

ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС ПОСЛЕ НИЗОВОГО ПОЖАРА И СПЛОШНОЙ РУБКИ В ЛИАНОВО-РАЗНОКУСТАРНИКОВЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННО-ТЕМНОХВОЙНО-КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2023 г. Т. А. Комарова^{1,*}, Н. В. Терехина^{2,**},
Н. Б. Прохоренко^{3,***}, С. Г. Глушко^{4,****}

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
пр. 100-летия Владивостоку, 159, Владивосток, Приморский край, 690022, Россия

²Институт наук о Земле СПбГУ
10-я линия Васильевского о-ва, 33/35, Санкт-Петербург, 199178, Россия

³Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия

⁴Казанский государственный аграрный университет
ул. К. Маркса, 65, Казань, 420015, Россия

*e-mail: mata41@mail.ru

**e-mail: n.terehina@spbu.ru

*** e-mail: nbprokhorenko@mail.ru

****e-mail: glushkosg@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.

После доработки 07.01.2023 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Проведен сравнительный анализ формирования и естественного хода развития сообществ на двух участках, пройденных устойчивым низовым пожаром и сплошной экспериментальной рубкой в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Рассмотрены особенности естественного возобновления, хода роста, и динамики численности у древесных растений в первые 35 лет лесовосстановительного процесса. Дана таксационная характеристика древостоев до нарушения их пожаром и рубкой, а также на первых этапах формирования древесных молодняков. Рассмотрена динамика видового состава и массы надземных частей растений кустарникового и кустарничково-травяного ярусов.

Ключевые слова: низовой пожар, сплошная рубка, лесовосстановительный процесс, скорость роста древесных растений, динамика численности растений, фитомасса

DOI: 10.31857/S0006813623020059, EDN: EXGRQI

Лесообразовательный процесс в горных районах Приморского края в настоящее время находится под влиянием интенсивного процесса лесозаготовок и часто возникающих пожаров. В связи с этим вопросы лесовозобновления, формирования древесных молодняков и сохранения биоразнообразия лесных экосистем становятся все более актуальными (Sovremennoe..., 2009; Kovalev et al., 2019; Kuuluvainen et al., 2019; и др.).

Сведения о ходе естественного лесовосстановительного процесса в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока после пожаров и рубок содержатся во многих публикациях (Solodukhin, 1954; Soloviev, 1963; Man'ko, Voroshilov, 1966, 1967; и др.). Несмотря на общую разра-

ботанность естественного хода восстановления лесов Дальнего Востока остались недостаточно изученными особенности формирования и последовательного хода развития древесных молодняков после пожаров и рубки древостоев.

Цель настоящей работы – провести сравнительный анализ особенностей формирования и последующего развития растительных сообществ в первые 35 лет их развития после сплошной экспериментальной рубки и устойчивого низового пожара в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования лесовосстановительного процесса после сплошной экспериментальной рубки и после устойчивого низового пожара проводили в течение 36 лет (1975–2011 гг.) в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара, расположенного в верхней части бассейна р. Соколовка (правый приток р. Уссури в ее верхнем течении, Чугуевский район, Приморский край).

Ранее нами (Glushko et al., 2022) был проведен сравнительный анализ характера и темпов восстановления древесных молодняков в первые 33 года их развития после разных способов рубки и устойчивого низового пожара в кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня. Как было отмечено, наиболее быстрое восстановление коренных лесов (около 30 лет) проходило после зимней выборочной рубки. Самый длительный процесс восстановления кедрово-темнохвойных лесов проходил после сплошной рубки с использованием тяжелой техники, сильно нарушающей напочвенный покров, подстилку и молодое поколение древесных пород. При сохранении подростка предварительной генерации во время сплошной экспериментальной рубки древостоя было отмечено успешное формирование и развитие хвойных молодняков.

Подобная сплошная экспериментальная рубка была проведена летом 1976 г. на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара в лианово-разнокустарниковом широколиственно-темнохвойно-кедровом лесу. В таком же типе леса нами проводились длительные стационарные исследования после устойчивого низового пожара. В настоящей работе проведен сравнительный анализ характера формирования и последующего развития сообществ после экспериментальной рубки и устойчивого низового пожара в названном типе леса. Согласно разработанной нами классификационной схеме сукцессионных рядов после пожаров и рубок для среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня (Komarova, 1992a; Komarova et al., 2017) изучаемые сообщества относятся к широколиственно-темнохвойно-кедровому лианово-кустарниковому разнотравно-папоротниково-осоковому типу сукцессионных рядов. Развиваются они на достаточно богатых, хорошо дренированных свежих, периодически влажных бурых горно-лесных почвах на пологих и средней крутизне теневых склонах на высотах от 450 до 750 м над ур. м.

Благоприятные условия среды и достаточное плодородие почв обеспечивают большое разнообразие видового состава и сложную структуру сообществ. Для коренных лесов характерны хорошо выраженные древесный, кустарниковый и

кустарничково-травяной ярус. Верхний подъярус коренных древостоев образуют сосна корейская (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) и ель аянская (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) с примесью липы Таке (*Tilia taquetii* C.K. Schneid.), дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), березы желтой (*Betula costata* Trautv.) и других видов. Во втором подъярусе обычно преобладает пихта белокорая (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) с примесью клена мелколистного (*Acer mono* Maxim.) и других видов. Для производных древостоев характерно высокое участие берез (*Betula costata* и *B. platyphylla* Sukacz.), осины (*Populus tremula* L.), ив (*Salix caprea* L., *S. taraikensis* Kimura), черемухи Маака (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.) и других видов.

В составе кустарникового яруса основное значение принадлежит мезо- и эутрофным неморальным видам крупных (*Acer barbinerve* Maxim., *Corylus mandshurica* Maxim.) и средних (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Euonymus pauciflora* Maxim. и др.) размеров. Среди деревянистых лиан активно развиваются лимонник китайский (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.) и актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta* Maxim.).

Травяной покров со средним проективным покрытием 50–70% представлен мезофитными осоками (*Carex campylorhina* V. Krecz., *C. xuphium* Kom.), папоротниками (*Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching., *Adiantum pedatum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. и др.) и невысокими растениями (*Thalictrum filamentosum*, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Galium davuricum* (Turcz.) ex Ledeb., *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie) и др.

