



УДК 581.526.426.2(23.042)(571.61)

## Новые синтаксоны бореальных лиственничных лесов хребта Тукурингра (Амурская область, Россия)

О. И. Рябенко<sup>1, 2, 3\*</sup>, С. В. Дудов<sup>1, 2, 4</sup>, М. В. Бочарников<sup>1, 5</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, г. Москва, 119991, Россия

<sup>2</sup> Зейский государственный природный заповедник, Строительная ул., д. 71, г. Зeya, Амурская область, 676244, Россия

<sup>3</sup> E-mail: ryabenko.oi@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3565-4237>

<sup>4</sup> E-mail: serg.dudov@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1512-0956>

<sup>5</sup> E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6586-5468>

\* Автор для переписки

**Ключевые слова:** бореальная растительность, Дальний Восток, лиственничные леса, синтаксономия, Тукурингра, эколого-флористическая классификация, *Vaccinio–Piceetea*.

**Аннотация.** В работе представлены результаты синтаксономического анализа бореальных лиственничных (*Larix gmelinii*) лесов класса *Vaccinio–Piceetea* на хребте Тукурингра (север Амурской области, Дальний Восток России). Использованы 142 оригинальных геоботанических описания, собранные в 2012–2024 гг. на территории Зейского государственного заповедника и в центральной части хребта. Выполнена эколого-флористическая классификация лесных сообществ, описаны новые синтаксоны. Рассматриваемые сообщества отнесены к ассоциациям *Lathyro humilis–Laricetum gmelinii* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov 2024 (субассоциации *Lathyro humilis–Laricetum gmelinii typicum* и *Lathyro humilis–Laricetum gmelinii rhythidietosum rugosi* subass. nov. hoc loco) и *Rhododendro tomentosum–Laricetum gmelinii* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002 (субассоциации *Rhododendro tomentosum–Laricetum gmelinii rhododendrosus daurici* subass. nov. hoc loco, *Rhododendro tomentosum–Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae* subass. nov. hoc loco и *Rhododendro tomentosum–Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis* subass. nov. hoc loco) в рамках двух порядков класса бореальных лесов *Vaccinio–Piceetea*. Дано обоснование своеобразия выделенных синтаксонов по флористическим, экологическим и географическим критериям. Впервые в рамках эколого-флористического подхода дана характеристика сообществ обедненных лесов, имеющих широкое распространение в Амурской области, Забайкалье и других регионах Восточной Сибири и Дальнего Востока. Обсуждаются сложности разграничения флористически бедных сообществ в соответствии с методом Браун-Бланке, а также проводится сравнение выделенных синтаксонов с другими ассоциациями бореальных лесов с помощью непрямо́й ординации.

## New syntaxa of boreal larch forests in the Tukuringra Range (Amur Region, Russia)

O. I. Ryabenko<sup>1, 2</sup>, S. V. Dudov<sup>1, 2</sup>, M. V. Bocharnikov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Lomonosov Moscow State University, Leninskiye Gory, 1, bldg. 12, 1119991, Moscow, Russian Federation

<sup>2</sup> Zeysky State Nature Reserve, Stroitel'naya St., 71, Zeya, Amur Region, 676246, Russian Federation

**Keywords:** boreal vegetation, ecological-floristic classification, larch forests, Russian Far East, syntaxonomy, Tukuringra Range, *Vaccinio-Piceetea*.

**Summary.** A syntaxonomic analysis of boreal larch (*Larix gmelinii*) forests belonging to the class *Vaccinio-Piceetea* was conducted on the Tukuringra Range (northern Amur Region, Russian Far East). The study utilized 142 original geobotanical relevés collected between 2012 and 2024 in the Zeya State Nature Reserve and the central part of the range. An ecological-floristic classification of forest communities was performed, and new syntaxa were described. As a result, within the two orders of the boreal forest class *Vaccinio-Piceetea*, the studied communities were assigned to the associations *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov 2024 (with the subassociations *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii typicum* and *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii rhythidietosum rugosi* subass. nov. hoc loco) and *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002 (with the subassociations *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii rhododendrosom daurici* subass. nov. hoc loco, *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae* subass. nov. hoc loco, and *Ledo palustris-Laricetum cajanderi piceetosum ajanensis* subass. nov. hoc loco). The distinctiveness of the identified syntaxa was justified based on floristic, ecological, and geographical criteria. For the first time, the study characterizes floristically impoverished forests, which are widespread in the Amur Region, Transbaikalia, and other regions of Eastern Siberia and the Far East, from the perspective of ecological-floristic classification. The paper discusses methodological limitations in classifying species-poor vegetation and compares the new syntaxa with known boreal forest associations via NMDS ordination.

## Введение

Лиственничные леса играют особую роль в растительном покрове Северной Евразии. Занимая огромные территории на востоке континента, они являются наиболее широко распространенной лесной формацией на территории России и одним из крупнейших биомов мира (Sochava, 1956). На значительном протяжении Восточной Сибири и Дальнего Востока основным видом-лесообразователем является лиственница Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Göpp. На своем обширном ареале она произрастает в самых разных экологических условиях, формируя широкий спектр растительных сообществ, от флористически бедных заболоченных лиственничных редколесий до богато-разнотравных гемибореальных лесов (Gukov, 2009; Ermakov, 2019). Несмотря на долгую историю изучения, ценотическое разнообразие лиственничных лесов еще нуждается в инвентаризации и классификации для выработки единой классификационной схемы, применимой как в научных, так и в природоохранных целях.

Широко распространенным в настоящее время подходом к классификации растительности является эколого-флористический подход или метод Й. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1973), основанный на совокупном анализе флористического состава сообществ и выделении диагностических видов, индицирующих соответствующие экологические условия.

На данный момент в рамках эколого-флористического подхода описано 38 ассоциаций

лесов из *Larix gmelinii* s. l. внутри 11 союзов из семи порядков, относящихся к четырем классам (Krestov et al., 2009; Sinelnikova, 2009, 2016; Ermakov, 2019; Ryabenko et al., 2024). Географически они охватывают основное разнообразие лиственничных лесов Северной Евразии субконтинентального, континентального и ультраконтинентального секторов и подзон от субарктической до холодно-умеренной. Из них класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 включает наиболее широко распространенные бореальные типы лиственничных лесов. Дифференциация сообществ этого класса в градиенте увлажнения отражается на уровне порядков: *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957 отражает засушливый климат или специфические эдафические условия, *Lathyro-Laricetalia cajanderi* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002 – полусухой и засушливый климат, сильное влияние центральноазиатского флористического комплекса, *Rhododendro tomentosum-Laricetalia gmelinii* Ermakov in Ermakov et Alsynbaev 2004 – влажный и полусухой климат в условиях присутствия многолетней мерзлоты; флористический комплекс этого порядка представлен голоценовыми мигрантами с циркумбореальным, трансевразийским и амфи-тихоокеанским распространением. *Abieti veitchii-Piceetalia jezoensis* Miyawaki, Ohba, Okuda, Nakayama et Fujiwara 1968 отражает влажный климат и сильное влияние китайско-японского и амфи-тихоокеанского флористического комплекса (Krestov et al., 2009).

Хребет Тукурингра в Амурской области расположен на границах распространения поряд-

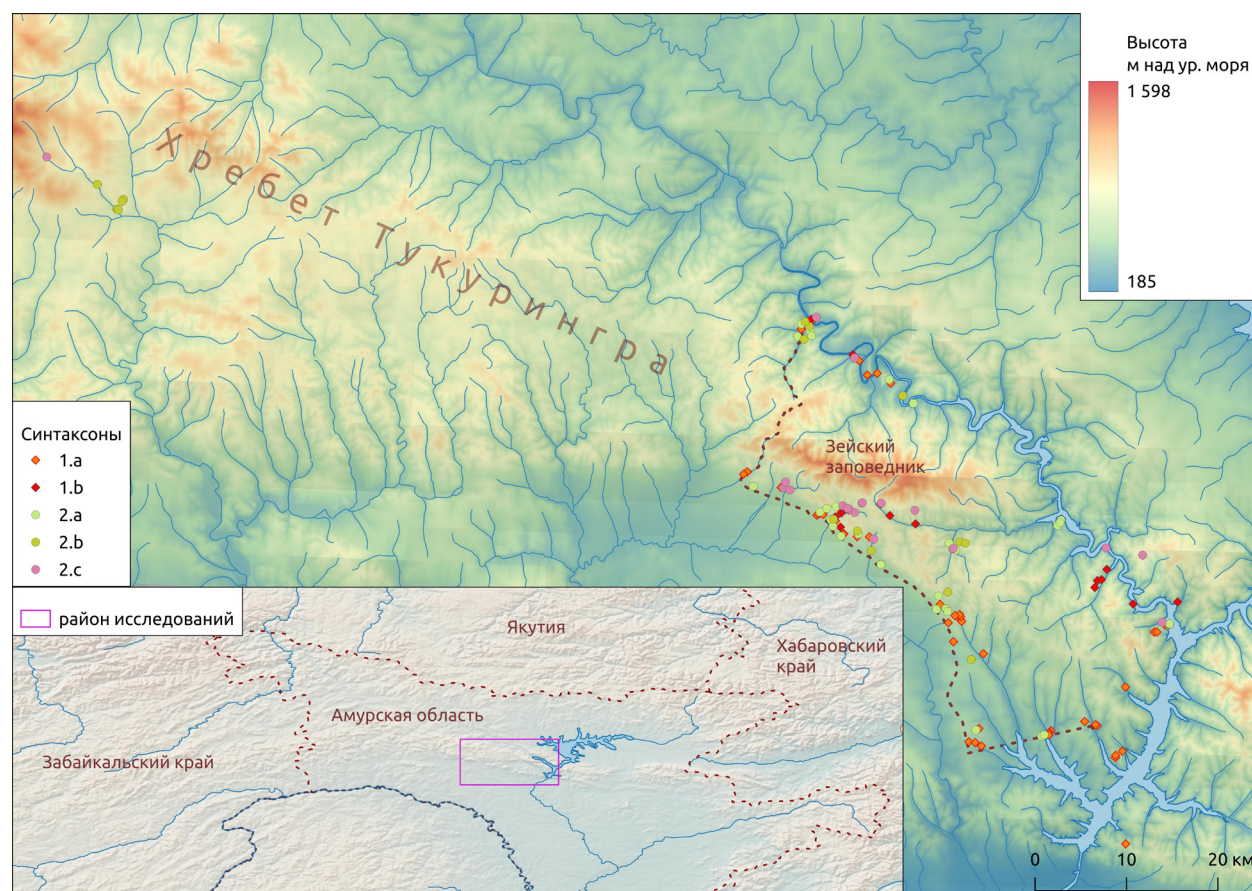
ков *Lathyro-Laricetalia cajanderi*, *Rhododendro tomentos-Laricetalia gmelinii* и *Abieti veitchii-Piceetalia jezoensis*. Он является важной климатической (Vitvitskiy, 1969) и биогеографической границей: здесь располагается северо-западная граница распространения дауро-манчжурской флоры и растительности (Sochava, 1957, 1969), а также граница распространения сплошной многолетней мерзлоты (Nekrasov, Klimovskiy, 1978). В восточной части хребта расположен Зейский государственный природный заповедник (рис. 1).

