

П. В. Крестов

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕСОВ ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНОГО ПОЯСА В БАССЕЙНЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ УССУРКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

P. V. KRESTOV. ECOLOGICAL AND PHYTOCENOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE BROAD-LEAVED-CONIFEROUS FOREST BELT IN THE BASIN OF BOLSHAYA USSURKA RIVER (PRIMORSKY REGION)

Представлены результаты экологических и фитоценологических исследований одного из крупнейших и наиболее сохранившихся массивов формации широколиственно-кедровых лесов на Дальнем Востоке. Выделены 94 коренные и производные ассоциации. Для характеристики экологического разнообразия лесов применена ординация ассоциаций, объединенных по сходству состава доминантов подчиненных ярусов в 28 серий, по сходству жизненной формы доминантов — в 7 биоморфциклов. Выявлены основные закономерности распределения растительности по элементам рельефа. Определены экологические оптимумы основных лесных формаций, слагающих растительный покров данного района. Отмечены ценность лесов бассейна р. Большая Уссувка как эталонных и их роль в сохранении фитоценологического разнообразия широколиственно-кедровых лесов Дальнего Востока.

Широколиственно-кедровые леса среднего течения р. Большая Уссувка (Иман) представляют собой один из крупнейших мало исследованных и наименее измененных хозяйственной деятельностью человека массивов данной формации на Дальнем Востоке. Некоторые сведения о лесах этого района можно найти у Н. Г. Васильева (1964, 1977, 1979) и В. Н. Смагина (1965). В их работах даны подробные описания и классификации долинных широколиственных и частично ненарушенных горных широколиственно-кедровых лесов. В последнее время намечилась тенденция к интенсивному хозяйственному использованию лесов, что в совокупности с недостаточными сведениями о них убеждает в необходимости выявления фитоценологического и экологического разнообразия лесов и оценки их современного состояния. С этой целью в 1990 и 1991 гг. в широколиственно-кедровых, широколиственных и других лесах широколиственно-хвойного пояса была проведена работа, конкретные задачи которой сводились к выявлению фитоценологического и экологического разнообразия и эколого-фитоценологической характеристике коренных и производных лесов.

При детально-маршрутном обследовании территории заложены эколого-топографические профили (Юнатов, 1964), на которых выполнено 110 почвенно-геоботанических описаний по методике В. Н. Сукачева (Сукачев, Зонн, 1961). В качестве основной единицы инвентаризации взята растительная ассоциация (Сукачев, 1934). Ассоциации со сходным составом доминантов подчиненных ярусов объединялись в серии, а серии со сходной жизненной формой доминантов — в биоморфциклы в соответствии с методическими разработками А. Г. Крылова (1990), основанными на синтаксономической системе С. Я. Соколова (1962). При выделении биоморфциклов использовалась система жизненных форм растений Крылова (1984).

Далее производилась ординация ассоциаций, серий и биоморфциклов в эдафической сетке (Погребняк, 1955; Воробьев, 1959), которая совмещалась с экологическими координатами (Сукачев, 1928). Точное положение ассоциаций в заданном пространстве определялось по пересечению эдафических ареалов

массовых видов синузий подчиненных ярусов (Крылов, 1990). При этом использовались экологические шкалы растений (Методические указания..., 1978).

При названии серий учтены принципы номенклатуры серий лесных ассоциаций, изложенные в работе А. Г. Крылова и Н. А. Крупянко (1990). Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

По результатам исследований выделены 94 коренные и производные ассоциации. Объединив ассоциации со сходным составом синузий подчиненных ярусов, мы получили 28 серий, которые в свою очередь по сходным жизненным формам доминантов распределили по 7 биоморфциклам. Осочковый биоморфцикл представлен ассоциациями, в травяном ярусе которых господствующей биоморфой являются рыхлодерновинные осочки. Неморально-травяные леса характеризуются хорошо развитым травяным ярусом из неморального вегетативно малопродуктивного широколистного неморального мезофильного разнотравья, длиннокорневищных осок или неморального мелкотравья. В неморально-кустарниковых лесах при невыраженном травяном ярусе хорошо развит подлесок из неморальных кустарников (сомкнутость свыше 0.6). Для папоротниковых лесов характерен травяной покров из мезофильных крупных и средних папоротников, для гигрофильно-папоротниковых — из мезогигро- и гигрофильных. В гигрофильноосоковых лесах в травяном ярусе доминируют гигрофильные длиннокорневищные осоки. Леса с развитым покровом из кустарничков отнесены к кустарничковому биоморфциклу. Основные характеристики биоморфциклов и серий ассоциаций приведены в таблице. На рисунке показано положение биоморфциклов и серий в эдафической сетке, совмещенной с экологическими координатами.