По своим экологическим и фитоценотическим особенностям лесные сообщества рассматриваемого типа сукцессионных рядов близки фитоценозам группы типов свежих кедровников с липой (*Tilia taquetii* C.K. Schneid.) и березой желтой (*Betula costata* Trautv.) на маломощных делювиально-элювиальных почвах умеренно инсолируемых местопроизрастаний (Kolesnikov, 1956a) и типу желтоберезовых кедровых лесов с развитым кустарниковым ярусом по крутым и покатым склонам гор разных экспозиций (Soloviev, 1958).

Характеристика исследуемых сообществ. Выбранная для исследования гарь образовалась в результате устойчивого низового пожара в период летней засухи 1973 г. на месте 140-летнего леса, пройденного в конце 60-х годов прошлого столетия выборочной рубкой с изъятием крупномерных стволов сосны корейской (*Pinus koraiensis*) и ели аянской (*Picea ajanensis*). На второй год после пожара здесь была заложена пробная площадь 6–1975, размером 50 × 50 м. Расположена она в средней части пологого склона (15–20°) на вытянутом

участке водораздела между р. Правая Соколовка и ручьем Медвежий. Исследуемый послепожарный участок относился к типу гарей с уничтоженными нижними ярусами и сильной степенью повреждения древесного яруса (Soloviev, Solodukhin, 1953). После пожара сохранили жизнеспособность только единичные деревья *Tilia taquetii*, *Quercus mongolica* и *Acer mono*. Источниками семян служили сохранившиеся участки коренных лесов, примыкавшие к гари в верхней части склона.

Летом 1976 г. заложена пробная площадь 12-1976, секция 2, на которой были проведены детальное геоботаническое описание, перечеты древостоя и подроста, а также установлено количественное участие растений нижних ярусов. Летом следующего года на этой пробной площади была проведена сплошная экспериментальная рубка. При этом у всех деревьев были установлены возраст и биометрические показатели (высота, диаметр, ширина кроны и др.). Отдельные деревья *Pinus koraiensis* достигали возраста 350 лет, но большая часть крупных деревьев этого вида была сгнилой сердцевиной, поэтому точный возраст древостоя установить не удалось. Вырубка была расположена в верхней пологой части склона в бассейне ключа Елового и находилась примерно в 1 км от исследуемого послепожарного участка. Оба участка, образовавшихся после пожара и после рубки древостоя, находились в сходных местообитаниях — на среднекрутых склонах (15–20° крутизны) западной экспозиции на высоте 560–580 м над ур. м.

Сравнительный анализ лесных сообществ, бывших до пожара и до рубки древостоя, показал значительные различия в их структуре и видовом составе, что было связано главным образом со значительным отличием возраста их древостоев — 140 лет в допожарном лесу и примерно 350 лет до экспериментальной рубки. При этом состав и структура допожарного древостоя была восстановлена по учету деревьев на следующий год после пожара, а коренной древостой, бывший до экспериментальной рубки, охарактеризован еще до проведения рубки.

В коренном древостое до рубки абсолютно господствовали деревья *Pinus koraiensis* (табл. 1). В подросте всех высотных категорий, общей численностью 16,2 тыс. экз., также преобладали растения этого вида (40–50% от всего их числа). Мелкий подрост (до 50 см), представленный преимущественно *P. koraiensis*, имел средний возраст 15 лет. В среднем подросте (51–150 см) *P. koraiensis* имел средний возраст 25 лет, а присутствующие в незначительном числе *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis* имели в среднем возраст 20 лет. В крупном подросте (151–200 см) средний возраст у *Pinus koraiensis* составлял 45 лет, а у *Abies nephrolepis*

и *Picea ajanensis* — 60–65 лет. Кроме хвойных пород во всех категориях подроста в незначительном количестве присутствовали *Tilia taquetii* и *Betula costata*.

Преобладание *Pinus koraiensis* в древостое и подросте дорубочного старовозрастного леса связано, прежде всего, с большой продолжительностью жизни их особей (до 350 и редко до 450 лет в исследуемом районе). Длительность жизни деревьев *Picea ajanensis* составляет в среднем 200–220 лет, а у *Abies nephrolepis* — 130–140 лет (Komarova et al., 2017).

В допожарном древостое (табл. 1) в первом и втором подъярусах преобладали деревья *Tilia taquetii* и в меньшей степени *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*, а количество *Pinus koraiensis* не превышало 10% от всей численности деревьев, что, очевидно, было связано с изъятием здесь крупных стволов этого вида во время выборочной рубки, проведенной до пожара. Тонкомер и подрост хвойных пород на этом участке почти полностью уничтожены огнем и поэтому они не были учтены.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При закладке пробных площадей и характеристике фитоценозов были использованы общепринятые в геоботанике и лесоведении методики (Sukachev et al., 1957; Sukachev, Zonn, 1961; Korchagin, 1976; Kolesnikov, 1956аb). На исследуемых пробных площадях проводили детальные геоботанические описания. Перечет древостоя проводили по 2-сантиметровым ступеням толщины для деревьев менее 12 см в диаметре и по 4-сантиметровым ступеням для более крупных экземпляров. Для установления таксационных показателей древостоев использовали “Справочник для таксации лесов Дальнего Востока” (Spravochnik..., 1990). Учет подроста проводили по трем градациям высоты (до 50 см; 51–150 см и более 150 см) на двух учетных лентах 50 × 4 м, расположенных по диагоналям пробных площадей. Количество скелетных осей кустарников устанавливали на этих же лентах по определенным ступням высоты, а деревянистые лианы — по ступням длины. Количество надземных побегов травянистых растений определяли на 50 закрепленных постоянных площадках 1 × 1 м. На этих же площадках фиксировали также годовичные приросты в высоту у молодых древесных растений.

