—	9	8–9	8–10	8–10
<i>Smilacina hirta</i> Maxim. –	У	—	—	—	60–64	60–64
смилацина волосистая	АБ	—	—	—	8–13	8–13
	TP	—	—	—	9–10	9–10
<i>Solidago pacifica</i> Juz. –	У	—	—	—	70	67–70
золотарник тихоокеанский	АБ	—	—	—	12	10–12
	TP	—	—	—	8	7–8
<i>Thalictrum filamentosum</i> Maxim. –	У	64	64–67	62–71	58–71	58–71
vasiliстник тычинковый	АБ	13	10–13	10–13	6–13	6–13
	TP	9	7–9	7–9	7–10	7–10
<i>Thalictrum tuberiferum</i> Maxim. –	У	—	—	66	66	66
vasiliстник клубненосный	АБ	—	—	11	11	11
	TP	—	—	7	7	7
<i>Trigonotis radicans</i> (Turcz.) Stev. –	У	—	72	67–72	59–72	59–72
тригонотис укореняющийся	АБ	—	11	10–11	7–11	7–11
	TP	—	8	7–8	7–10	7–10
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. –	У	—	73	73	73	73
трищетинник сибирский	АБ	—	10	10	10	10
	TP	—	8	8	8	8
<i>Urtica angustifolia</i> Fisch. ex Hornem. –	У	—	—	—	60–73	60–73
крапива узколистная	АБ	—	—	—	8–10	8–10
	TP	—	—	—	8–10	8–10
<i>Urtica laetevirens</i> Maxim. –	У	—	—	—	60–72	60–72
крапива светло–зеленая	АБ	—	—	—	8–11	8–11
	TP	—	—	—	8–10	8–10
<i>Valeriana alternifolia</i> Ledeb. –	У	—	—	—	60	60
валериана очереднолистная	АБ	—	—	—	8	8
	TP	—	—	—	10	10

Окончание табл. 3

Название растения	Градиент	Проективное обилие				
		>8% массовое	2,5–8% обиль- ное	0,2–2,5% умерен- ное	0,1–0,2% малое	<0,1% единич- ное
		m	c	n	p	s
<i>Valeriana fauriei</i> Briq. – валериана Фори	У	—	—	—	66–70	66–70
	АБ	—	—	—	11–12	11–12
	ТР	—	—	—	7–8	7–8
<i>Veratrum dolichopetalum</i> Loes. fil. – чемерица длиннолепестковая	У	—	—	—	73	73
	АБ	—	—	—	10	10
	ТР	—	—	—	8	8
<i>Vicia ramuliflora</i> (Maxim.) Ohwi – горошек разветвленный	У	—	—	59	59–62	59–62
	АБ	—	—	7	7–11	7–11
	ТР	—	—	10	9–10	9–10
<i>Vincetoxicum acuminatum</i> Decne. – ластовень заостренный	У	—	—	59	59	59
	АБ	—	—	7	7	7
	ТР	—	—	10	10	10
<i>Viola acuminata</i> Ledeb. – фиалка приостренная	У	—	—	—	60–70	60–70
	АБ	—	—	—	8–12	8–12
	ТР	—	—	—	8–10	8–10
<i>Viola collina</i> Bess. – фиалка холмовая	У	—	—	—	—	60–64
	АБ	—	—	—	—	9–10
	ТР	—	—	—	—	8–10
<i>Viola orientalis</i> (Maxim.) W. Beck. – фиалка восточная	У	—	—	59	59–60	59–60
	АБ	—	—	7	7–8	7–8
	ТР	—	—	10	10	10
<i>Viola sachalinensis</i> Boissieu – фиалка сахалинская	У	—	—	—	58–60	58–60
	АБ	—	—	—	6–8	6–8
	ТР	—	—	—	10	10
<i>Viola selkirkii</i> Pursh. ex Goldie – фиалка Селькирка	У	—	—	64–67	58–70	58–70
	АБ	—	—	10–13	6–13	6–13
	ТР	—	—	7–9	7–10	7–10
<i>Waldsteinia ternata</i> (Steph.) Fritsch – вальдштейния тройчатая	У	62	62–72	62–72	62–72	62–72
	АБ	11	11	11	11	11
	ТР	9	8–9	8–9	8–9	8–9

Примечание. Прочерк означает, что подобное проективное обилие не отмечалось вообще.