Экологический оптимум широколиственно-кедровых лесов района исследования соответствует максимальной плотности кружков на рисунке в квадратах *C2*, *C3*, *D2* и *D3*, что позволяет сделать вывод о приуроченности лесов к местообитаниям со среднетрофными и богатыми почвами с диапазоном увлажнения от сухих до влажных. Широколиственно-кедровые леса играют важную роль в формировании растительного покрова горных склонов и повышенный надпойменных террас. Ряд серий осочкового, неморально-травяного, неморально-кустарникового и папоротникового биоморфциклов обнаруживает тесную связь с элементами рельефа (см. таблицу). Серии желтокленовая и рябинниковая (см. таблицу, серии 16, 17) не отнесены к какому-либо биоморфциклу из-за недостаточной определенности экологических ареалов доминантов подчиненных ярусов, ценотической приуроченности и устойчивости их структурных образований в конкретных сообществах. На доступных для техники участках леса этой серии пройденны рубками и представлены короткопроизводными широколиственными и изредка мелколиственными ценозами, имеющими тенденцию к восстановлению.

По склонам световых экспозиций, обращенным к долине реки (главным образом рядом с населенными пунктами), при периодическом воздействии пожаров широколиственно-кедровые леса сменились устойчивопроизводными дубняками, об устойчивости которых свидетельствует доминирование практически во всех ярусах видов дубравного комплекса (см. таблицу, серии 3, 6, 8) (Верхолат, 1990).

По распадкам, горным ключам и по узким долинам горных рек распространены ельники, имеющие спорадический экологический ареал (см. рисунок; см. таблицу, серии 22, 27). Их распространение обусловлено инверсиями температур; роль в растительном покрове относительно невелика. Большая часть их в разное время подверглась рубке и представлена производными ольховниками, осинниками, белоберезниками и пихтарниками, в которых активно возобновляется ель.

Широколиственные леса из ясеня, ильма и тополя с участием кедра — основной компонент растительного покрова средней части долины р. Большая Уссурка. Их экологический ареал охватывает местообитания с сырыми и влажными среднетрофными и богатыми почвами, преимущественно с проточным увлажнением (см. рисунок; см. таблицу, серии 23—26). Такие условия обычны для высоких пойм,