Для представителей нижних ярусов устанавливали массу надземных частей растений по методу “модельных экземпляров” (Sochava et al., 1962; Ignat'eva, 1966; Komarova, 1992b). С этой целью для каждого вида отдельно устанавливали средние статистические показатели массы в абсолютно сухом состоянии у модельных побегов (скелетных

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев на пробных площадях 6-1975 и 12-1976
Table 1. Taxation characteristics of forest stands on trial plots 6-1975 and 12-1976

1	Породный состав (по запасу) / Species composition (by stock)	2	3	4	5	Средние для преобладающей породы / Average values for the dominant species	
						высота, м / Height, m	диаметр, см / Diameter, cm
Пр.пл. / Trial plots 6-1975							
140	I 4Лт2Еа2Бж 1К1Дм+ П	148	0.9	15.2	198.5	21.5	28.5
	II 3Лт3П2Еа1К1Км	516		7.8	70.1	14.3	16.9
13	I 7Бп3Ос	1425	0.9	4.6	18.7	8.7	6.5
	II 6Бж2Бп2Ивк+Ос	7399		5.6	26.9	5.9	5.8
30	I 8Бп2Ос	857	0.8	11.2	72.3	21.3	20.6
	II 5Бп3Бж1Ос1Ик+Чм,Ит	1219		4.6	21.4	14.2	12.8
	III 5 Км3Лт1Д1Кз+ К,П,Еа	1076		2.1	14.2	6.2	6.0
Пр.пл. / Trial plots 12-1976							
340	I 7К2Бж1Д+Лт,Еа,П	173	0.9	23.3	289.1	27.5	45.2
	II 3К3Еа2П1Лт1Д+Бж	300		8.7	75.7	17.3	19.4
	III 4П3К2Лт1Еа+Бж,Д	259		1.8	9.1	9.1	8.7
13	I 4П3Бп2К1Д+Е,Км,Бж	783	0.9	3.4	13.7	8.2	7.4
	II 4К4П1Бп1Д+Лт,Бж,Чм	9230		5.8	20.6	5.6	5.2
30	I 5Бп2Д1П1К1Бж	383	0.67	6.84	55.86	18.1	15.2
	II 5К3П1Д1Бж +Бп	1818		11.37	66.63	9.1	9.8
	III 3К2Лт2П1Еа1Д1Клж	2064		1.66	5.87	3.5	3.8
35	I 5Бп2Д2П1К +Бж	549	0.73	11.47	93.98	18.8	16.4
	II 4К3П2Д1Бж +Еа,Бб	1802		11.42	57.33	9.2	9.9
	III 3К2П2Лт1Еа1Д1Клж	2023		1.65	5.44	3.7	4.0

Примечание. 1 – Возраст древостоя, лет. 2 – Живых стволов, экз./га. 3 – Полнота относительная. 4 – Сумма площадей сечения, м²/га. 5 – Запас древесины, м³/га.

Note. 1 – Stand age, years. 2 – number of live trunks per 1 ha. 3 – relative density. 4 – Sum of cross-sectional area, m²/ha. 5 – Timber stock, m³/ha.

See text (p. 7) for abbreviations.

осей) по определенным ступеням высоты (длины). Затем показатели модельных экземпляров перемножали на общее количество экземпляров соответствующих высотных ступеней.

На пробной площади 6-1975 ежегодно проводили ревизии в течение 14 лет; на пробной площади 12-1976 ревизии проводили ежегодно в течение 7 лет, а в последующие годы – через разные интервалы. Ревизии на пробных площадях проводили теми же методами, что и при первом исследовании, что обеспечивало достоверность сравнительных оценок.

Для изучения запасов всхожих семян в подстилке и почве был использован метод “проращивание семян в почве” (Rabotnov, 1982). При этом на послепожарном участке и на вырубке вы-

бирали по 15–20 точек, расположенных регулярно по диагоналям пробных площадей, и вырезали там монолиты размером 20 × 20 см из подстилки и гумусового горизонта почвы до перехода в иллювиальный горизонт. Для проращивания семян были использованы пластиковые кюветы, размером 20 × 20 см, на дно которых помещался прокаленный песок слоем в 2–3 см, а сверху размещали образцы из разных подгоризонтов подстилки и слоев почвы. Почвенные образцы содержали в специально оборудованном неотопляемом лабораторном корпусе на Верхнеуссурийском стационаре в условиях достаточного света. Образцы постоянно поддерживали во влажном состоянии (около 60%). В зимний период почвенные образцы не поливали.

Численность всхожих семян устанавливали по числу появившихся всходов. Более подробная методика проращивания семян в почвенных образцах содержится в работах, опубликованных ранее (Комарова, 1986, 1992а; Komarova et al., 2021).

Для краткого обозначения древесных растений в таксационной таблице нами были использованы следующие обозначения: **Бж** – береза желтая или ребристая (*Betula costata*), **Бп** – береза плосколистная (*Betula platyphylla*), **К** – сосна корейская или кедр (*Pinus koraiensis*), **Еа** – ель аянская (*Picea ajanensis*), **П** – пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), **Д** – дуб монгольский (*Quercus mongolica*), **Л** – липа Таке (*Tilia taquetii*), **Км** – клен мелколистный (*Acer mono*), **Ивк** – ива козья (*Salix caprea*), **Ивп** – ива поронайская (*Salix taraiensis*), **Ос** – осина (*Populus tremula*), **Р** – рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), **Ч** – черемуха Маака (*Padus maackii*).

Названия растений приведены по сводке “Сосудистые растения Советского Дальнего Востока” (Sosudistye..., 1985–1996).

Формирование и развитие растительных сообществ после низового пожара и после сплошной рубки

Характер формирования и развития растительных сообществ после пожаров и после рубки древостоя зависит от степени нарушения растительности и почвы, площади гари и вырубki, кроме того определяется численностью сохранившихся растений деревьев и подроста, а также близостью обсеменителей. Состав формирующихся сообществ обусловлен видовым составом исходных фитоценозов, поступлением диаспор с соседних участков и наличием жизнеспособных семян в почве, на что указывали разные исследователи (Карпов, 1969; Rabotnov, 1975; Komarova, 1992а; Kwiatkowska-Falińska et al., 2014; и др.).