Целью данной работы является изучение фитоценотического разнообразия, разработка классификационной схемы горно-таежных лиственничных лесов класса *Vaccinio-Piceetea*, встречаемых на хребте Тукурингра и валидное описание новых синтаксонов. В задачи работы входило составить подробные диагнозы синтаксонов, включающие характеристику их экологических черт и их флористического разнообразия, а также определить их географическое распространение на основе анализа литературных источников.

## Материалы и методы

**Территория исследования.** Хребет Тукурингра расположен на севере Амурской области в средней части горной системы Янкан-Тукурингра-Джагды. Имея складчато-глыбовое строение, он представляет собой горст (с высотами 800–1600 м), простирающийся в субширотном направлении примерно на 300 км. Преобладающими типами рельефа являются среднегорный сильно расчлененный крутосклонный и низко-среднегорный сильно расчлененный полого-склонный (Nikolskaya, 1969).

Климат хребта Тукурингра умеренно-холодный, влажный, отличается муссонными чертами и выраженной континентальностью за счет длительной холодной зимы. По данным климатических моделей (Karger et al., 2017) среднегодовые температуры на высотах 300 и 1000 м над ур. м. составляют  $-2,6\text{ }^{\circ}\text{C}$  и  $-5,2\text{ }^{\circ}\text{C}$  соответственно, а годовые суммы осадков – 700–820 мм. Помимо выраженного высотного градиента, территория характеризуется существенной разницей в ра-



**Рис. 1.** Расположение территории исследования: 1.a – *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii typicum*; 1.b – *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii rhythidietosum rugosi*; 2.a – *Rhododendro tomentos-Laricetum gmelinii rhododendrosom daurici*; 2.b – *Rhododendro tomentos-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae*; 2.c – *Rhododendro tomentos-Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis*.

диационном балансе склонов северной и южной экспозиции (Novorotskiy, 1984), что обуславливает экспозиционную дифференциацию климатических условий.

Основным фактором дифференциации растительности хребта является высотная поясность. Нижней высотной ступенью, развитой только в восточной части хребта, является подтаежный пояс дубово-черноберезовых лесов (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Betula davurica* Pall.), а также субнеморальных лиственничных лесов с участием неморальных манчжурских видов (250–500 м). На высотах 400–1000 м над ур. м. развит горнотаежный пояс, в пределах которого выделяются два подпояса – верхний подпояс лесов с доминированием ели аянской (*Picea ajanensis* Fisch. ex Carrière) (900–1300 м) и нижний подпояс лиственничных лесов (400–1000 м). На вершинах хребтов и поднятой поверхности денудационного выравнивания на абсолютных отметках 1100–1600 м над ур. м. развиваются растительные сообщества подгольцового пояса. В пределах пояса прослеживаются три высотно-климатических полосы растительности: горных тундр, сообществ кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) и криволесий из березы шерстистой (*Betula lanata* (Regel) V. N. Vassil.) (Dudov, 2018).

**Материал.** В работе использованы оригинальные полевые данные, собранные в ходе полевых сезонов 2012–2024 гг. на территории Зейского государственного заповедника и в центральной части хребта Тукурингра (долина р. Правая Тында). Из архива авторов выбраны 142 геоботанических описания. Критериями выбора являлось отнесение описаний к классу *Vaccinio-Piceetea* по составу диагностических видов, а также транзитное или автоморфное положение в рельефе, исключены описания долинной растительности. Все анализируемые описания выполнены на площадках 400 м<sup>2</sup>.

Номенклатура сосудистых растений приводится по сводке С. К. Черепанова (Cherapanov, 1995). В соответствии с базой данных «World Flora Online» (WFO, 2025) и принимая во внимание синтаксономическую и экологическую направленность исследования, мы рассматриваем *Larix gmelinii* s. str. и *L. cajanderi* как *L. gmelinii* s. l. Номенклатура мхов – по аннотированному списку мхов Дальнего Востока (Cherdantseva et al., 2018) с актуализацией в некоторых группах, номенклатура лишайников – по работе Г. П. Урбанавичюса (Urbanavichyus, 2010).

**Обработка данных.** Все анализируемые геоботанические описания были сведены в единую базу данных в программе Turboveg (Hennekens, Schaminee, 2001). Дальнейший анализ данных заключался в классификации массива описаний с использованием эколого-флористического подхода (Braun-Blanquet, 1964; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974; Westhoff, Maarel, 1978). Для этого была использована программа Juice (Tichý, 2002). Классификация реализована на основе метода Й. Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973; Mirkin et al., 2001). Промежуточные результаты были получены итеративным использованием алгоритма TWINSpan (Hill, 1979) и последующей верификацией выделенных кластеров описаний вручную. С привлечением опубликованной литературы по синтаксономии бореальных лиственничных лесов были идентифицированы известные классификационные единицы и выделены новые, отличные от них. Диагностические виды были выбраны исходя из значений верности, или коэффициента «Ф» (Chytrý et al., 2002), и встречаемости, которые были рассчитаны также в программе Juice. Были приняты следующие пороговые значения верности и встречаемости для диагностических видов: верность > 25–30 (в зависимости от видового богатства), встречаемость > 20, на основе тех значений, которые демонстрировали диагностические виды уже известных синтаксонов по данным нашей выборки (Krestov et al., 2009). Синоптическая таблица (см. табл. 1), приведенная в результатах, содержит балльные значения встречаемости (от I до V класса: 1–20, 21–40, 41–60, 61–80 и 81–100 % соответственно) и значения верности. Новые синтаксоны описаны в соответствии с Международным Кодексом Фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021).

Для иллюстративного сравнения ценофлор выделенных нами синтаксонов и близких к ним синтаксонов (Krestov, Nakamura, 2002; Krestov et al., 2009) других авторов был использован метод многомерного неметрического шкалирования (англ. Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS). Участие каждого вида определялось классом встречаемости по пятибалльной равноинтервальной шкале.

Проведен географический анализ флоры синтаксонов на основе хорологических и поясно-зональных групп в соответствии с делением Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой (Malyshev, Peshkova, 1984). Мы рассчитали доли этих групп видов в

составе ценофлор выделенных синтаксонов, а также участие в сообществах, представленное средним числом видов на площадку. В настоящем исследовании в качестве ценофлоры мы рассматриваем видовой пул каждого синтаксона на оригинальном материале геоботанических описаний лиственничных лесов хребта Тукурингра без учета литературных данных.

Все статистические расчеты проведены в среде R 3.6.1 с использованием пакета Vegan 2.5-6 (Oksanen et al., 2022).

## Результаты и обсуждение

### Синтаксономия бореальных лиственничных лесов хребта Тукурингра

По результатам табличной обработки было выделено пять кластеров геоботанических описаний, которые мы интерпретируем как синтаксоны уровня ассоциаций и субассоциаций (табл. 1). Чтобы оценить своеобразие выделенных синтаксонов был проведен географический анализ флористического состава сообществ (рис. 2). Ординация ценофлор выделенных синтаксонов и результаты их кластерного анализа приведены на рис. 4. Мы выявили, что при включении в анализ полного состава ценофлор синтаксонов в первую очередь выявляется географическая закономерность: сообщества хребта Тукурингра попадают в отдельный кластер. Поэтому дополнительно также было проведено сравнение со сниженным весом видов, имеющих

встречаемость ниже II класса для каждого сравниваемого синтаксона.

Описания первых двух фитоценонов (1.a и 1.b в табл. 1) в обоих вариантах анализа кластеризуются вместе и отнесены нами к порядку *Lathyro humilis–Laricetalia cajanderi*, союзу *Rhododendro dauricae–Laricion gmelinii* Ermakov et al. 2002 и ассоциации *Lathyro humilis–Laricetum gmelinii* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov 2024. Ассоциация *Lathyro humilis–Laricetum gmelinii* подробно описана в нашей работе (Ryabenko et al., 2024). От других описаний анализируемого массива сообщества ассоциации отличаются присутствием маньчжуро-даурской хорологической группы (рис. 2). Также только ассоциации *Lathyro humilis–Laricetum gmelinii* свойственны неморальная, гемибореальная и степная поясно-зональные группы видов.

Двум фитоценонам соответствуют две группы описаний, отличающиеся встречаемостью петрофитных видов, обусловленной особенностями эдафических условий. Сообщества субассоциации *rhythidietosum rugosi* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco представляют нам вариантом тех же сообществ, произрастающих на скальных и крупнолыбистых склонах, что приводит к появлению соответствующего комплекса видов. Частично может снижаться обилие и константность диагностических видов ассоциации. Мы выявили близкое положение этих синтаксонов по соотношению хорологических и поясно-зональных групп видов в цено-

**Таблица 1.** Синоптическая таблица бореальных лиственничных лесов хребта Тукурингра, цветом выделены диагностические комбинации видов

Код синтаксона	1.a	1.b	2.a	2.b	2.c	
Число описаний	57	15	33	18	19	
Флористическая насыщенность	сосудистых	26 ± 1	23 ± 1	15 ± 1	9 ± 0	12 ± 1
	мхов	11 ± 1	21 ± 2	7 ± 1	10 ± 2	18 ± 2
	лишайников	2	7 ± 1	1	1 ± 1	2 ± 1
Ценофлора	сосудистых	133	88	62	23	49
	мхов	108	93	59	57	100
	лишайников	55	58	23	19	25
<b>Диагностические виды <i>Lathyro humilis–Laricetum gmelinii</i></b>						
<i>Trientalis europaea</i>	IV (51,5)	I (–)	II (11,7)	0 (–)	I (–)	
<i>Saussurea dubia</i>	V (59,8)	II (5,4)	II (–)	0 (–)	I (–)	
<i>Angelica maximowiczii</i>	III (38,2)	II (9,7)	I (–)	0 (–)	I (–)	
<i>Spiraea media</i>	III (41,8)	II (12,2)	I (–)	0 (–)	I (–)	
<i>Lathyrus humilis</i>	IV (51,2)	III (29,2)	0 (–)	0 (–)	0 (–)	
<i>Atragene ochotensis</i>	IV (28,4)	V (41,5)	III (0,1)	0 (–)	II (–)	
<i>Adenophora sublata</i>	III (27,8)	IV (45,7)	I (–)	0 (–)	I (–)	