Наглядное представление о взаимосвязи разных уровней активности жизнедеятельности растений и определенных режимов рассматриваемых экологических факторов может дать плоскостное изображение их зависимостей в системе двух координат у четырех широко распространенных в Уссурийском заповеднике древесных видов. По оси ординат представлены разные категории проективного обилия, а по оси абсцисс – ступени увлажнения (рис. 1), активного богатства почв (рис. 2) и температурного режима (рис. 3).

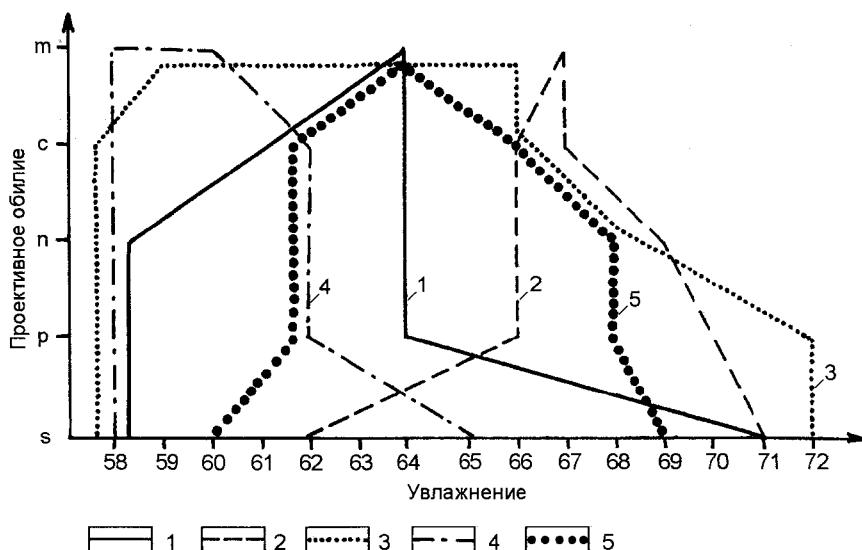


Рис. 1. Изменение показателей проективного обилия у пихты цельнолистной (1), ели аянской (2), сосны корейской (3), дуба монгольского (4), граба сердцелистного (5) в зависимости от степени увлажнения местообитаний

Как следует из приведенных кривых, наиболее широкая амплитуда толерантности на шкалах всех рассматриваемых экологических факторов отмечается у сосны корейской (*Pinus koraiensis*). Для нее на территории Уссурийского заповедника характерна также и наибольшая широта экологического оптимума по всем факторам. У популяции дуба монгольского (*Quercus mongolica*) зона оптимума по фактору увлажнения находится в мезоксерофитных местообитаниях, по температурному режиму – в термо-неморальных и эунеморальных экотопах, а по активному богатству почв – от олиготрофных до мезоолиготрофных. Оптимумы у пихты цельнолистной (*Abies holophylla*) находятся в мезофитных, мезомегатрофных и эуно-