Сходные особенности развития в ходе лесовосстановительного процесса после пожаров и после рубки древостоев отмечаются у выделенных Т.А. Комаровой инициальных, серийных и климаксовых видов (Komarova, 1992а), отличающихся по характеру жизненных стратегий, фитоценотической роли, темпам роста и динамике численности их растений на разных этапах сукцессий.

Инициальные виды имеют простые и короткие жизненные циклы и активно развиваются только на первых этапах лесовосстановительных сукцессий. К числу их биологических особенностей относятся высокая плодовитость, хорошая всхожесть и быстрое прорастание семян, высокие темпы роста и развития. Вместе с тем низкая конкурентоспособность, светолюбие и ограничен-

ные возможности возобновляться семенным путем на заселенных участках обеспечивают устойчивые позиции только первому их поколению, сформированному в условиях достаточной освещенности и ослабленной конкуренции. В целом, для инициальных видов характерны высокая реактивность, связанная с быстрым освоением нарушенных биогеоценозов, и низкая толерантность, обусловленная коротким периодом развития в производных сообществах. В лесах южного Сихотэ-Алиня к ним принадлежат травянистые растения (*Chelidonium asiaticum* (Hara) Krachulko-va, *Sonchus arvensis* L. и др.) и кустарники (*Sambucus racemosa* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. и др.).

Серийные виды характеризуются отсутствием сбалансированного воспроизведения молодых поколений. Как и у инициальных видов, наиболее успешно развивается первое их поколение, сформировавшееся на нарушенных участках. По мере приближения к завершающим стадиям сукцессий фитоценотическая роль и численность их ценопопуляций снижается. В целом, ценопопуляции серийных видов обладают чертами как реактивности, благодаря быстрым темпам разрастания и захвату освобожденных участков, так и толерантности, связанной с постоянным присутствием их растений в ходе всего сукцессионного процесса. В лесах Сихотэ-Алиня серийные виды представлены травянистыми растениями (*Carex campylorhina*, *Pseudocystopteris spinulosa* и др.), кустарниками (*Philadelphus tenuifolius*, *Eleutherococcus senticosus* и др.), деревянистыми лианами (*Schisandra chinensis*, *Actinidia kolomikta* и др.) и древесными растениями (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Salix caprea* и др.). Высокие темпы роста у древесных растений серийных видов на первых этапах их жизненного цикла и быстрое достижение жизненной кульминации обеспечивают их первому поколению устойчивые позиции и возможность образовывать производные древостои с их доминированием.

Для климаксовых видов характерно длительное и устойчивое воспроизведение молодых поколений и способность доминировать на поздних этапах сукцессий и в климаксовых сообществах. В ходе сукцессий постепенно возрастает фитоценотическая значимость и численность их ценопопуляций. Это обеспечивает им высокую степень конкурентоспособности и толерантности. В лесах Сихотэ-Алиня к климаксовым видам относятся все основные лесобразующие виды коренных лесов (*Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Tilia taquetii* и др.), ряд кустарников (*Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve* и др.) и травянистых растений (*Leptorhiza amurensis* (Christ) Tzvel., *Carex xyphium* и др.).

Начальные стадии лесовосстановительного процесса после пожара и после рубки

Исследуемый нами послепожарный участок отличался быстрой и кратковременной начальной стадией зарастания. На второй год после пожара произошло полное смыкание растений, и образовался неустойчивый пионерный ценоз с большим флористическим разнообразием — 87 видов высших растений на площади 0.25 га. Среди них 29 видов относились к инициальным видам. Среди инициальных видов кустарников доминировали растения бузины кистистой (*Sambucus racemosa*), масса надземных частей которых в абсолютно сухом состоянии достигала на 2-летней гари 381 кг/га или 87% от всей массы кустарников и деревянистых лиан. Ей сопутствовали другие инициальные виды кустарников: *Aralia elata* Miq. Seem., *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus komarovii* Nakai и др. К основным доминантам в травяном покрове относился чистотел азиатский (*Chelidonium asiaticum*). В меньшей степени в травяном покрове были представлены другие инициальные виды: *Artemisia rubripes* Nakai, *Lamium barbatum* Siebold et Zucc., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Sonchus arvensis* и др.

Жизненный цикл растений *Chelidonium asiaticum*, доминирующих в первые годы после пожара, обычно составляет 4 года. Тип чистотеловых гарей является одним из наиболее характерных в течение первых трех лет после устойчивых низовых пожаров в мезофитных и ксеромезофитных широколиственно-кедровых лесах исследуемого района. На второй год после пожара основная часть особей этого вида пребывала в средневозрастном генеративном состоянии и достигала 120–140 см выс. Общая масса их надземных частей достигала 1737.5 кг/га в абсолютно сухом состоянии, что составляло 72% от общей массы травяного покрова и 60% от фитомассы надземных частей всего сообщества. Семена чистотела, формирующиеся в первый же год развития его молодых генеративных растений, рассеиваются барохорно под влиянием силы тяжести рядом с материнскими растениями. При этом барохория сочетается с длительным покоем его семян в почве. Быстрое освоение послепожарных участков растениями этого вида связано именно со значительными запасами его всхожих семян в почве, способных сохранять жизнеспособность в почве более 200 лет (Комарова, 1984).

Сплошная вырубка отличалась совсем иным характером зарастания. Сохранившиеся здесь на основной площади напочвенный покров и подстилочка препятствовали активному заселению вырубки инициальными видами травянистых растений и кустарников, а также не способствовали прорастанию всхожих семян из почвенных банков. На второй год после рубки было отмечено

65 видов высших растений на площади 0.25 га, среди которых 17 видов относились к инициальным. В травяном покрове и кустарниковом ярусе преобладали растения климаксовых видов. Среди крупных кустарников доминировали *Acer barbinerve* и *Corylus mandshurica*, масса надземных частей которых в абсолютно сухом состоянии составляла 866.7 кг/га, или 84% от всей массы кустарников. Среди деревянистых лиан преобладали растения *Actinidia kolomikta*, масса надземных частей которых достигала 71.6 кг/га абс. сух. Общая масса надземных частей растений у немногочисленных инициальных видов кустарников (*Sambucus racemosa*, *Aralia elata*, *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus komarovii* и др.) составляла всего 22.5 кг/га абс. сух.