Характеристика биоморфциклов и серий лесных ассоциаций

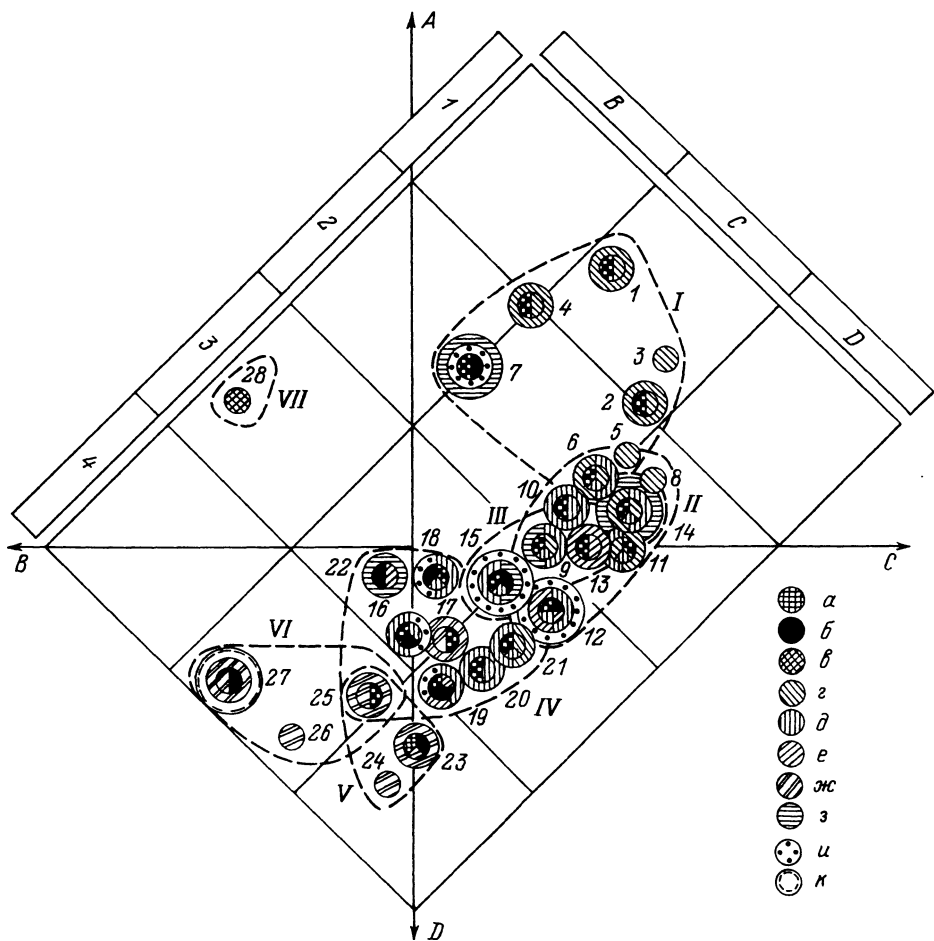
Биоморфцикл	Серия	Массовые виды синузид подчиненных ярусов	Наиболее устойчивые ассоциации	Положение в рельефе
I. Осочковый	1. Грушанково-осочковая	<i>Carex nanella</i> Ohwi,* <i>C. callitrichos</i> V. Krecz.,* <i>C. ussuriensis</i> Kom., <i>Pyrola subaphylla</i> Maxim., <i>P. minor</i> L., <i>Orthilia secunda</i> (L.) House*	Кедровник с дубом грушанково-осочковый	Верхние выпуклые части склонов световых экспозиций
	2. Марьянниково-осочковая	<i>Carex lanceolata</i> Boott,* <i>C. reventa</i> V. Krecz.,* <i>Melampyrum roseum</i> Maxim.*	Кедровник с дубом марьянниково-осочковый	То же
	3. Леспедецево-осочковая	<i>Carex lanceolata</i> ,* <i>C. reventa</i> ,* <i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.,* <i>Corylus mandshurica</i> Maxim.	Дубняк с черной березой леспедецево-осочковый	» »
	4. Рододендроновно-осочковая	<i>Carex nanella</i> ,* <i>C. reventa</i> , <i>C. lanceolata</i> , <i>C. callitrichos</i> ,* <i>Rhododendron mucronulatum</i> Turcz.*	Кедровник с дубом рододендроновно-осочковый	Гребни и пригребневые части склонов световых экспозиций
	5. Неморальноотравно-осочковая	<i>Carex reventa</i> ,* <i>C. lanceolata</i> ,* <i>C. xyphium</i> Kom., <i>C. campylorhina</i> V. Krecz.	Кедровник с дубом и липой осоково-осочковый	Средние выпуклые части склонов световых экспозиций
	6. Разнотравно-осочковая	<i>Carex lanceolata</i> ,* <i>Artemisia stolonifera</i> (Maxim.) Kom., <i>Vicia venosa</i> (Willd. ex Link) Maxim., <i>Doellingeria scabra</i> (Thunb.) Nees	Дубняк с черной березой разнотравно-осочковый	Пологие склоны световых экспозиций, обращенные к долине
	7. Бруснично-осочковая	<i>Carex callitrichos</i> ,* <i>C. xyphium</i> ,* <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.,* <i>Linnaea borealis</i> L.	Кедровник с березой и елью бруснично-осочковый	Верхние части склонов световых экспозиций
II. Неморально-травяной	8. Леспедецево-разнотравная	<i>Geranium maximowiczii</i> Regel et Maack,* <i>G. vlassovianum</i> Fisch. ex Link,* <i>Artemisia stolonifera</i> ,* <i>Vicia venosa</i> ,* <i>Lespedeza bicolor</i>	Дубняк с черной березой леспедецево-разнотравный	Нижние и средние части склонов световых экспозиций, обращенные к долине
	9. Вальдштениевая	<i>Waldsteinia ternata</i> (Steph.) Fritsch.,* <i>Carex campylorhina</i> , <i>Thalictrum filamentosum</i> Maxim.	Кедровник с березой, липой и дубом вальдштениевый	Слабо выпуклые верхние части склонов световых экспозиций
	10. Осоково-широкотравная	<i>Carex campylorhina</i> ,* <i>Thalictrum filamentosum</i> ,* <i>Chloranthus japonicus</i> Siebold, <i>Osmorhiza aristata</i> (Thunb.) Makino et Yabe	Кедровник с липой и березой разнокустарниково-осоково-широкотравный	Слабо вогнутые склоны световых экспозиций и широкие седловины
	11. Осоковая	<i>Carex campylorhina</i> ,* <i>Thalictrum filamentosum</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Athyrium spinulosum</i> (Maxim.) Milde	Кедровник с липой, березой и дубом лещиново-осоковый	Слабо выпуклые средние части склонов световых экспозиций
	12. Чубушниково-широкотравная	<i>Thalictrum filamentosum</i> ,* <i>Philadelphus tenuifolius</i> Rupr. et Maxim.,* <i>Carex campylorhina</i>	Кедровник с березой, ясенем и елью чубушниково-широкотравный	Вогнутые части склонов различных экспозиций, повышения на надпойменных террасах