Продолжение табл. 1

Код синтаксона	1.a	1.b	2.a	2.b	2.c
<b>Диагностические виды <i>Lathyro humilis-Laricetum gmelinii rhytidiosum rugosii</i></b>					
<i>Spiraea ussuriensis</i>	II (1,0)	IV (74,4)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Abietinella abietina</i>	I (-)	V (81,5)	I (-)	I (-)	I (-)
<i>Rhytidium rugosum</i>	II (-)	V (66,6)	I (-)	I (-)	II (-)
<i>Gymnocarpium jessoense</i>	I (-)	IV (65,1)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Hedwigia kuzenevae</i>	I (-)	IV (73,5)	0 (-)	0 (-)	I (-)
<i>Polypodium sibiricum</i>	I (-)	IV (62,7)	0 (-)	0 (-)	II (3,6)
<b>Диагностические виды <i>Rhododendro tomentosii-Laricetum gmelinii, Rhododendro tomentosii-Laricion gmelinii, Rhododendro tomentosii-Laricetalia gmelinii</i></b>					
<i>Ledum palustre</i>	II (-)	I (-)	IV (24,0)	V (45,7)	III (-)
<i>Duschekia fruticosa</i>	III (-)	II (-)	V (32,2)	IV (8,4)	II (-)
<i>Calamagrostis lapponica</i>	I (-)	I (-)	II (-)	IV (37,1)	III (22,1)
<i>Pinus pumila</i>	I (-)	I (-)	III (4,9)	III (18,5)	III (15,5)
<i>Aulacomnium palustre</i>	I (13,8)	0 (-)	I (2,3)	II (18,6)	0 (-)
<i>Vaccinium uliginosum</i>	I (-)	0 (-)	I (8,9)	I (7,0)	I (5,8)
<i>Carex globularis</i>	II (-)	I (-)	III (4,2)	IV (25,8)	IV (22,2)
<b>Диагностические виды <i>Rhododendro tomentosii-Laricetum gmelinii rhododendrosom daurici</i> (* - также д.в. <i>Rhododendro daurici-Laricion gmelinii</i>)</b>					
<i>Calamagrostis purpurea</i>	V (24,7)	IV (11,7)	V (36,1)	I (-)	II (-)
<i>Maianthemum bifolium</i> *	V (36,1)	IV (14,3)	IV (16,8)	0 (-)	III (-)
<i>Rhododendron dauricum</i> *	V (25,3)	V (27,8)	IV (19,7)	0 (-)	III (-)
<b>Диагностические виды <i>Rhododendro tomentosii-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae</i></b>					
<i>Betula divaricata</i>	I (-)	0 (-)	I (-)	III (42,8)	II (9,5)
<i>Pleurozium schreberi</i>	II (-)	III (-)	II (-)	V (26,9)	V (27,8)
<i>Hylocomium splendens</i>	II (-)	III (-)	II (-)	IV (13,5)	V (41,7)
<b>Диагностические виды <i>Rhododendro tomentosii-Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis</i></b>					
<i>Picea ajanensis</i>	III (-)	V (24,8)	III (-)	III (-)	V (32,1)
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	II (-)	III (-)	II (-)	III (2,7)	V (42,0)
<b>Диагностические виды <i>Rhododendro daurici-Laricion gmelinii</i></b>					
<i>Adenophora pereskiifolia</i>	I (13,1)	I (12,0)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Aegopodium alpestre</i>	I (34,0)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Iris uniflora</i>	I (23,9)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Rubus matsumuranus</i>	II (21,6)	III (31,6)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Vicia venosa</i>	I (26,7)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Viola sachalinensis</i>	I (20,6)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Vicia baicalensis</i>	II (45,1)	I (-)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<b>Диагностические виды <i>Lathyro humilis-Laricetalia cajanderi</i></b>					
<i>Galium boreale</i>	I (11,9)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Artemisia tanacetifolia</i>	II (19,6)	II (29,1)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Fragaria orientalis</i>	I (21,3)	I (22,6)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	I (11,9)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Sanguisorba officinalis</i>	I (16,8)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Viola brachyceras</i>	II (11,0)	II (35,0)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<b>Диагностические виды <i>Laricinea cajanderi-sibiricae</i></b>					
<i>Larix gmelinii</i>	V (-)	V (3,0)	V (3,0)	V (3,0)	V (3,0)
<b>Диагностические виды <i>Vaccinio-Piceetea</i></b>					
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	V (0,3)	V (-)	V (5,2)	V (11,9)	V (0,3)
<i>Betula platyphylla</i>	V (6,9)	V (0,8)	V (-)	V (3,0)	V (-)
<i>Sanionia uncinata</i>	III (1,9)	III (6,1)	III (-)	II (-)	III (10,7)
<i>Sorbus sibirica</i>	III (-)	IV (31,7)	III (-)	I (-)	IV (20,1)

Продолжение табл. 1

Код синтаксона	1.a	1.b	2.a	2.b	2.c
<b>Индифферентные виды с общей встречаемостью &gt; 10 %</b>					
<i>Rosa acicularis</i>	V (43,3)	II (-)	III (16,3)	I (-)	I (-)
<i>Populus tremula</i>	IV (27,3)	III (8,6)	III (10,4)	0 (-)	II (-)
<i>Platygyrium repens</i>	III (6,5)	IV (34,0)	I (-)	I (-)	IV (17,1)
<i>Pylaisiadelphina tenuirostris</i>	III (2,7)	IV (28,8)	II (-)	II (-)	III (2,7)
<i>Oncophorus elongatus</i>	III (22,9)	III (9,4)	II (-)	I (-)	II (-)
<i>Dicranum montanum</i>	III (7,0)	III (18,0)	II (-)	I (-)	III (15,9)
<i>Carex vanheurckii</i>	III (24,3)	II (10,5)	III (19,7)	0 (-)	I (-)
<i>Dicranum fuscescens</i>	II (-)	III (17,8)	II (-)	II (-)	IV (21,0)
<i>Dicranum polysetum</i>	I (-)	II (3,4)	II (-)	IV (25,3)	III (5,6)
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	III (43,3)	II (15,3)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Stereodon plicatulus</i>	II (-)	I (-)	II (-)	III (14,9)	III (12,3)
<i>Dicranum scoparium</i>	I (-)	III (15,5)	II (-)	II (1,2)	III (10,6)
<i>Pyrola rotundifolia</i>	III (33,8)	I (2,7)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Hypnum pallescens</i>	I (-)	II (-)	II (-)	II (6,6)	II (10,5)
<i>Carex subbracteata</i>	II (25,7)	III (33,7)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Rubus arcticus</i>	III (57,7)	0 (-)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Ptilidium ciliare</i>	II (-)	II (15,5)	I (-)	II (1,6)	II (11,9)
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	II (0,7)	II (5,4)	I (-)	II (0,0)	II (-)
<i>Ribes pauciflorum</i>	III (47,5)	I (-)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Dicranum fragilifolium</i>	I (-)	II (15,2)	I (-)	II (-)	III (23,6)
<i>Neckera pennata</i>	I (-)	II (13,7)	I (-)	0 (-)	III (24,3)
<i>Linnaea borealis</i>	II (3,9)	I (-)	II (8,1)	0 (-)	II (17,6)
<i>Pylaisia polyantha</i>	II (10,2)	I (-)	I (-)	0 (-)	II (19,5)
<i>Dicranum flagellare</i>	II (3,5)	III (41,6)	I (-)	0 (-)	II (1,3)
<i>Moehringia lateriflora</i>	II (40,5)	I (3,3)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	II (14,8)	II (15,3)	I (-)	0 (-)	I (0,3)
<i>Ceratodon purpureus</i>	II (18,5)	I (-)	I (-)	I (-)	I (-)
<i>Hypnum cupressiforme</i>	I (3,8)	II (13,7)	I (-)	I (-)	I (-)
<i>Orthotrichum sordidum</i>	I (-)	II (11,0)	I (-)	I (-)	II (24,2)
<i>Plagiothecium svalbardense</i>	I (-)	I (2,4)	I (-)	I (-)	II (17,4)
<i>Salix caprea</i>	II (29,8)	0 (-)	I (-)	I (1,7)	I (-)
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	II (51,7)	0 (-)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Carex pallida</i>	II (25,8)	II (23,6)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Polytrichum commune</i>	I (4,2)	I (-)	I (-)	II (18,7)	I (-)
<i>Dicranum japonicum</i>	I (-)	II (15,1)	I (-)	0 (-)	II (21,9)
<i>Dicranum undulatum</i>	I (-)	II (12,0)	I (-)	II (6,1)	II (4,6)
<i>Campanula punctata</i>	II (12,9)	III (47,4)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Cladonia coniocraea</i>	I (-)	II (33,1)	I (-)	I (-)	I (-)
<i>Brothera leana</i>	I (1,8)	II (17,2)	I (-)	0 (-)	II (9,3)
<i>Salix taraikensis</i>	II (25,7)	0 (-)	I (4,5)	I (-)	I (-)
<i>Sambucus racemosa</i>	I (6,7)	II (30,1)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Pyrola incarnata</i>	II (18,6)	II (24,8)	I (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	I (-)	III (42,3)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Pylaisia selwynii</i>	I (4,6)	II (31,0)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Ribes triste</i>	I (-)	II (34,4)	I (-)	0 (-)	II (8,0)
<i>Vulpicidia pinastri</i>	I (4,0)	I (10,3)	I (-)	I (-)	II (11,8)
<i>Cladonia rangiferina</i>	I (-)	II (31,5)	I (-)	II (7,6)	I (-)
<i>Pohlia nutans</i>	I (-)	I (-)	I (-)	I (-)	II (18,8)

Окончание табл. 1

Код синтаксона	1.a	1.b	2.a	2.b	2.c
<i>Equisetum pratense</i>	II (48,8)	0 (-)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Evernia mesomorpha</i>	I (-)	I (9,6)	I (-)	I (4,7)	I (3,4)
<i>Carex falcata</i>	II (26,0)	0 (-)	0 (-)	I (-)	I (5,9)
<i>Swida alba</i>	I (20,3)	I (9,4)	I (-)	0 (-)	I (-)
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	I (-)	I (10,8)	I (-)	I (-)	II (12,4)
<i>Dicranum species</i>	I (0,2)	I (4,8)	I (2,8)	I (-)	I (0,2)
<i>Cladonia gracilis</i>	I (-)	I (11,3)	I (-)	I (-)	II (12,8)
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I (-)	II (31,3)	I (-)	I (-)	I (-)
<i>Geranium erianthum</i>	II (37,8)	I (0,9)	0 (-)	0 (-)	0 (-)
<i>Carex chloroleuca</i>	I (15,6)	I (20,0)	I (-)	0 (-)	0 (-)

Примеч.: Код синтаксона: 1.a – *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii typicum* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov 2024 subass. nov. hoc loco; 1.b – *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii rhythidietosum rugosi* subass. nov. hoc loco; 2.a *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii rhododendrosom daurici* subass. nov. hoc loco; 2.b – *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae* subass. nov. hoc loco; 2.c – *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis* subass. nov. hoc loco.

Римскими цифрами показаны классы постоянства, в скобках даны значения верности (%), рассчитанные в программе Juice (Tichy, 2002).

флоре (рис. 2). Близкое положение выделенных кластеров на ординационных диаграммах и дендрограммах (рис. 3) дает основания рассматривать данные синтаксоны как подчиненные одной ассоциации *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii*.