В кустарничково-травяном ярусе на 2-летней вырубке доминировали климаксовые ксеромезофитные и мезофитные осоки *Carex ussuriensis* Kom., *C. reventa* V. Krecz., *C. xuphium*, *C. siderosticta* Нансе, общая масса которых составляла 230.0 кг/га или 79.6% от общей массы травяного покрова. Общая масса надземных частей у травянистых растений 12 инициальных видов (*Artemisia rubripes*, *Sonchus arvensis*, *Epilobium davuricum* Fisch., *Chamerion angustifolium* и др.) на 2-летней вырубке составляла всего 29.0 кг/га абс. сух. вещества. При этом *Chelidonium asiaticum*, основной доминант травяного покрова на 2-летней гари, здесь полностью отсутствовал. Также не были обнаружены всхожие семена этого вида и в почвенном банке семян этого участка.

Видовой состав и численность почвенных банков семян на послепожарном участке и на вырубке

Для установления различий между почвенными банками семян на послепожарном участке и на вырубке, а также в коренном старовозрастном лесу (пробная площадь 12-1976, секция 1), примыкающем к вырубке, нами был проведен сравнительный анализ видового состава и численности всхожих семян в образцах, взятых в коренном лесу на девятый год на участке после пожара и на девятый год на участке после рубки. В результате наблюдений за прорастанием всхожих семян в почвенных образцах, взятых на 9-й год после пожара, было выявлено 7306 семян на 1 м², относящихся к 47 видам (Комарова, 1986, 1992а). При этом численность всхожих семян *Chelidonium asiaticum* составляла 2604 экз./м² или 35.6% от общего числа проросших семян. В значительном количестве содержались семена других инициальных видов травянистых растений и кустарников (*Artemisia rubripes*, *Erigeron canadensis* L., *Sambucus racemosa*, *Aralia elata* и др.). Среди серийных видов наибольшая численность всхожих семян была отмечена у деревьев *Betula costata* (301 экз./м²) и

B. platyphylla (77 экз./м²), кустарника — *Philadelphus tenuifolius* (673 экз./м²), деревянистой лианы — *Actinidia kolomikta* (31 экз./м²) и травянистого вида — *Carex campylorhina* (431 экз./м²). Семена у климаксовых видов были отмечены только в верхнем слое подстилки и в незначительном количестве. Обычно они быстро теряют всхожесть и хранятся в почве не более 2–3 лет.

В почвенных образцах, взятых на 9-летней вырубке, было отмечено 1428 семян на 1 м², относящихся к 29 видам. По количеству семян доминировали два инициальных вида (*Epilobium davuricum* и *Artemisia rubripes*), совместная численность всхожих семян которых составляла 726 экз./м², или 51% от общего числа проросших семян. Низкая численность всхожих семян отмечалась и у других инициальных видов (*Erigeron canadensis*, *Sonchus arvensis*, *Lactuca triangulata* Maxim., *Cirsium pendulum* Fisch. и др.).

Для установления причины низких показателей видовой состава и численности в почвенном банке семян на вырубке, нами были проведены исследования почвенного банка семян в коренном лесу, примыкающем к данной вырубке. В нем были отмечены всхожие семена только 19 видов, имевших общую численность семян 946 экз./м². Инициальные виды были представлены здесь только 5 видами (*Sambucus racemosa*, *Artemisia rubripes*, *Saussurea ussuriensis* Maxim., *Epilobium davuricum* и *Erigeron canadensis*) с общей численностью всхожих семян 114 экз./м². Хранились они преимущественно в нижних слоях гумусового горизонта почвы. Семена *Chelidonium asiaticum*, как и на вырубке, полностью отсутствовали. Отсутствие здесь всхожих семян у этого вида и других инициальных и серийных видов, представленных в значительном количестве в почвенном банке семян на 9-летней послепожарном участке, вероятно, объясняется тем, что долговечность их семян в почве значительно меньше, чем возраст коренного насаждения, составлявшего не менее 350 лет. Возможно, это связано также с действием многочисленных фитотоксических веществ — антибиотиков, выделяемых плесневыми грибами, актиномицетами, водорослями и другими микроорганизмами, а также токсичными продуктами выделения надземных и подземных частей растений, которые обильно скапливаются в старовозрастных насаждениях (Vublitz, 1953a, b; Grodzinskiy, 1965), что приводит к известному явлению — почвенного утомления.

Динамика хода роста и численности растений древесных видов на послепожарном участке и на вырубке

Сравнительный анализ годовых приростов по высоте у молодых древесных растений, произрас-

тающих на послепожарном участке и на вырубке, позволил выделить три группы древесных растений — серийные, климаксовые широколиственные и климаксовые хвойные породы.

Темпы роста у древесных растений на послепожарном участке. Наиболее высокими темпами роста на послепожарном участке отличались растения серийных видов (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *B. costata*, *Salix caprea* и др.). Средний годичный прирост в высоту в первые 8 лет их развития изменялся от 29 до 97 см (рис. 1А). У климаксовых широколиственных пород (*Tilia taquetii*, *Acer mono*, *Quercus mongolica* и др.) средний годичный прирост в эти годы варьировал от 3.2 до 28 см. Наименьший прирост в высоту имели климаксовые хвойные породы (*Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*), который составлял от 1 до 4.8 см.

Молодые растения климаксовых видов из-за медленного их роста и задержки развития на ранних стадиях их жизненного цикла часто угнетаются быстрорастущими растениями инициальных и серийных видов. У некоторых сеянцев *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis* вообще не наблюдался прирост в высоту в течение первых 3–4 лет их развития на послепожарном участке из-за пышного разрастания инициальных травянистых и кустарниковых растений, что было зафиксировано при учете годичных приростов на постоянных метровых площадках. По мере изреживания травяного покрова и кустарникового яруса эти растения начали нормально развиваться.