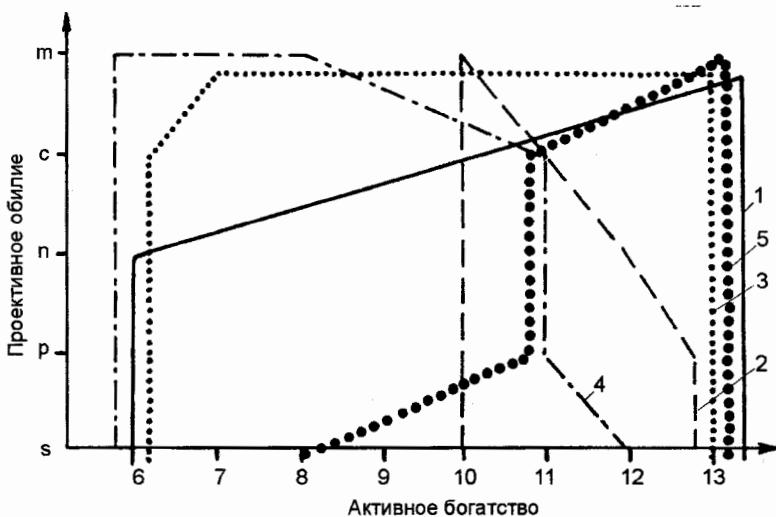


Рис. 2. Изменение показателей проективного обилия у пихты цельнолистной (1), ели аянской (2), сосны корейской (3), дуба монгольского (4), граба сердцелистного (5) в зависимости от фактора активного богатства почв. Усл. обозначения см. рис. 1

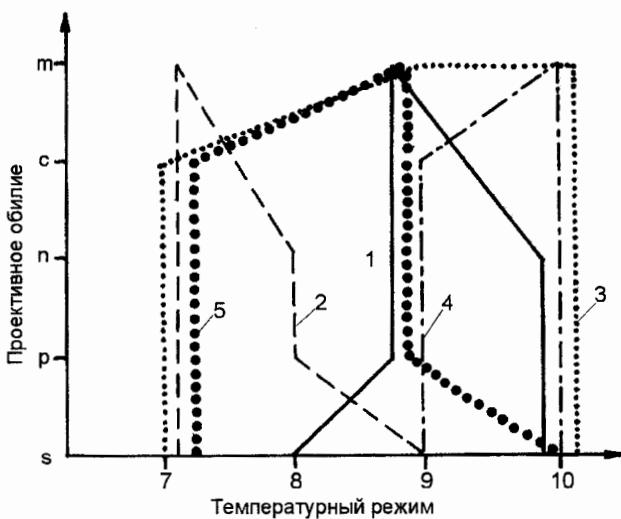


Рис. 3. Изменение показателей проективного обилия у пихты цельнолистной (1), ели аянской (2), сосны корейской (3), дуба монгольского (4), граба сердцелистного (5) в зависимости от температурного режима местообитаний. Усл. обозначения см. рис. 1

моральных местообитаниях, у ели аянской (*Picea ajanensis*) – в гигромезофитных, мезотрофных и суббореальных местообитаниях, а у граба сердцелистного (*Carpinus cordata*) – в мезофитных, мегатрофных и эунеморальных местообитаниях. Соответственно по экологическим таблицам можно установить пределы толерантности и зоны оптимума у всех остальных видов.

Представление о расположении растений этих же древесных видов одновременно по градиентам двух разных факторов может дать пространственная координация (рис. 4 и 5). При этом в качестве уровня активности жизнедеятельности растений были использованы показатели с умеренным проективным обилием “*n*” (2,5–8%).

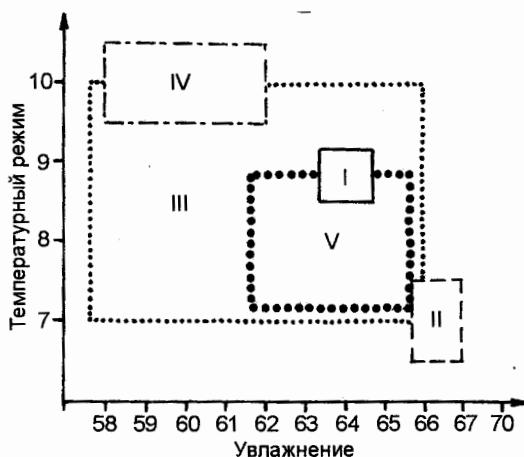


Рис. 4. Зоны толерантности по факторам увлажнения и активного богатства почв при проективном обилии от 2,5 до 8% у пихты цельнолистной (I), ели аянской (II), сосны корейской (III), дуба монгольского (IV), граба сердцелистного (V)