Третий, четвертый и пятый фитоценоны (2.a, 2.b и 2.c в табл. 1) отнесены к порядку *Rhododendro tomentosum-Laricetalia gmelinii* союзу *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii* Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004 и ассоциации *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002. Эта ассоциация объединяет флористически бедные лиственничные леса на многолетней мерзлоте, развивающиеся в условиях ультраконтинентального климата на равнинах (Ermakov et al., 2002; Krestov et al., 2009; Ermakov, 2019). Из семи диагностических видов ассоциации, приведенных в публикации П. В. Крестова с соавторами (Krestov et al., 2009), достаточно высокие значения верности и встречаемости демонстрируют четыре вида и еще один (*Duschekia fruticosa*) из упомянутых в статье Н. Б. Ермакова (Ermakov, 2019) (см. табл. 1). Практически отсутствуют какие-либо характерные виды, ей несвойственные. Однако в наших описаниях отсутствуют или имеют сниженную встречаемость диагностические виды, которые маркируют условия слабо дренированных многолетнемерзлых почв: *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*,

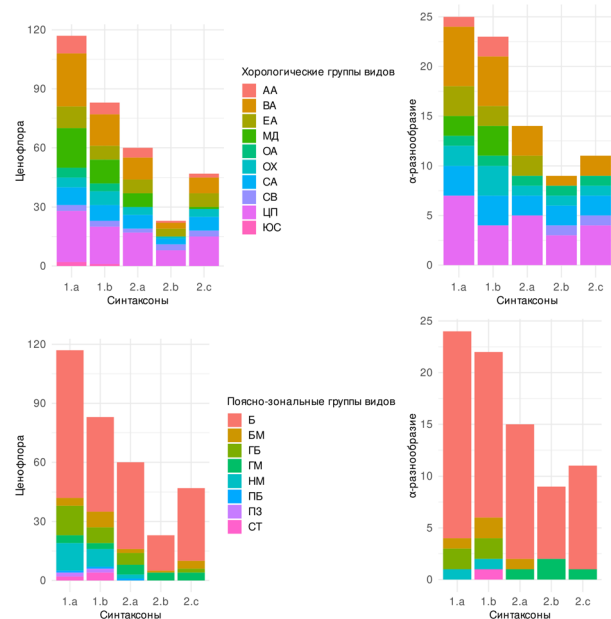


Рис. 2. Географический анализ ценофлор и  $\alpha$ -разнообразия. Хорологические группы видов: АА – американо-азиатская; ВА – восточноазиатская; ЕА – евразийская; МД – манчжуро-даурская; ОА – общеазиатская; ОХ – охотская; СА – североазиатская; СВ – северо-восточноазиатская; ЦА – центральноазиатская; ЦП – циркумполярная; ЮС – южносибирская; поясно-зональные группы видов: Б – бореальная; БМ – бореально-монтанная; ВВ – гольцовая; ГВ – гемибореальная или пребореальная; ГМ – гипопарктмонтанная; НМ – неморальная; ПЗ – плюризонная; СТ – степная.

*Vaccinium uliginosum* из упомянутых Krestov et al. (2009), и еще 6 из приведенных в Ermakov (2019) (которые, однако, не превышают II класс встречаемости в ценофлоре ассоциации согласно Krestov et al., 2009). Это подчеркивает существующее несоответствие между нашими сообществами и диагнозом ассоциации, описывающей лиственничные леса Центрально-Якутской равнины. Однако выделение на нашем материале независимой ассоциации для обедненных горных лесов затруднительно, поскольку отсутствуют сколько-нибудь характерные виды, могущие служить диагностическими. Для наших сообществ повышенная встречаемость по сравнению с ассоциацией *R. t.–L. g.* (разница два класса встречаемости и более) наблюдается у небольшого набора видов: *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Sorbus sibirica*, *Dicranum montanum*, *Dicranum scoparium*, *Jochenia pallescens*, *Platygyrium repens*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum fuscescens*, *Aquilonium plicatulum*, *Ptilium crista-castrensis*, которые однако в большинстве своем имеют низкие значения верности и не могут быть диагностическими, так как встречаются в самых различных сообществах. В ценофлоре ассоциации на нашем материале абсолютно преобладают бореальные виды и участвуют виды гипарктомонтанной поясной-зональной группы видов (рис. 2).

Для подтверждения правомерности отнесения рассматриваемых сообществ с хребта Тукурингра к ассоциации *Rhododendro tomentosi–Laricetum gmelinii* мы сравнили наши данные и с другими синтаксонами, распространенными в Приамурье и Восточной Сибири. Флористически близки к рассматриваемым лесам ассоциации *Duschekio fruticosae–Laricetum cajanderi* Pestryakov ex Krestov 2009 и *Vaccinio vitis-idaeae–Piceetum jezoensis* Krestov et Nakamura 2002 союза *Pino pumilae–Piceion jezoensis* Krestov et Nakamura ex Korznikov et Krestov 2023 порядка *Abieti–Piceetalia jezoensis* Miyawaki, Ohba, Okuda, Nakayama et Fujiwara 1968. Также повышенная встречаемость *Pinus pumila* сближает наши сообщества с союзом субальпийских лиственничных кустарничково-мохово-лишайниковых редколесий *Cladonio stellaris–Laricion gmelinii* Anenkhonov et Chytry 1998, однако из десяти его диагностических видов представлены только два. Хотя его диагноз подразумевает включение как подгольцовых редколесий, так и лесов верхней части горнотаежного пояса с развитым кустарниковым ярусом из подгольцовых

видов (Ermakov, 2019), изучение подчиненных ассоциаций не позволяет отнести наши сообщества к какой-либо из них, тогда как выделение новой ассоциации затруднено по описанным выше причинам.

Порядок *Abieti–Piceetalia jezoensis* объединяет бореальные леса Северной Азии в условиях океанического и субокеанического климата, эти сообщества преимущественно представлены хвойными лесами, сформированными елью аянской, тогда как лиственница образует сукцессионные и/или эдафические их варианты. Описания, отнесенные к фитоценозу 2.с, близки по диагнозу к ассоциации *Vaccinio vitis-idaeae–Piceetum jezoensis* порядка *Abieti–Piceetalia jezoensis*. Эта ассоциация является центральной и наиболее флористически бедной в своем порядке и союзе (Krestov, Nakamura, 2002). Диагностическая комбинация этой ассоциации ограничена двумя видами – *Vaccinium vitis-idaea* и *Cladonia rangiferina*, а флористически бедный состав подчиненных ярусов сближает данную ассоциацию с некоторыми рассматриваемыми лиственничными лесами.

Схожая закономерность возникает и с сообществами ассоциации *Duschekio fruticosae–Laricetum cajanderi*. Эта ассоциация характерна для зональных участков субконтинентального сектора южной и средней подзон таежной зоны Северо-Восточной Азии, в том числе в средней части бассейна Амура (Krestov et al., 2009). Встречается на умеренно влажных олиготрофных участках на пологих и умеренно крутых склонах, лесной полог образован лиственницей, в кустарниковом ярусе доминирует ольховник кустарниковый. Травяно-кустарничковый ярус сложен комплексом таежных кустарничков и трав, а хорошо развитый моховый ярус представлен таежными видами зеленых мхов, что очень точно соответствует характеристикам исследуемых нами лесов. При этом, из трех диагностических видов ассоциации два вида не встречаются на хребте Тукурингра (*Spiraea betulifolia* и *Ledum hypoleucum*), в то же время третий – *Duschekia fruticosa* – представлен в широком спектре местообитаний.

На рис. 3 показано сравнение ценофлор двух упомянутых ассоциаций союза *Pino pumilae–Piceion jezoensis* и ассоциации *Rhododendro tomentosi–Laricetum gmelinii* на основании литературных данных (Krestov, Nakamura, 2002; Krestov et al., 2009). Из приведенных диаграмм видно, что большая часть уникальных видов

для каждой из ценофлор имеет низкую встречаемость (значения взяты из синоптических таблиц упомянутых публикаций) и соответственно не может быть использована для различения ассоциаций. В то же время только три диагностических вида ассоциации *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii* мы видим в числе уникальных видов с классом встречаемости II и выше. Два из них, а именно *Aulacomnium palustre* и *Tomentypnum nitens*, обладают низкой встречаемостью уже на нашем материале, подчеркивая отличия между типовыми сообществами синтаксона и сообществами хребта Тукурингра. Исходя из соображений соответствия диагностических видов ассоциации критериям встречаемости и характерности, вероятно, их состав для *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii* должен быть пересмотрен.

На рис. 4 представлены результаты многомерной ординации и кластерного анализа, основанного на составе ценофлор выделенных нами фитоценонов с одной стороны и ранее описанных синтаксонов с учетом класса встречаемости, рассчитанном на нашем материале для выделенных фитоценонов и взятом из соответствующих таблиц оригинальных публикаций для ранее описанных синтаксонов (Krestov, Nakamura, 2002; Krestov et al, 2009). Однако при сравнении полных ценофлор наши фитоценоны оказываются ближе друг к другу, чем к существующим синтаксонам, включая ассоциацию *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii*. Предположительно, это может быть вызвано влиянием масс-эффекта, за счет чего, помимо основного флористического костяка, сообщества включают также множество случайных видов из региональной флоры, что препятствует сближению сообществ, описанных на материале из разных локаций. Для проверки этого предположения был проведен аналогичный анализ, в котором виды с классом встречаемости I были исключены. В этом случае проявилась связь следующих пар сообществ: *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii typicum* и *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco, и *Duschekio fruticosae-Laricetum cajanderi* с *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii rhododendretosum daurici* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco. С другой стороны, по результатам сравнения ценофлор ассоциация *Vaccinio vitis-idaeae-Piceetum jezoensis* не демонстрирует исключительной близости

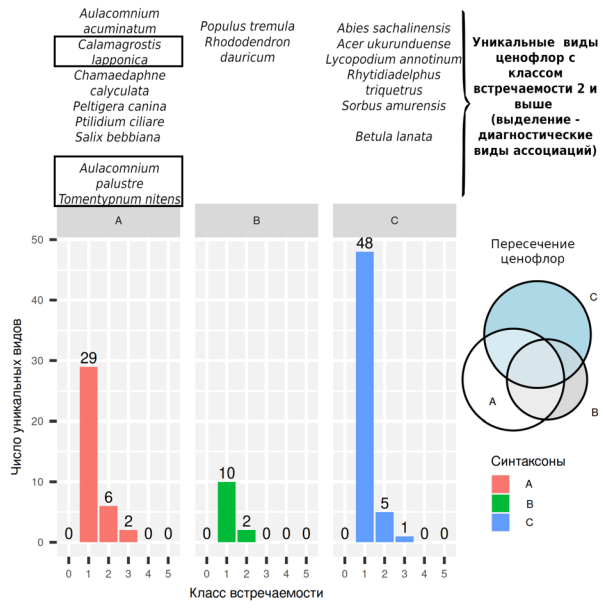


Рис. 3. Сравнение ценофлор ассоциаций: А – *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii*; В – *Duschekio fruticosae-Laricetum cajanderi*; С – *Vaccinio vitis-idaeae-Piceetum jezoensis*. Состав ценофлор и классы встречаемости видов определены в соответствии с публикациями Krestov, Nakamura, 2002 и Krestov et al., 2009.