Среди серийных древесных видов наиболее высокой скоростью роста отличались молодые растения *Populus tremula* и *Betula platyphylla*, большая часть которых принадлежала к группе с усиленным ростом. На 5-летней гари было отмечено 76% растений с усиленным ростом у *Populus tremula* и 67% у *Betula platyphylla*. Следует подчеркнуть, что растения *Populus tremula* вегетативного воспроизведения от корневых отпрысков значительно опережают в росте растения семенного происхождения, поэтому учет их проводили отдельно. Самые низкие темпы роста были у молодых растений *Betula costata*, что обусловило преобладание в ее ценопопуляции угнетенных растений с замедленным ростом. На 5-летней гари 86% особой березы принадлежали группе замедленного роста, высота которых не превышала 70 см. В то же время растения с усиленным ростом, приуроченные к освещенным участкам и достигавшие 2.5 м выс., составляли всего 14%.

После достижения максимума в среднегодовых приростах у семенных растений *Populus tremula* на 4-й год, у растений *Betula platyphylla* и *B. costata* на 3-й год их развития на послепожарном участке наблюдалось постепенное снижение

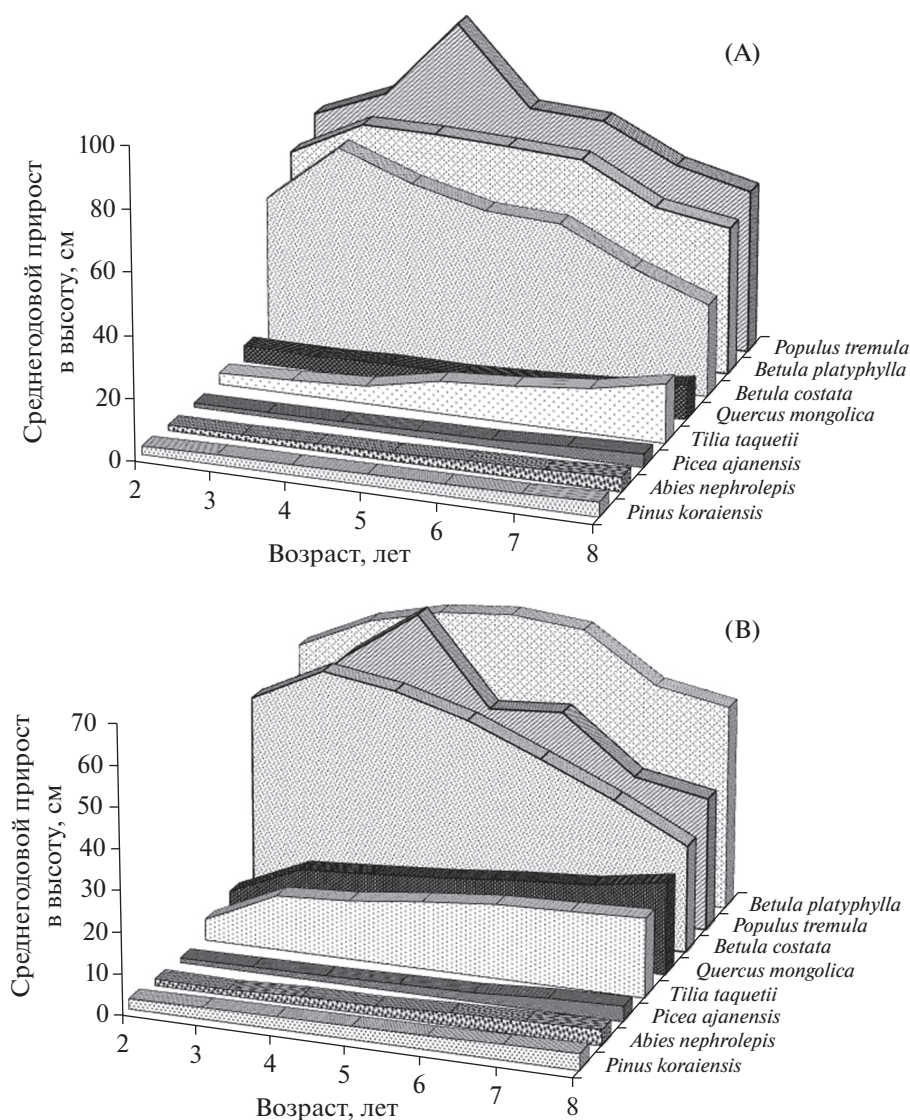


Рис. 1. Скорость роста древесных растений в первые 8 лет их развития: А – после пожара (пр.пл. 6-1975), В – после сплошной рубки (пр.пл. 12-1976).

Fig. 1. Growth rate of woody plants in the first 8 years of their development: А – after a fire (sample plot 6-1975), В – after clear cutting (sample plot 12-1976).

темпов их роста в высоту. В то же время у всех растений климаксовых видов в течение первых 8 лет их развития на послепожарном участке, напротив, отмечалось постепенное увеличение показателей среднегодовых приростов в высоту.

Темпы роста у древесных растений на вырубке. Наиболее высокими приростами в высоту в первые 8 лет развития на вырубке, также, как и на послепожарном участке, отличались *Betula platyphylla* и *Populus tremula* (рис. 1В). Вместе с тем, молодые растения *Populus tremula* несколько уступали в росте *Betula platyphylla* и имели значительное число угнетенных особей с замедленным ростом (53% на 5-летней вырубке). Наименьшие приросты в высоту среди серийных видов также

имели молодые растения *Betula costata*, что определило преобладание в ценопопуляции растений с замедленным ростом.

В целом, показатели среднегодового прироста в высоту у молодых растений всех древесных видов, произраставших на вырубке, были в различной степени ниже, чем на послепожарном участке. Это обусловлено более плодородными почвами, обогащенными зольными веществами после сгорания растений, грубого гумуса и подстилки после низового пожара. На обогащение почв после низовых пожаров указывают многочисленные исследования почвоведов (Ahlgren, Ahlgren, 1960; Aref'eva, 1963; П'ина, 2003; и др.).