Биоморфцикл	Серия	Массовые виды синузид подчиненных ярусов	Наиболее устойчивые ассоциации	Положение в рельефе	
III. Неморально-кустарниковый	13. Разнокустарниковая	<i>Eleutherococcus senticosus</i> * (Rupr. et Maxim.) Maxim., <i>Philadelphus tenuifolius</i> ,* <i>Ribes mandshuricum</i> (Maxim.) Kom., <i>Euonymus pauciflora</i> Maxim., <i>Lonicera chrysantha</i> Turcz. et Ledeb.	Кедровник с ясенем разнокустарниковый	Вогнутые нижние части склонов различных экспозиций	
	14. Лещиновая	<i>Corylus mandshurica</i> ,* <i>Philadelphus tenuifolius</i> , <i>Dryopteris bushiana</i> Fomin	Кедровник с липой, березой и дубом лещиновый	Выпуклые средние и верхние части склонов световых экспозиций	
	15. Чубушниковая	<i>Philadelphus tenuifolius</i> ,* <i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br., <i>Eleuterococcus senticosus</i>	Кедровник с елью, березой и липой рябинниково-чубушниковый	Вогнутые нижние части склонов различных экспозиций	
	?	16. Желтокленовая	<i>Acer ukurunduense</i> Trautv. et Mey.* <i>Dryopteris bushiana</i>	Кедровник с березой и елью желтокленовый	Склоны теневых экспозиций, обращенные к долинам
	?	17. Рябинниковая	<i>Sorbaria sorbifolia</i> ,* <i>Equisetum hyemale</i> L.	Кедровник с ильмом и ясенем хвощево-рябинниковый	Надпойменные террасы
IV. Папоротниковый	18. Мелкотравно-папоротниковая	<i>Dryopteris amurensis</i> Christ,* <i>D. austriaca</i> (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell.* <i>Diplazium sibiricum</i> (Turcz. ex Kunze) Kurata,* <i>Maianthemum dilatatum</i> (Wood) Nels. et Macbr.* <i>M. bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt,* <i>Chamaepericlymenum canadense</i> (L.) Aschers. et Graebn., <i>Oxalis acetosella</i> L.	Кедровник с березой и елью мелкотравно-папоротниковый	Верхние и средние части склонов теневых экспозиций	
	19. Крупнопапоротниковая	<i>Dryopteris bushiana</i> ,* <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth,* <i>A. rubripes</i> (Kom.) Kom.* <i>Cornopteris crenulatoserrulata</i> (Makino) Nakai,* <i>Coniogramme intermedia</i> Hieron.	Кедровник с березой, ясенем и елью крупнопапоротниковый	Нижние вогнутые части склонов различных экспозиций и повышения надпойменных террас	
	20. Осоково-крупнопапоротниковая	<i>Dryopteris bushiana</i> ,* <i>Athyrium rubripes</i> ,* <i>A. filix-femina</i> ,* <i>Carex campylorhina</i> ,* <i>Waldsteinia ternata</i> , <i>Thalictrum filamentosum</i>	Кедровник с березой и липой осоково-крупнопапоротниковый	Средние выпуклые части склонов световых экспозиций	
	21. Щитовниковая	<i>Dryopteris bushiana</i> ,* <i>Athyrium spinulosum</i> *	Кедровник с липой и дубом папоротниковый	Верхние и средние части склонов световых экспозиций	
	22. Зеленомошно-папоротниковая	<i>Dryopteris austriaca</i> ,* <i>D. amurensis</i> ,* <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.* <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt., <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B.S.G.	Ельник с ясенем зеленомошно-папоротниковый	Холодные приручейные долины	