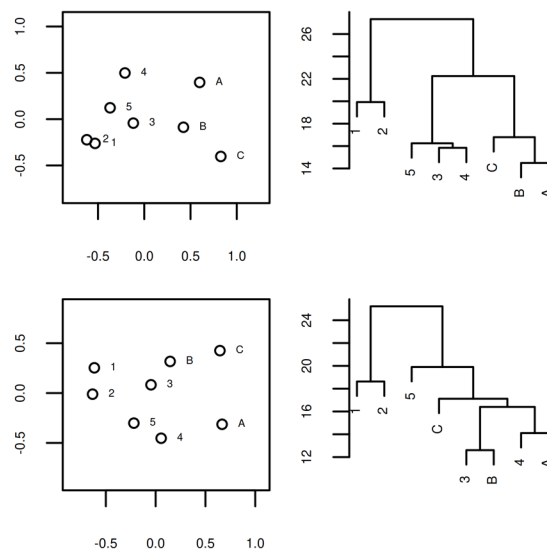


Рис. 4. Сравнение ценофлор оригинальных синтаксонов (1–5) и описанных ранее в литературе методом неметрического шкалирования (NMDS) и кластерного анализа (мера Жаккара, метод Уорда): А – *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii*; В – *Duschekio fruticosae-Laricetum cajanderi*; С – *Vaccinio vitis-idaeae-Piceetum jezoensis*. Верхняя пара диаграмм – на основе полных составов ценофлор, нижняя – исключая виды с классом встречаемости I.

сти к сообществам, выделенным нами в субассоциацию *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco, несмотря на физиономически близкий к ельникам характер последних. Однако, помимо исключения из анализа части ценофлоры, что определенно снижает значимость результатов, сблизить между собой субассоциацию *rhododendretosum daurici* и ассоциацию *Duschekio fruticosae-Laricetum cajanderi* препятствует предположительное широкое распространение нашего синтаксона в Приамурье и Забайкалье в соответствии с литературными данными, что вступает в противоречие с климатически обусловленными границами ареала порядка *Abieti-Piceetalia*. Несмотря на противоречивые результаты анализа, вопрос о статусе наших синтаксонов *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae* и *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii rhododendretosum daurici* и их близости ранее описанным сообществам мы решаем в пользу описания новых синтаксонов в составе одной ассоциации на основании подчеркнутых географических, экологических и флористических различий и в соответствии с результатом сравнения полных ценофлор. Подчинение субассоциации *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis* также вызывает сомнение, в ней присутствуют три из пяти диагностических вида союза *Pino pumilae-Piceion jezoensis*, однако результаты кластеризации свидетельствуют, что ее ценофлора сильно отличается от других ассоциаций союза, распространенных в регионе и имеющих близкий диагноз. В то же время виды, уникальные для наших сообществ, – *Carex globularis*, *Sanionia uncinata*, *Pylaisiadelphina tenuirostris*, *Dicranum polysetum*, *D. montanum*, *D. fuscescens*, *D. fragilifolium*, *Calamagrostis lapponica*, *Tetraphis pellucida*, *Stereodon plicatulus*, *Pylaisia polyantha*, *Ptilidium pulcherrimum*, *P. ciliare*, *Pohlia nutans*, *Platygirium repens*, *Orthothrichum sordida*, *Lepidozia reptans*, *Hypnum pallescens*. Учитывая низкие значения верности большинства из них (в первую очередь мхов), описание новой ассоциации, подчиненной союзу *Pino pumilae-Piceion jezoensis*, на этом материале затруднительно, а диагностическое значение таких видов, как *Carex globularis* и *Calamagrostis lapponica*, сблизает эти сообщества с двумя предыдущими нашими ассоциациями, что соответствует результатам кластеризации полных ценофлор.

### Продромус бореальных лиственничных лесов хребта Тукурингра

- Класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939  
 Порядок *Lathyro humilis-Laricetalia cajanderi*  
 Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002  
 Союз *Rhododendro dauricae-Laricion gmelinii*  
 Ermakov et al. 2002  
 Acc. *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii*  
 Ryabenko, Dudov et Bocharnikov 2024  
 Субасс. *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii typicum* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov 2024  
 Субасс. *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii rhythidietosum rugosi* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco  
 Порядок *Rhododendro tomentosum-Laricetalia gmelinii* Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004  
 Союз *Rhododendro tomentosum-Laricion gmelinii* Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004  
 Acc. *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002  
 Субасс. *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii rhododendrosom daurici* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco  
 Субасс. *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco  
 Субасс. *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis* Ryabenko, Dudov et Bocharnikov subass. nov. hoc loco

### Характеристика выделенных синтаксонов

Acc. *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii* (табл. 1, синтаксоны 1.a и 1.b; см. прил. 1 на сайте журнала табл. 1, описания 1–10; табл. 2, описания 1–10).

Субассоциация *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii typicum* (табл. 1, синтаксон 1.a) объединяет лиственничные и березово-лиственничные леса с *Rhododendron dauricum* с полидоминантным травяно-кустарничковым ярусом, сложенным осоками (*Carex vanheurckii*), травами (*Lathyrus humilis*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus arcticus*, *Saussurea dubia*, *Trientalis europaea*) и брусникой. Характеристика субассоциации совпадает с таковой ассоциации и приведена в статье Ryabenko et al., 2024.

Субасс. *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii rhythidietosum rugosi* subass. nov. hoc loco (табл. 1, синтаксон 1.b; см. прил. 1 на сайте журнала табл. 1, описания 1–10; табл. 2, описания 1–10). Лиственничные и березово-лиственничные с примесью ели леса петрофитные ритидиевые, приурочены к крупноглыбистым залесенным осыпям.

**Номенклатурный тип** (*holotypus hoc loco*): см. на сайте журнала в приложении табл. 1, 2, описание 1. Географические координаты (WGS84): N54.25050°, E126.90200°. Дата описания: 26 августа 2016 г. Локализация: Амурская область, Зейский р-н, Зейский государственный природный заповедник, хр. Тукурингра, левый борт долины ключа Разведочный близ линии его водораздела с р. Гилюем; высота над ур. м.: 404 м; экспозиция склона: южная; крутизна: 30°. Авторы описания: С. В. Дудов, М. Н. Кожин; оригинальный код описания: z232, площадь: 400 м<sup>2</sup>. Покрытия и высоты ярусов (здесь и далее А – древесный, В – кустарниковый, В1 – подрост; С – травяно-кустарничковый, D – мохово-лишайниковый): А: 20 %, 17 м, В: 20 %, 2,0 м, С: 15 %, 50 см, D: 45 %. Флористический состав: А1: *Larix gmelinii* 2, *Betula platyphylla* 2, *Populus tremula* 1, А2: *Picea ajanensis* +, В1: *Larix gmelinii* +, *Sorbus sibirica* +, *Picea ajanensis* +, *Betula platyphylla* +, *Populus tremula* r, В: *Swida alba* 1, *Spiraea ussuriensis* 1, *Rhododendron dauricum* +, *Rosa acicularis* +, *Rubus matsumuranus* +, С: *Calamagrostis amurensis* 2, *Vaccinium vitis-idaea* 1, *Carex pallida* +, *Carex subbracteata* +, *Carex chloroleuca* +, *Gymnocarpium jessoense* +, *Carex nanella* +, *Adenophora sublata* +, *Lathyrus humilis* +, *Atragene ochotensis* +, *Convallaria keiskei* +, *Dryopteris fragrans* +, *Euphorbia discolor* +, *Chamaenerion angustifolium* +, D: *Abietinella abietina* 2, *Rhytidium rugosum* 2, *Hedwigia kuzenevae* 1, *Barbilophozia barbata* +, *Dicranum montanum* +, *Eurhynchiastrum pulchellum* +, *Grimmia longirostris* +, *Homalia trichomanoides* +, *Parmelia omphalodes* +, *Platygyrium repens* +, *Pseudoleskeella nervosa* +, *Sanionia uncinata* +, *Schistidium* sp. +, *Schistostega pennata* +, *Xanthoparmelia* sp. +, *Dicranum fuscescens* r, *D. polysetum* r, *D. schljakovii* r, *D. undulatum* r, *Ceratodon purpureus* r, *Cladonia amaurocraea* r, *C. chlorophaea* r, *C. coniocraea* r, *C. cornuta* r, *C. macilenta* r, *C. rangiferina* r, *Cynodontium strumiferum* r, *Ptilidium ciliare* r, внеярусная растительность: *Brothera leana* +, *Brigantinea fuscolutea* +, *Ortotrichum obtusifolium* +, *O. sordidum* +, *Ptilidium pulcherrimum* +, *Pylaisia selwynii* +.

**Диагностические виды:** *Abietinella abietina*, *Gymnocarpium jessoense*, *Hedwigia kuzenevae*, *Polypodium sibiricum*, *Spiraea ussuriensis*, *Rhytidium rugosum*.

**Состав и структура.** В древесном ярусе высотой около 20 м доминируют лиственница Гмелина, береза плосколистная, иногда с примесью

ели аянской. Сомкнутость в среднем составляет  $0,44 \pm 0,08$ , варьируя от 0,2 до 0,8. Кустарниковый ярус развит слабо, состоит из рододендрона даурского и спирей средней и уссурийской. Среднее покрытие составляет  $16 \pm 4 \%$ , высота – 1,4–2,2 м. Травяно-кустарничковый ярус, представленный в основном *Calamagrostis purpurea*, *Carex subbracteata*, *Gymnocarpium jessoense*, *Vaccinium vitis-idaea*, в среднем тоже имеет относительно невысокое покрытие  $16 \pm 4 \%$ , порой не превышает нескольких процентов, изредка может достигать 40 % проективного покрытия. Высота травостоя в основном – около 10 см, самые высокие травы достигают 40 см. Мохово-лишайниковый ярус образован преимущественно *Abietinella abietina*, *Hedwigia kuzenevae*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidium rugosum*, хорошо развит, достигая иногда почти сплошного покрытия. Среднее проективное покрытие мхов  $61 \pm 7 \%$ . Ценофлора субассоциации насчитывает 88 видов сосудистых растений, 93 видов мохообразных, 58 видов лишайников. Средняя видовая насыщенность на площадке 400 м<sup>2</sup>:  $23 \pm 1$  вид сосудистых растений.

**Экология и распространение.** Леса субассоциации встречаются в нижней части горнотаежного пояса, на высоте 300–700 м над ур. м. Приурочены как к нижним, так и к верхним частям крутых осыпных склонов бортов долин. Вероятно, географическое распространение субассоциации может маркироваться распространением *Spiraea ussuriensis*.