Характер распределения растений этих видов по двум экологическим факторам указывает также на самый широкий экологический ареал в исследуемом районе у популяции сосны корейской. Следовательно, условия для развития популяции сосны корейской по рассматриваемым факторам в Уссурийском заповеднике близки к оптимальным. В то же время для популяции ели аянской свойственны довольно узкие экоареалы по данным факторам и условия для нормальной жизнедеятельности создаются лишь в прохладных местообитаниях с умеренно богатыми и влажными почвами. Довольно узкий экоареал в исследуемом районе свойственен также и популяциям пихты цельнолистной, который ограничивается достаточно теплыми местообитаниями со свежими и богатыми почвами. Экологический ареал

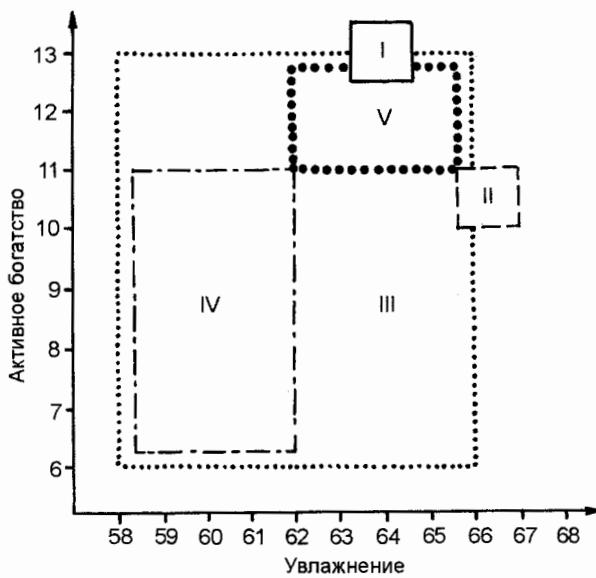


Рис. 5. Зоны толерантности по факторам увлажнения и температурного режима местобитаний при проективном обилии от 2,5 до 8% у пихты цельнолистной (I), ели аянской (II), сосны корейской (III), дуба монгольского (IV), граба сердцелистного (V)

ал дуба монгольского охватывает теплые местообитания с сухими или свежими и небогатыми почвами, а экологический ареал граба сердцелистного – прохладные местообитания со свежими и самыми богатыми почвами.

Составленные нами региональные экологические шкалы (табл. 3) позволяют выявить у представленных в ней 190 видов высших сосудистых растений зоны различной активности жизнедеятельности по каждому из рассматриваемых экологических факторов только в условиях Уссурийского заповедника. В других географических районах они могут проявляться иначе в связи с действием иных климатических условий (общий температурный режим, сумма осадков и т. п.). Кроме того, в разных географических районах один и тот же вид может быть представлен различными экотипами, имеющими неодинаковое индикаторное значение.

В качестве иллюстрации этого могут служить кривые изменения уровней активности жизнедеятельности растений дуба монгольского в зависимости от показателей фактора увлажнения в трех районах Приморского края, для которых уже разработаны региональные экологические шкалы (рис. 6). Как следует из данного рисунка, наиболее широкая амплитуда толерантности, охватывающая весь диапазон фактора увлажнения, характерна для популяции дуба монгольского в лесах п-ова Муравьева-Амурского.