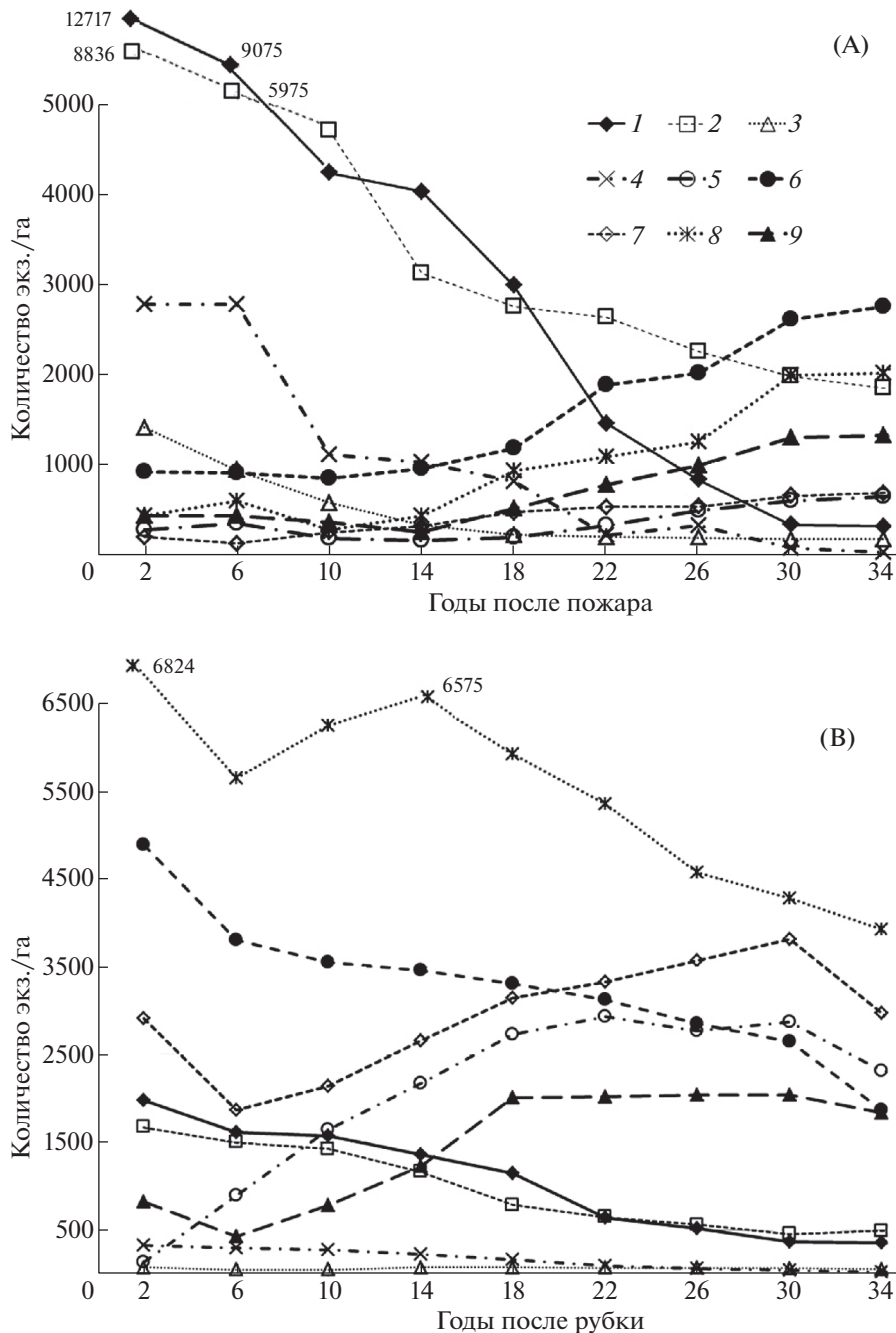


Рис. 2. Динамика численности древесных растений в первые 35 лет развития: А – после пожара, В – после сплошной рубки. Условные обозначения: 1 – *Betula costata*, 2 – *Betula platyphylla*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Salix caprea*, 5 – *Quercus mongolica*, 6 – *Tilia taqueti*, 7 – *Abies nephrolepis*, 8 – *Pinus koraiensis*, 9 – *Picea jezoensis*.

Fig. 2. Dynamics of the number of woody plants in the first 35 years of development: А – after a fire, В – after clear cutting. Legend: 1 – *Betula costata*, 2 – *Betula platyphylla*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Salix caprea*, 5 – *Quercus mongolica*, 6 – *Tilia taqueti*, 7 – *Abies nephrolepis*, 8 – *Pinus koraiensis*, 9 – *Picea jezoensis*.

Динамика численности древесных растений на послепожарном участке. На свежей гари почти полностью отсутствовало молодое поколение климаксовых древесных видов предварительной или допожарной генерации и активно развивались растения только последующей или послепожарной генерации. На 2-летней гари преобладали

молодые растения серийных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla*, *Populus tremula*, *Salix caprea* и др.) (рис. 2А), общая численность которых составляла 25.7 тыс. экз./га или 93% от всего количества древесных растений. Быстрое освоение послепожарного участка растениями *Betula costata* и *B. platyphylla* связано с большими запасами их покоя-

щихся семян в почве, способных сохранять жизнеспособность в течение нескольких десятилетий. При этом их семена в большом обилии прорастают только в первые два года после пожара (Комарова, 1986).

Активное заселение свежей гари отмечалось также растениями серийных видов из семейства Salicaceae (*Populus tremula*, *Salix caprea*, *S. taraiensis* и др.) благодаря массовому распространению их мелких и легких семян с помощью ветра и быстрому их прорастанию. На обнаженной поверхности почвы при наличии достаточной влаги в почве их семена могут прорасти уже на 2-й день. На второй год после пожара было отмечено 5.0 тыс. экз./га молодых растений трех названных представителей сем. Salicaceae.

Численность молодых растений последующей генерации у климаксовых хвойных видов (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) на 2-летней гари составляла всего 1.05 тыс. экз./га, а у 7 широколиственных пород (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer mono*, *Fraxinus mandshurica* и др.) семенного происхождения — 2.01 тыс. экз./га. Активному развитию молодых растений хвойных и широколиственных видов на гари препятствовали пышно развитые здесь травяной покров, кустарники и древесные лианы.

Вегетативную поросль от сохранившихся спящих почек в основании стволов на второй год после пожара образовали в небольшом количестве (0.8 тыс. экз./га) некоторые широколиственные породы (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer mono* и др.).