Акк. ***Rhododendro tomentosi-Laricetum gmelinii*** Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002 (табл. 1, синтаксоны 2.a, 2.b, 2.c; см. прил. 1 на сайте журнала табл. 2, описания 11–40; табл. 3, описания 11–40). Лиственничные, березово-лиственничные и елово-лиственничные леса с доминированием брусники, вейника, багульника или зеленомошные.

Диагностические виды (цит. по: Krestov et al., 2009): *Ledum palustre*, *Betula divaricata*, *Duschekia fruticosa*, *Calamagrostis lapponica*, *Pinus pumila*, *Aulacomnium palustre* (\*<sup>1</sup>), *Tomentypnum nitens* (\*), *Vaccinium uliginosum* (\*), *Carex globularis* (\*).

На территории нашего исследования леса, отнесенные к данной ассоциации, представлены в различных экотопах горнотаежного пояса, на склонах различной крутизны и экспозиции, на разных высотных ступенях и в различных

<sup>1</sup> Не достигает пороговых значений верности и/или встречаемости на нашем массиве описаний.

почвенно-литологических условиях. При этом разнообразии условий местообитаний бедный флористический состав сообществ затрудняет разграничение синтаксонов. Традиционно различают брусничные, моховые и багульниковые лиственничные леса (Sochava, 1957; Plinskaya, Brysova, 1965). Однако флористический состав этих лесов оказывается схож, какие-либо закономерности в его изменении слабо выражены и трудно уловимы, а географический анализ флор позволяет обнаружить некоторые общие тенденции. В границах данной ассоциации мы предлагаем рассматривать три синтаксона ранга субассоциации.

Субасс. *Rhododendro tomentosum-Laricetum gmelinii rhododendrosom daurici* subass. nov. hoc loco (табл. 1, синтаксон 2.а; см. прил. 1 на сайте журнала табл. 2, описания 11–20; табл. 3, описания 11–20). Лиственничные и березово-лиственничные леса флористически бедные рододендровые с доминированием брусники, вейника или багульника.

**Номенклатурный тип** (*holotypus* hoc loco): см. прил. 1 на сайте журнала табл. 1, 2, описание 11. Географические координаты (WGS84): N54.00365°, E127.07011°. Дата описания: 4 июля 2024 г. Локализация: Амурская область, Зейский район, Зейский государственный природный заповедник, хребет Тукурингра, сопка к северу от кордона «34 км», верхняя часть склона; экспозиция склона: юго-восточная; крутизна: 20°. Автор описания: О. И. Рябенко; оригинальный код описания: 24-2, площадь: 400 м<sup>2</sup>. Покровы и высоты ярусов: А: 50 %, 19 м, В: 13 %, 1,5 м, В1: 45 %, 5 м, С: 85 %, 30 см. Флористический состав: А: *Larix gmelinii* 3; В1: *Larix gmelinii* 3, *Betula platyphylla* 1, *Populus tremula* +, *Pinus pumila* +; В: *Rhododendron dauricum* 2, *Duschekia fruticosa* 1, *Rosa acicularis* +, *Salix bebbiana* +, *Salix brachypoda* +, *Rubus matsumuranus* +; С: *Calamagrostis purpurea* 2, *Vaccinium vitis-idaea* 4, *Rubus arcticus* 1, *Atragene ochotensis* +, *Carex vanheurckii* +, *Maianthemum bifolium* +, *Trientalis europaea* +, *Viola brachyceras* +, *Lilium pensylvanicum* +, *Pedicularis labradorica* +, *Convallaria keiskei* +.

Диагностические виды: *Calamagrostis purpurea*, *Maianthemum bifolium*, *Rhododendron dauricum*.

**Состав и структура.** Древесный ярус не превышает 20 м и образован лиственницей и березой плосколистной, иногда с примесью ели аянской и осины. Сомкнутость древостоя в среднем 0,62 ± 0,04, в зависимости от нарушенности из-

меняется в широких пределах: от 0,1 до 1. В кустарниковом ярусе высотой в среднем 1,3 ± 0,1 м доминирует ольховник кустарниковый и рододендрон даурский, иногда с участием кедрового стланика. Проективное покрытие кустарников в среднем 21 ± 5 %, но иногда может достигать 90 % или почти отсутствовать. В травяно-кустарниковом ярусе (высотой в среднем 30 см) наиболее обильны и часты: *Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium vitis-idaea*, проективное покрытие в среднем – 68 ± 5 %, иногда формируются мертвопокровные участки или сплошной покров до 90 %. Моховый ярус образован преимущественно *Hylocomium splendens* с примесью *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum girgensohnii*, но сплошной покров образует редко, а иногда может полностью отсутствовать, в среднем его покрытие – 9 ± 4 %. В ценофлоре ассоциации всего 62 вида сосудистых растений, 59 видов мохообразных, 23 вида лишайников. Средняя видовая насыщенность: 15 ± 1 вид сосудистых растений на 400 м<sup>2</sup>.

**Экология и распространение.** Встречаются в нижней и средней части горнотаежного пояса, в диапазоне высот 300–950 м над ур. м., на крутых склонах и выположенных вершинах. По-видимому, могут играть роль послепожарных стадий на месте сообществ ассоциации *Lathyro humilis-Laricetum gmelinii*. Лиственничные рододендроновые вейниково-брусничные леса упоминаются для южного макросклона в Западной части хр. Тукурингра (Gribova, 1969). Помимо этого, согласно карте растительности из Атласа Забайкалья (Sochava, 1967), горные лиственничные леса преимущественно с подлеском из рододендрона широко представлены на склонах Икатского, Шилкинского, Борщовочного и прилегающих к нему хребтов в междуречье Аргуни и Шилки, на водоразделах бассейнов Селенги и Витима, а также на склонах Байкальского хребта и хребтов Станового нагорья, имеются описания таких лесов из Забайкалья и Южной Якутии (Poplavskaya, 1912; Sukachyov, 1912). Их широкое распространение на севере Амурской области показано на карте растительности зоны БАМ (Belov, Lavrenko, 1977) и упоминается в очерках растительности (Dokturovskiy, 1909; Isaev, Kuznecova, 2010). Есть сведения о присутствии на Малом Хингане (Vasilev, 1937). Также в литературе встречается упоминание подобных сообществ на Лено-Виллюйской равнине (Abolin, 1929), в бассейне реки Амгунь в Хабаровском

крае (Karpenko, 1969). Повышенная роль в сообществах кустарника *Rhododendron dauricum* отражает влияние сообществ порядка *Lathyro humilis-Laricetalia cajanderi*.

Субасс. *Rhododendro tomentos-Laricetum gmelinii betuletosum divaricatae* subass. nov. hoc loco (табл. 1, синтаксон 2.b; см. прил. 1 на сайте журнала табл. 2, описания 21–30; табл. 3, описания 21–30). Лиственничные и березово-лиственничные леса брусничные и багульниковые, с ерником в подлеске.

**Номенклатурный тип** (*holotypus* hoc loco): см. прил. 1 на сайте журнала табл. 1, 2, описание 21. Географические координаты (WGS84): N54.07804°, E126.91823°. Дата описания: 13 июля 2013 г. Локализация: Амурская область, Зейский район, Зейский государственный природный заповедник, южный макросклон хребта Тукурингра в 3,2 км к востоку от кордона «52-й км», пологонаклонная поверхность водораздела; высота над ур. м.: 860 м; экспозиция склона: юго-восточная; крутизна: 1°. Авторы описания: С. В. Дудов, К. В. Котельникова; оригинальный код описания: z046, площадь: 400 м<sup>2</sup>. Покрытия и высоты ярусов: А: 50 %, 15 м, В: 50 %, 1,8 м, В1: 5 %, С: 60 %, 60 см, D: 80 %. Флористический состав: А: *Larix gmelinii* 3, В1: *Larix gmelinii* 4, *Betula platyphylla* +, *Picea ajanensis* +, *Salix caprea* +, В: *Betula divaricata* 4, *Salix bebbiana* +, *Salix taraiensis* +, С: *Vaccinium vitis-idaea* 4, *Ledum palustre* 1, *Calamagrostis lapponica* +, *Carex globularis* +, D: *Pleurozium schreberi* 3, *Sanionia uncinata* 2, *Ptilium crista-castrensis* 1, *Hylocomium splendens* +, *Polytrichum commune* +, *Rhytidium rugosum* +, *Dicranum elongatum* +, *D. scoparium* +, *D. polysetum* +, *Ptilidium pulcherrimum* +.

Диагностические виды: *Betula divaricata*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

**Состав и структура.** Древесный ярус, высотой в среднем 15 м, образован лиственницей Гмелина, березой плосколистной, иногда с примесью ели аянской, сомкнутость древостоя в среднем  $0,60 \pm 0,04$ , изменяется в пределах от 0,4 до 0,9. Кустарники представлены березкой развесистой, ольховником кустарниковым, кедровым стлаником, их высота в среднем достигает  $1,9 \pm 0,3$  м, а проективное покрытие –  $21 \pm 8$  % (до 80 %). Доминанты травяно-кустарничкового покрова: *Calamagrostis lapponica*, *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, его проективное покрытие составляет в среднем  $59 \pm 7$  % (от 5 до 100), а высота – до 70 см, в среднем 20–40 см. Мохово-лишайниковый ярус хорошо выражен. Наи-

более обильны *Hylocomium splendens*, в меньшей степени *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Sphagnum girgensohnii*. Их проективное покрытие может достигать 90 %, но в среднем составляет  $42 \pm 8$  %. Видовое богатство: всего 23 вида сосудистых растений, 57 видов мохообразных, 19 видов лишайников. Средняя видовая насыщенность:  $9 \pm 0$  видов сосудистых на площадку.

**Экология и распространение.** Встречаются почти на всем протяжении лиственничного подпооя горнотаежного пояса, диапазон высот – 400–950 м над ур. м. Приурочены к крутым склонам, особенно на затененных экспозициях и на выположенных вершинах сопков. В центральных районах хребта являются доминирующими сообществами. Лиственничные багульниковые леса широко распространены в Восточной Сибири и описаны во многих работах (Sukachyov, 1912; Tyulina, 1962; Panarin, 1965). В отличие от типовых сообществ ассоциации, не проявляют признаков заболачивания. Также характерно повышенное участие подгольцовых видов кустарников, что демонстрирует влияние сообществ союза *Cladonio stellaris-Laricion gmelinii* Anenkhonov et Chytry 1998, особенно на верхнем пределе распространения.

Субасс. *Rhododendro tomentos-Laricetum gmelinii piceetosum ajanensis* subass. nov. hoc loco (табл. 1, синтаксон 2.c; см. прил. 1 на сайте журнала табл. 2, описания 31–40; табл. 3, описания 31–40). Лиственничные, елово-лиственничные и лиственнично-еловые леса зеленомошные и бруснично-зеленомошные.