Продолжение таблицы

Биоморфцикл	Серия	Массовые виды синузий подчиненных ярусов	Наиболее устойчивые ассоциации	Положение в рельефе
V. Гигрофильнопапоротниковый	23. Осмундово-страусниковая	<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.,* <i>Osmundastrum asiaticum</i> (Fern.) Tagawa,* <i>Carex campylorhina</i> , <i>C. sordida</i> Heurck et Muell. Arg.	Ильмовник с ясенем, елью и кедром осмундово-страусниковый	Надпойменные террасы
VI. Гигрофильноосоковый	24. Хвощево-страусниковая	<i>Matteuccia struthiopteris</i> ,* <i>Equisetum hyemale</i>	Ильмовник с ясенем хвощево-страусниковый	Припойменные участки надпойменных террас
	25. Крупнопапоротниково-гигрофильноосоковая	<i>Carex dispalata</i> Boott,* <i>C. sordida</i> , <i>C. arnellii</i> Christ, <i>Matteuccia struthiopteris</i> , <i>Cornopteris crenuloserrulata</i> *	Ильмовник с ясенем кедром и елью крупнопапоротниково-гигрофильноосоковый	Надпойменные террасы
	26. Вейниково-гигрофильноосоковая	<i>Carex dispalata</i> ,* <i>C. sordida</i> ,* <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.*	Ясенежник с тополем вейниково-гигрофильноосоковый	Понижения надпойменных террас, высокие поймы
27. Вейниково-кочкарноосоковая	<i>Carex appendiculata</i> (Trautv. et Mey.) Kük.,* <i>Calamagrostis langsdorffii</i> ,* <i>Lonicera edulis</i> Turcz. ex Freyn.	Ельник с ясенем вейниково-кочкарноосоковый	Заболоченные холодные приручейные долины	
VII. Кустарничковый	28. Бруснично-багульниковая	<i>Ledum hypoleucum</i> Kom.,* <i>Vaccinium vitis-idaea</i> ,* <i>Sphagnum girgensohnii</i> Russ., <i>Cladonia alpestris</i> (L.) Rabenh.	Лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый	Осыпная терраса склона, обращенного к холодной приручевой долине

Примечание. Звездочкой выделены массовые виды доминирующих синузий.



Характеристики коренных и производных ассоциаций и эдафические ареалы биоморфциклов в пространстве, заданном системой экологических координат Сукачева и эдафической сеткой Воробьева—Погребняка (Крылов, 1990).