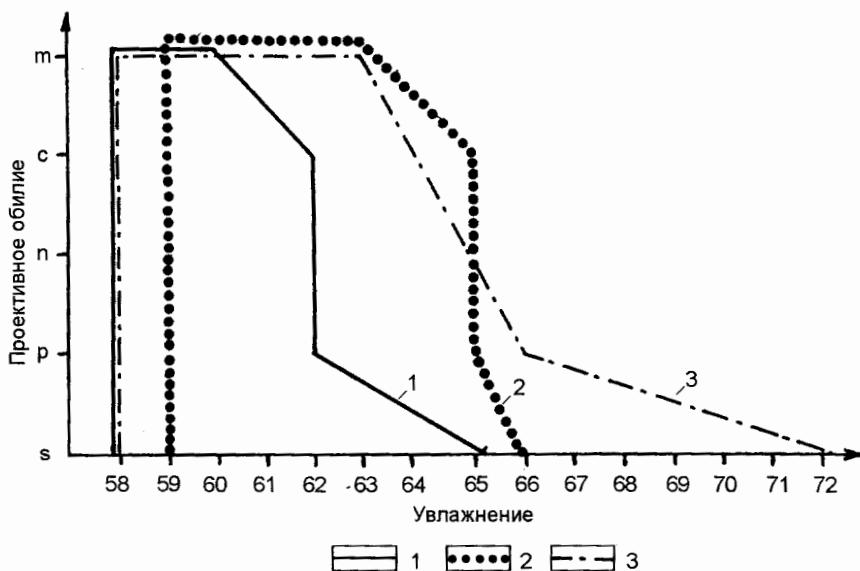


Рис. 6. Изменение показателей проективного обилия дуба монгольского в Уссурийском заповеднике (1), в среднегорном поясе южного Сихотэ-Алиня (2), на полуострове Муравьева-Амурского (3) в зависимости от степени увлажнения местообитаний

Для этих лесов характерна также и наиболее широкая зона ее оптимума. В лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня и Уссурийского заповедника растения дуба монгольского избегают влажных и богатых почв и зона оптимума приходится на более узкий диапазон в местообитаниях преимущественно с мезоксерофитными и ксеромезофитными почвами. Соответствующие различия в экологическом распределении растений наблюдаются и у других видов.

Таким образом, для установления особенностей экологического распространения растений разных видов целесообразно разрабатывать и использовать региональные экологические шкалы, учитывающие специфику местной флоры и влияние региональных экологических факторов на толерантность видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Абрамов В. К., Петропавловский Б. С., Харкевич С. С. Уссурийский государственный заповедник имени В. Л. Комарова // Вестн. ДВО РАН. 1966. № 1. С. 70-78.

- Аналя-Шидлене Дз.* Об индикаторных биоэкогруппах // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971. С. 37-43.
- Бромлей Г. Ф., Васильев Н. Г., Харкевич С. С., Нечаев В. А.* Растительный и животный мир Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1977. 176 с.
- Васильев Я. Я.* Лесные ассоциации Супутинского заповедника // Тр. Горнотаеж. ст. ДВФ АН СССР. 1938. Т. 2. С. 5-136.
- Васильев Н. Г., Колесников Б. П.* Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с.
- Викторов С. В., Востокова В. А., Вышивкин Д. Д.* Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во МГУ, 1962. 227 с.
- Верхолат В. П., Крылов А. Г.* Анализ флоры сосудистых растений дубовых лесов Южного Сихотэ-Алиня // Комаровские чтения. Владивосток, 1982. Вып. 29. С. 3-22.
- Золотарев С. А.* Леса и почвы Дальнего Востока. М., 1962. 168 с.
- Иванов Г. И.* Почвы Приморского края. Владивосток: Изд-во АН СССР. 1964. 108 с.
- Иванов Г. И.* Почвенные условия некоторых типов хвойно-широколиственных лесов Супутинского заповедника // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л.: Наука, 1967. С. 47-56.
- Иванов Г. И.* Почвообразование на юге Дальнего Востока. М.: Наука, 1976. 200 с.
- Козин Е. К., Розенберг В. А., Таранков В. И.* Материалы по строению и развитию долинного кедрово-широколиственного леса // Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток, 1980. С. 128-134.
- Колесников Б. П.* Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, 1955. 103 с.
- Колесников Б. П.* Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 206-250.
- Комаров В. Л.* Избр. соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945-1958. Т. 1-12.
- Корчагин А. А.* Использование растительных сообществ как индикаторов среды // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971. С. 7-15.
- Крылов А. Г.* Ценотический анализ флоры кедровых лесов Алтая // Типы лесов Сибири. Красноярск, 1969. С. 3-24.
- 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. 182 с.
- Куренцова Г. Э.* Монгольский дуб и его участие в фитоценозах р. Супутники // Тр. Горнотаеж. ст. ДВФ АН СССР. Владивосток, 1939. Т. 3. С. 65-105.
- Куренцова Г. Э.* Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
- Лукичева А. Н., Сабуров Д. Н.* Методы обработки геоботанических описаний для выделения растительных ассоциаций с учетом структуры ландшафта // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 52-79.
- Миркин Б. М.* Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 6. С. 767-778.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 211 с.
- Никольская В. В., Тимофеев Д. А.* Опыт геоморфологической характеристики небольших участков в бассейне рек Супутники и Кедровой // Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. М., 1958. С. 107-130.
- Петропавловский Б. С., Майорова Л. А., Усольцева Л. А.* Об экологии кедрово-широколиственных лесов // Кедрово-широколиственные леса (биогеоценотический аспект). Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 9-23.
- Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Работнов Т. А.* Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с.
- Раменский Л. Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб, 1910. Вып. 7. С. 389-390.

Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение на основании геоботанических исследований в Воронежской губ. // Вестн. опытн. дела. Воронеж, 1924. Январь-декабрь. С. 37-73.

Раменский Л. Г. Инвентаризация естественных сенокосов и пастбищ СССР и методические основы природно-производственной типологии земель // Тр. ВАСХНИЛ. 1937. Т. 31, № 2. С. 11-36.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Раменский Л. Г. Классификация земель по их растительному покрову // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 484-512.

Розенберг В. А., Иванова И. Т. Характеристика некоторых типов хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // Комплексные стационарные исследования лесов Южного Приморья. Л.: Наука, 1967. С. 5-16.

Санникова Т. И., Падеревская М. И., Кузнецова Е. А. и др. Применение экологических шкал Всесоюзного института кормов в Курской области // Вопр. ботаники. 1972. С. 186-188. (Тр. Курского пед. ин-та; Вып. 10).

Селедец В. П. Применение экологических шкал при изучении антропогенной динамики растительности пригородных зон на Дальнем Востоке // Тез. докл., представленных XII Междунар. конгр. Л.: Наука, 1975, Т. 2. С. 553.

Селедец В. П. Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. Вып. 24. С. 62-78.

Скибинская А. М. Растительность заповедника Горнотаежной станции ДВ филиала Академии наук СССР // Тр. Горнотаеж. ст. ДВФ АН СССР. Хабаровск. 1936. Т. 1. С. 49-61.

Соловьев К. П. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск, 1958. 367 с.

Соловьев К. П. Строение и ход роста кедровников Дальнего Востока. Владивосток, 1961. С. 131-152.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л.: Наука, 1985-1996. Т. 1-8.

Суханов В. В., Петропавловский Б. С., Чавтур Н. А. Структура растительных сообществ Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток: Дальнавака, 1994. 220 с.

Таранков В. И. Микроклимат лесов Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1974. 224 с.

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

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

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

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

Ambros Z. Bioindikace abiotickeho prostre di lesnich ekosystemu // Acta Univ. Agricult. (Brno). Ser. C. 1988, N 3-4. S. 367-392.

Ellenberg H. Unkrautgemeinschaften als Zeiger fur Klima und Boden. Landwirtsch. Pflanzensoziol. 1 Stuttgart: Ulmer, 1950. 141 S.

Ellenberg H. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde // Einfuhr. Phytol. Stuttgart, 1956. Bd 4, H. 1. S. 3-136.

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

Landolt E. Okologische zeigerwertung zur Schweizer Flora // Veroffentlichungen des geobotanischen Institutes der ETH. Zurich, 1977. 208 S.