**Номенклатурный тип** (*holotypus* hoc loco): см. прил. 1 на сайте журнала табл. 1, 2, описание 31. Географические координаты (WGS84): N54.10557°, E126.92468°. Дата описания: 06 августа 2019. Локализация: Амурская область, Зейский район, Зейский государственный природный заповедник, хребет Тукурингра, в 2 км к северо-востоку от кордона «52-й км», левый борт первого правого притока р. Большая Эракингра; высота над ур. м.: 778 м; экспозиция склона: юго-западная; крутизна: 3°. Авторы описания: О. И. Рябенко; оригинальный код описания: 0–21, площадь: 400 м<sup>2</sup>. Покрытия и высоты ярусов: А – 80 %, 20 м, В1 – 10 %, 3 м, В – 1 %, 1,8 м, С – 35 %, 20 см, D – 95 %. Флористический состав: А: *Larix gmelinii* 4, *Picea ajanensis* 2, А2: *Sorbus sibirica* +, В1: *Larix gmelinii* 1, *Picea ajanensis* 1, *Betula lanata* r; В: *Pinus pumila* +; С: *Vaccinium vitis-idaea* 3, *Linnea borealis* +, *Calamagrostis lapponica* r; D: *Hylocomium splendens* 3, *Ptilium*

*crista-castrensis* 2, *Pleurozium schreberi* 3, *Stereodon plicatulus* +, *Dicranum bardunovii* +, *D. fuscescens* +.

Диагностические виды: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Picea ajanensis*, *Ptilium crista-castrensis*.

**Состав и структура.** Древесный ярус, высотой до 25 м, образован лиственницей Гмелина и елью аянской (часто формирует выраженный второй ярус), сомкнутость древостоя в среднем  $0,61 \pm 0,05$ . Ярус может быть редуцирован до минимума вследствие пожарных нарушений. Среди кустарников доминируют ольховник кустарниковый и кедровый стланик, высотой в среднем  $1,8 \pm 0,2$  м, но как правило ярус слабо развит: среднее проективное покрытие –  $6 \pm 2$  % (до 25 % в единичных случаях). Основные доминанты травяно-кустарничкового покрова: *Calamagrostis lapponica*, *Carex globularis*, *Vaccinium vitis-idaea*, среднее проективное покрытие –  $42 \pm 7$  % (редко – до 90 %), а высота яруса редко превышает 50 см, в среднем составляет 20–30 см. Мохово-лишайниковый ярус хорошо выражен. Наиболее обильны *Hylocomium splendens*, в меньшей степени *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Sphagnum girgensohnii*. Их проективное покрытие в среднем составляет  $77 \pm 7$  % (как правило от 60 до 100 %), в единичных случаях ярус не развит.

Видовое богатство: всего 49 видов сосудистых растений, 100 видов мохообразных, 25 видов лишайников. Средняя видовая насыщенность:  $12 \pm 1$  видов сосудистых на площадку.

**Экология и распространение.** На изучаемой территории находятся на границе с еловыми лесами и могут представлять собой длительно-производные пирогенные стадии на месте еловых лесов. В связи с этим могут встречаться на разных высотах в зависимости от экспозиций: на затененных влажных склонах встречаются на высотах от 300 м над ур. м., в горы поднимаются до 1000 м над ур. м. Высокая представленность диагностических видов союза *Pino pumilae-Piceion jezoensis* порядка *Abieti-Piceetalia jezoensis* отражает влияние подобных сообществ и позволяет предположить, что данная ассоциация может быть распространена по границе ареала этих высших синтаксонов с ареалом порядка *Rhododendro tomentos-Laricetalia gmelinii*. Лиственничные зеленомошные леса специфичны для гор Восточной Сибири и Дальнего Востока, приводятся для Нижнего Приамурья (Starikov, 1961), Северного Сихотэ-Алиня (Gukov, 2009), Приохотья (Doronina, 1973; Dudov, 2011) и Кам-

чатки (Neshataeva, 2009). Упомянутые пределы их распространения пересекаются с ареалом ели аянской, однако схожие по составу брусничные лиственничные леса широко распространены в Забайкалье и Южной Якутии (Sukachyov, 1912; Panarin, 1965; Panarin et al., 1980).

### Заключение

Проведенное исследование позволило впервые дать детальную эколого-флористическую характеристику бореальных лиственничных лесов хребта Тукурингра в системе классификации Й. Браун-Бланке. Выделение четырех новых субассоциаций в классе *Vaccinio-Piceetea* дополняет существующие схемы классификации бореальной растительности Дальнего Востока. Сложности в принятии синтаксономических решений связаны с расположением изучаемой территории на пересечении основных порядков класса *Vaccinio-Piceetea*, к которым относятся существующие синтаксоны лиственничных лесов из *Larix gmelinii*. Несмотря на присутствие диагностических видов трех классов, нами выбрана стратегия рассмотрения близких по составу обедненных сообществ в качестве субассоциаций одной ассоциации, наиболее близкой им по составу ценофлоры и диагностической комбинации видов – *Rhododendro tomentos-Laricetum gmelinii*. Каждая субассоциация отражает преобладание примеси видов, характерных для того или иного смежного высшего синтаксона: *R. t.-L. g. rhododendrosum daurici* – для видов пор. *Lathyro humilis-Laricetalia cajanderi*, союза *Rhododendro dauricae-Laricion gmelinii*, *R. t.-L. g. betuletosum divaricatae* – влияние сообществ *Cladonio stellaris-Laricion gmelinii*, *R. t.-L. g. piceetosum ajanensis* – соответствует союзу *Pino pumilae-Piceion jezoensis* порядка *Abieti-Piceetalia jezoensis*. Анализ литературы позволяет предположить широкое распространение описанных синтаксонов в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке; эти растительные сообщества часто выступают доминирующим компонентом растительного покрова. Разработанный продромус может служить основой для дальнейших исследований бореальных лесов Северо-Восточной Азии.

### Благодарности

Мы благодарны сотрудникам и администрации Зейского государственного природного заповедника в лице Е. В. и С. Ю. Игнатенко за

организацию полевых исследований. Мы признательны К. В. Дудовой, М. Н. Кожину и Н. С. Гамовой за помощь в сборе полевого материала в экспедициях, благодарим В. Д. Дзизюрову за ценные комментарии при работе над руко-

писью. Мы признательны Е. А. Игнатовой, В. Э. Федосову, А. В. Шкурко за определение мхов и Е. С. Кузнецовой за определение лишайников.

Исследование поддержано Программой развития МГУ, проект № 23-Ш07-66.

## REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Abolin R. I.** 1929. Geobotanical and soil description of the Lena-Vilyui plain. In: *Trudy komissii po izucheniyu Yakutskoy ASSR [Proceedings of the Commission for the Study of the Yakut ASSR]*. Vol. 10, No. 1. 380 pp. [In Russian] (**Аболин Р. И.** Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилуйской равнины // Труды комиссии по изучению Якутской АССР, 1929. Т. 10, № 1. 380 с.).
- Belov A. V., Lavrenko N. N.** 1977. Issues of geobotanical mapping of the Baikal-Amur Mainline zone. In: *Geobotanicheskoye kartografirovaniye [Geobotanical mapping]*. Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS, 1977. Pp. 3–19. [In Russian] (**Белов А. В., Лавренко Н. Н.** Проблемы геоботанического картографирования зоны Байкало-Амурской Магистрали // Геоботаническое картографирование. Л.: Изд-во АН СССР, 1977. С. 3–19).
- Braun-Blanquet J.** 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Wien: Springer Verlag. 866 pp.
- Cherdantseva V. Y., Pisarenko O. Y., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Fedosov V. E., Dudov S. V., Bakalin V. A.** 2018. Mosses of the southern Russian Far East, an annotated check-list. *Bot. Pacifica* 7(2): 53–81.
- Cherepanov S. K.** 1995. *Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredelnykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Plantae vasculares rossicae et civitatum collimitaneorum (in limicis URSS olim)]*. St. Petersburg: Mir i semya–95. 990 pp. [In Russian] (**Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья–95, 1995. 990 с.).
- Chytry M., Tichy L., Holt J., Botta-Dukát Z.** 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13(1):79–90.
- Dokturovskiy V. S.** 1909. Vegetation of the Nora and Mamyna river basins in the Amur Region. In: *Trudy pochvenno-botanicheskikh ekspeditsiy po issledovaniyu kolonizatsionnykh rayonov Aziatskoy Rossii. Chast 2. Botanicheskiye issledovaniya [Proceedings of soil and botanical expeditions to explore the colonization areas of Asian Russia, part 2. Botanical research]*. St. Petersburg: printing house Yu. N. Ehrlich. 90 pp. [In Russian] (**Доктуровский В. С.** Растительность бассейна рек Норы и Мамына в Амурской области // Тр. почв.-ботан. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатской России. Ч. 2. Ботан. исслед. СПб: типография Ю. Н. Эрлих, 1909. 90 с.).
- Doronina Yu. A.** 1973. *Flora i rastitelnost basseyna r. Udy [Flora and vegetation of the Uda river basin]*. Novosibirsk: Sibirskoe otdelenie izdatelstva Nauka. 150 pp. [In Russian] (**Доронина Ю. А.** Флора и растительность бассейна р. Уды. Новосибирск: Сибирское отделение изд-ва Наука, 1973. 150 с.).
- Dudov S. V.** 2011. A botanical and geographical sketch of Southwestern Dzhugdzhur (interfluvium of the Uchur, Jana and Maymakan rivers, Khabarovsk Territory). In: *Materialy Moskovskogo gorodskogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva [Materials of the Moscow City Branch of the Russian Geographical Society]*. Vol. 16. Moscow: RASKhN. Pp. 92–106. [In Russian] (**Дудов С. В.** Ботанико-географический очерк Юго-Западного Джугджура (междуречье рек Учур, Джана и Маймакан, Хабаровский край) // Материалы Московского городского отделения Русского географического общества. Серия Биогеография. Т. 16. М.: РАСХН, 2011. С. 92–106).
- Dudov S. V.** 2018. Large-scale vegetation mapping of the Zeya State Nature Reserve. *Geografia i prirodnye resursy [Geography and natural resources]* 4: 66–75. [In Russian] (**Дудов С. В.** Крупномасштабное картографирование растительности Зейского государственного природного заповедника // География и природные ресурсы, 2018. Вып.4. С. 66–75).
- Ermakov N. B.** 2019. Classification of taiga larch forests of the continental sector of Northern Eurasia (synopsis of syntaxa). In: *Sbornik nauchnykh trudov GNBS [Collection of scientific papers of GNBS]* 14: 78–95. [In Russian] (**Ермаков Н. Б.** Классификация таежных лиственничных лесов континентального сектора Северной Евразии (конспект синтаксонов) // Сборник научных трудов ГНБС, 2019. Т. 14. С. 78–95).
- Ermakov N., Cherosov M., Gogoleva P.** 2002. Classification of ultracontinental boreal forests in central Yakutiya. *Folia Geobot.* 37: 419–440.
- Gribova S. A.** 1969. The main features of the vegetation cover the western part of the Amur Region. In: *Amurskaya tayga [Amur Taiga]*. Leningrad: Nauka. Pp. 16–35. [In Russian] (**Грибова С. А.** Главнейшие черты растительного покрова западной части Амурской области // Амурская тайга. Л.: Наука, 1969. С. 16–35).
- Gukov G. V.** 2009. *Listvennitsy i listvennichnyye lesa rossiyskogo Dalnego Vostoka [Larches and larch forests of the Russian Far East]*. Vladivostok: GTS DVO RAN. 350 pp. [In Russian] (**Гуков Г. В.** Лиственницы и лиственничные леса российского Дальнего Востока. Владивосток: ГТС ДВО РАН, 2009. 350 с.).