В кружках в центре каждой серии приведены эдафикаторы наиболее устойчивых сообществ, соответствующих коренным или близким к ним. В концентрических кольцах вокруг кружков указаны эдафикаторы наиболее типичных короткопроизводных ассоциаций, возникающих как в процессе депрессивно-демулационных смен, так и в результате каких-либо катастрофических нарушений (рубки, пожары). Пунктиром обозначены эдафические ареалы биоморфциклов. Биоморфциклы: I — осочковый, II — неморально-травяной, III — неморально-кустарниковый, IV — папоротниковый, V — гигрофильнопапоротниковый, VI — гигрофильноосоковый, VII — кустарниковый. Серия ассоциаций — I—28 (см. таблицу). Эдафикаторы: а — *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. (кедр корейский); б — *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. (ель аянская); в — *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (лиственница Гмелина); г — *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. (дуб монгольский); д — *Betula costata* Trautv. (береза ребристая) и *Tilia amurensis* Rupr. (липа амурская); е — *Fraxinus mandshurica* Rupr. (ясень маньчжурский); ж — *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. (ильм японский), *Populus maximowiczii* A. Henry (тополь Максимовича) и ясень маньчжурский; з — *Populus davidiana* Dode (осина Давида) и *Betula mandshurica* (Regel) Nakai (береза маньчжурская); и — *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (пихта белокорая); к — *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. (ольха волосистая).

первых надпойменных террас, а также для некоторых специфических экотопов горных склонов (например, для широких седловин хребтов, пологих вогнутых склонов и т. п.). На незначительной части долины эти леса сменились разнотравно-вейниковыми лугами в основном вследствие хозяйственной деятельности.

Однажды встречен лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый (см. рисунок; см. таблицу, серия 28) на террасовидном уступе осыпного происхождения (осыпная терраса) склона западной экспозиции. Экотоп характеризуется не-

сформированностью почв и в связи с этим прямой зависимостью влагообеспеченности от атмосферных осадков и конденсации. Сообщество находится на высоте 350 м над ур. м., четко оконтурено, носит ярко выраженный экстразональный характер, по сложению и положению в рельефе близко к горным лиственничникам, зональное положение которых гораздо севернее (север Хабаровского края и Амурской области).

Помимо упомянутых формаций, в районе исследования распространены ивняки и чозенники по низким поймам и лиственничные редины — по слабо дренированным участкам речных долин.

Благодаря большому фитоценоотическому и экологическому разнообразию лесной растительности, хорошей восстановительной способности короткопроизводных насаждений бассейн р. Большая Уссурка представляет интерес как эталонный участок, исключение которого из хозяйственного использования послужило бы сохранению фитоценоотического разнообразия дальневосточных широколиственно-кедровых лесов.

Автор искренне признателен А. Г. Крылову, С. В. Осипову, В. А. Розенбергу за обсуждение многих вопросов и просмотр рукописи, Н. А. Михалевой за техническую помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Н. Г.* Краткий очерк лесной растительности бассейна реки Имана // Комаровские чтения. Владивосток, 1964. Вып. 12. С. 3—25. — *Васильев Н. Г.* Долинные широколиственные леса Сихотэ-Алиня. М.: Наука, 1977. 116 с. — *Васильев Н. Г.* Ясеневые и ильмовые леса советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1979. 320 с. — *Верхолат В. П.* Ценоотический анализ флоры лесов южного Сихотэ-Алиня // Динамика и структура растительности Приморского края. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1990. № 569. С. 56—102. — *Воробьев Д. В.* Методика лесотипологических исследований. Харьков, 1959. 144 с. — *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с. — *Крылов А. Г.* Эколого-фитоценоотическая схема лесных ассоциаций елово-широколиственной полосы южного Сихотэ-Алиня // Динамика и структура растительности Приморского края. Деп. в ВИНТИ АН СССР. М., 1990. № 569. С. 157—169. — *Крылов А. Г., Крупянок Н. А.* Синузальная структура и номенклатура серий ассоциаций кедрово-широколиственных лесов // Там же. С. 130—156. — *Методические* указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 302 с. — *Погребняк П. С.* Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 456 с. — *Смагин В. Н.* Леса бассейна р. Усури. М.: Наука, 1965. 270 с. — *Соколов С. Я.* Таксономия лесных ассоциаций // Проблемы ботаники, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 110—123. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Сукачев В. Н.* Что такое фитоценоз? // Сов. ботаника. 1934. № 5. С. 4—18. — *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Наука, 1961. 143 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юнатэв А. А.* Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 9—36.