**Hennekens S. M., Schaminée J. H. J.** 2001. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12(4): 589–591.

**Hill M. O.** 1979. *TWINSPAN – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered twoway table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University, Ithaca: Section of Ecology and Systematics. 90 pp.

**Ilinskaya S. A., Brysova L. P.** 1965. *Lesa Zeyskogo Priamurya [Forests of the Zeya Amur Region]*. Moscow: Nauka. 210 pp. [In Russian] (**Ильинская С. А., Брысова Л. П.** Леса Зейского Приамурья. М.: Наука, 1965. 210 с.).

**Isaev A. P., Kuznecova L. V.** 2010. Vegetation. In: B. I. Ivanov (ed.-in-Chief). *Bioraznoobraziye landshaftov Tokinskoy kotloviny i khrehta Tokinskiy Stanovik [Biodiversity of landscapes of the Tokinskaya basin and Tokinsky Stanovik ridge]*. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN. Pp. 142–179. [In Russian] (**Исаев А. П., Кузнецова Л. В.** Растительность // Биоразнообразие ландшафтов Токинской котловины и хребта Токинский Становик. Отв. ред. Б. И. Иванов. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. С. 142–179).

**Karger D. N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R. W., Zimmermann N. E., Linder P., Kessler M.** 2017. Climatologies at high resolution for the Earth land surface areas. *Scientific Data* 4: 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

**Karpenko A. S.** 1969. The main patterns of vegetation cover in the lower part of the Amguni basin. In: *Amurskaya tayga [Amur Taiga]*. Leningrad: Nauka. Pp. 36–52. [In Russian] (**Карпенко А. С.** Основные закономерности растительного покрова нижней части бассейна Амгуни // Амурская тайга. Л.: Наука, 1969. С. 36–52).

**Krestov P. V., Ermakov N. B., Osipov S. V., Nakamura Y.** 2009. Classification and phytogeography of larch forests of Northeast Asia. *Folia Geobot.* 44: 323–363.

**Krestov P. V., Nakamura Y.** 2002. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East. *Folia Geobot.* 37: 441–474.

**Malyshev L. I., Peshkova G. A.** 1984. *Osobennosti i genezis flory Sibiri: (Predbaykalye i Zabaykalye) [Features and genesis of Siberian flora: (Pre-Baikal and Transbaikalia)]*. Novosibirsk: Nauka. 263 pp. [In Russian] (**Мальшев Л. И., Пешкова Г. А.** Особенности и генезис флоры Сибири: (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 263 с.).

**Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshh A. I.** 2001. *Sovremennaya nauka o rastitelnosti [Modern science of vegetation]*. Moscow: Logos. 264 pp. [In Russian] (**Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И.** Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.).

**Mueller-Dombois D., Ellenberg H.** 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Toronto: John Wiley Sons. 547 pp.

**Nekrasov I. A., Klimovskiy I. V.** 1978. *Vechnaya merzlota zony BAM [Permafrost of the BAM zone]*. Novosibirsk: Nauka. 120 pp. [In Russian] (**Некрасов И. А., Климовский И. В.** Вечная мерзлота зоны БАМ. Новосибирск: Наука, 1978. 120 с.).

**Neshataeva V. Yu.** 2009. *Rastitelnost poluostrova Kamchatka [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 537 pp. [In Russian] (**Нешатаева В. Ю.** Растительность полуострова Камчатка. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. 537 с.).

**Nikolskaya V. V., Yarmolyuk V. A.** 1969. Geological structure and relief. In: *Yuzhnaya chast Dalnego Vostoka [The Southern part of the Far East]*. Moscow: Nauka. P. 21–69. [In Russian] (**Никольская В. В., Ярмолюк В. А.** Геологическое строение и рельеф // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 21–69).

**Novorotskiy P. V.** 1984. *Teplovoiy balans srednegornyykh rayonov: na primere yuga Dalnego Vostoka [Heat balance of mid-mountain regions: the example of the south of the Far East]*. Vladivostok: DVNTs AN SSSR. 130 pp. [In Russian] (**Новороцкий П. В.** Тепловой баланс среднегорных районов: на примере юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. 130 с.).

**Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., Kindt R., Legendre P., Minchin P., O'Hara R., Solymos P., Stevens M., Szoecs E., Weedon J.** 2022. *Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.64*. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (Accessed 05 November 2024).

**Panarin I. I.** 1965. *Tipy listvennichnykh lesov Chitinskoy oblasti [Types of larch forests of the Chita Region]*. Moscow: Nauka. 104 pp. [In Russian] (**Панарин И. И.** Типы лиственничных лесов Читинской области. М.: Наука, 1965. 104 с.).

**Panarin I. I., Mitrofanov D. P., Isaeva L. N.** 1980. *Gornyye lesa zony BAM [Mountain forests of the BAM zone]*. Novosibirsk: Nauka. 223 pp. [In Russian] (**Панарин И. И., Митрофанов Д. П., Исаева Л. Н.** Горные леса зоны БАМ. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с.).

**Poplavskaya G. I.** 1912. Materials on the study of vegetation in the northeastern part of the Trans-Baikal Region (A phytosociological essay). In: *Trudy komandirovannoy po vysochayshemu poveleniyu Amurskoy ekspeditsii [The works of the Amur expedition sent by the highest command]*. Vol. 2. Iss. 16. St. Petersburg: Pechatniy Trud. 63 pp. [In Russian] (**Поплавская Г. И.** Материалы по изучению растительности северо-восточной части Забайкальской области (Фитосоциологический очерк) // Труды командированной по высочайшему повелению Амурской экспедиции. Т. 2. Вып. 16. СПб.: Печатный труд, 1912. 63 с.).

**Ryabenko O. I., Dudov S. V., Bocharnikov M. V.** 2024. Herb larch forests of the Tukuringra Ridge (Russian Far East): an example of transition between hemiboreal and boreal vegetation. *Bot. Pacifica* 13(2): 147–161. <https://doi.org/10.17581/bp.2024.13216>

**Sinelnikova N. V.** 2009. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya ratitelnykh soobshchestv verkhoviy Kolymy* [Ecological and floristic classification of plant communities of the upper reaches of the Kolyma]. Magadan: SVNTs DVO RAN. 214 pp. [In Russian] (**Синельникова Н. В.** Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 214 с.).

**Sinelnikova N. V.** 2016. Boreal larch forests of the alliance *Roso acicularis-Laricion cajanderi* all. nov. in the north-east of Russia. *Rastitelnost Rossii* [Vegetation of Russia] 28: 125–138. [In Russian] (**Синельникова Н. В.** Таежные лиственничные леса союза *Roso acicularis-Laricion Cajanderii* all. nov. на Северо-Востоке России // Растительность России, 2016. Вып. 28. С. 125–138).

**Sochava V. B.** 1956. Larch forests. In: E. M. Lavrenko, V. B. Sochava (ed.) *Rastitelnyy pokrov SSSR. Poyasnitelnyy tekst k "Geobotanicheskoy karte SSSR"* [Descriptive vegetation of USSR. AD «URSS Tabulam geobotanicam» m. 1:4 000 000]. Moscow; Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS. Pp. 249–318. [In Russian] (**Сочава В. Б.** Лиственничные леса // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М. 1:4 000 000. Под ред. Е. М. Лавренко, В. Б. Сочавы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 249–318).

**Sochava V. B.** 1957. Zonal features of vegetation cover in the area from Tukuringra Range to the Amur river. *Bot. Zhurn.* 42(2): 195–210. [In Russian] (**Сочава В. Б.** 1957. Зональные черты растительного покрова на пространстве от хр. Тукурингра до Амура // Бот. журн., 1957. Т. 42, № 2. С. 195–210.)

**Sochava V. B.** 1967. The structure of the new overview vegetation map of Transbaikalia. In: *Geobotanicheskoye kartografirovaniye* [Geobotanical mapping]. Moscow; Leningrad. Pp 17–32. [In Russian] (**Сочава В. Б.** Структура новой обзорной карты растительности Забайкалья // Геоботаническое картографирование. М.; Л., 1967. С. 17–32).

**Starikov G. F.** 1961. *Lesa severnoy chasti Xabarovskogo kraya* [Forests of the northern part of the Khabarovsk Territory]. Khabarovsk: Khabarovskoye knizhnoye izdatelstvo. 208 pp. [In Russian] (**Стариков Г. Ф.** Леса северной части Хабаровского края. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1961. 208 с.).

**Sukachev V. N.** 1912. Vegetation of the upper part of the Tungira River basin of the Olekminsky district of the Yakut region. In: *Trudy Amurskoy ekspeditsii* [Proceedings of the Amur Expedition]. Vol. 1. Iss. 16. St. Petersburg: Pechatniy Trud. 286 pp. [In Russian] (**Сукачев В. Н.** Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского округа Якутской области // Труды Амурской экспедиции. Т. 1, вып. 16. СПб.: Печатный труд, 1912. 286 с.).

**Theurillat J.P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H.** 2021. International code of phytosociological nomenclature. *Applied Vegetation Science* 24(1): e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>

**Tichy L.** 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.

**Tyulina L. N.** 1962. *Lesnaya rastitelnost sredney i nizhney chasti basseyna Uchura* [Forest vegetation of the middle and lower parts of the Uchura basin]. Moscow; Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS. 149 pp. [In Russian] (**Тюлина Л. Н.** Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учюра. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 149 с.).

**Urbanavichyus G. P.** 2010. *A checklist of the lichen flora of Russia*. St. Petersburg: Nauka. 194 pp. [In Russian] (**Урбанавичюс Г. П.** Список лишенофлоры России. СПб.: Наука, 2010. 194 с.).

**Vasilev V. N.** 1937. Vegetation cover of the Lesser Khingan. In: *Trudy DVF AN SSSR. Seriya botanika* [Proceedings of the Far Eastern Federal University of the USSR Academy of Sciences. Botany Series] 2: 103–272. [In Russian] (**Васильев В. Н.** Растительный покров Малого Хингана // Труды ДВФ АН СССР. Сер. ботан., 1937. № 2. С. 103–272).

**Vitvitskiy G. N.** 1969. Climate. In: *Yuzhnaya chast Dalnego Vostoka* [Southern part of the Far East]. Moscow: Nauka. Pp. 70–96. [In Russian] (**Витвицкий Г. Н.** Климат // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 70–96).

**Westhoff V., van der Maarel E.** 1978. The Braun-Blanquet approach. In: R. H. Whittaker (ed.). *Ordination and classification of communities*. The Hague: Junk. Pp. 617–726.