Динамика численности древесных растений на вырубке. В отличие от послепожарного участка, на вырубке растения климаксовых видов предварительной генерации, сохранившиеся во время рубки, значительно преобладали по численности над растениями последующей генерации, образовавшихся после рубки древостоя. На 2-летней вырубке наибольшая численность молодых растений принадлежала хвойным и широколиственным климаксовым видам (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Quercus mongolica*, *Tilia taquetii* и др.) предварительной генерации (рис. 2В). При этом численность молодых растений у *Pinus koraiensis* всех высотных категорий подроста составляла 6.8 тыс. экз./га или 31.6% от всего количества древесных растений. Молодые растения *Abies nephrolepis* также были активно представлены во всех высотных категориях и составляли 2.9 тыс. экз./га или 13.4% от общего числа древесных растений. Растения *Picea ajanensis* также были представлены во всех высотных категориях подроста, но их численность составляла всего 0.82 тыс. экз./га или 3.8% от всего количества древесных растений.

Роль растений серийных видов в формировании древесного молодняка на вырубке была незначительна. По численности среди серийных видов на 2-летней вырубке преобладали молодые растения *Betula costata* (1.97 тыс. экз./га) и *Betula platyphylla* (1.62 тыс. экз./га), в то время как численность этих видов на 2-летней гари составляла соответственно 12.7 и 8.8 тыс. экз./га. Успевшие сформироваться в первые годы после рубки многочисленные растения других серийных видов (*Populus tremula*, *Salix caprea*, *S. taraiensis* и др.), развивались главным образом на участках с нарушенным напочвенным покровом и подстилкой и составляли совместно всего 0.5 тыс. экз./га.

По мере смыкания крон древесного молодняка как на послепожарном участке, так и на вырубке усиливалась конкуренция между растениями за жизненное пространство (свет, влагу, элементы минерального питания). При этом слабые растения, отстававшие в росте, подавлялись более крупными растениями и в дальнейшем многие из них погибали.

Смыкание крон древесного молодняка в отдельных куртинах на послепожарном участке началось уже в возрасте 3—4 лет, а на 5—6 годы после пожара растения серийных видов (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Salix caprea* и др.) образовали отдельные сомкнутые группы 3—4 м выс., в которых происходил активный отпад отставших в росте растений.

На 7-й год после пожара растения *Betula platyphylla*, *Populus tremula* и *Salix caprea* с усиленным ростом сформировали верхний полог 4.5—6.0 м выс. Отставшие в росте растения *Betula costata*, *B. platyphylla*, *Salix caprea* и др. образовали нижний полог 1.0—2.0 м выс. В ходе дальнейшего развития наиболее активный отпад растений происходил в нижнем пологе древостоя. На 10-й год после пожара жизнедеятельность сохранили только 21% молодых растений *Salix taraiensis*, 33% растений у *Betula costata*, 40% растений у *Salix caprea*, 41% растений у *Populus tremula* и столько же у *Padus maackii*. Наименьший отпад растений отмечался у *Betula platyphylla*, сохранившей жизнедеятельность у 53.2% деревьев от числа растений, отмеченных на 2-й год после пожара.

В результате дифференциации растений по высоте на 13-й год после пожара в структуре древостоя, с общей сомкнутостью крон 0.6—0.8, четко выделились два подъяруса, состоящих из серийных видов (табл. 1). Все растения климаксовых видов не превышали 200 см выс. и входили только в состав подроста.

Процесс отпада у серийных древесных видов продолжался и в последующие годы. Так, на 30 год после пожара в составе древостоя остались жизнеспособными всего 1.0% растений *Salix caprea*, 2.6% — *Betula costata*, 2.9% — *Salix taraiensis*,

11.9% — *Populus tremula*. В наибольшем числе (22.4%) сохранили жизнеспособность деревья *Betula platyphylla* (рис. 2А).

В отличие от активного процесса отпада растений у серийных видов, численность молодых растений климаксовых видов на послепожарном участке постепенно возрастала (рис. 2А). Так, на 30-й год после пожара численность растений *Tilia taquetii* возросла в 2.8 раза, *Picea ajanensis* — в 3.1 раза, *Abies nephrolepis* — в 3.4 раза, *Pinus koraiensis* — в 4.6 и *Acer mono* — в 9.7 раза по сравнению с их количеством на 2-летней гари.

Растения климаксовых широколиственных видов (*Acer mono*, *Tilia taquetii* и *Quercus mongolica*) начали входить в состав нижнего подъяруса древостоя только через 25–28 лет, а хвойные породы — через 30 лет после пожара. Это определило формирование трех подъярусов в составе древостоя на 30 год после пожара (табл. 1). Верхние два подъяруса древостоя сформировали представители серийных видов, в то время как нижний подъярус образовали растения климаксовых широколиственных видов (*Acer mono*, *Tilia taquetii*, *Quercus mongolica*) 6–7 м выс. с незначительной примесью хвойных пород (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) 2.5–3 м выс.

На 35-й год после пожара в составе и структуре древостоя не произошло заметных изменений, кроме увеличения таксационных показателей (высоты и диаметра стволов, запасов древесины и суммы площадей сечения).

На вырубке также происходил отпад древесных растений с замедленным ростом у серийных видов, в то время как у климаксовых видов наблюдался более сложный процесс в изменении численности растений (рис. 2В).

К 7-му году после рубки сформировался одноярусный древесный полог преимущественно из представителей климаксовых видов предварительной генерации 2.5–4.0 м выс. и сомкнутостью 0.2–0.4, имевший состав по численности стволов: 4К3Лт2П1Д+Бп, Бж, Ик. К этому времени мелкий хвойный подрост предварительной генерации переместился в группу среднего подроста, а средний хвойный подрост перешел в категорию крупного подроста. Хвойные растения последующей генерации, образовавшиеся после рубки древостоя, развивались значительно медленнее и к 7-му году были представлены в незначительном числе (100–300 экз./га) только в мелком подросте.

На 13-й год после рубки в сформировавшемся древесном молодняке по запасу и численности также преобладали растения климаксовых видов (*Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*) предварительной генерации (табл. 1). Среди серийных видов в первом подъярусе древостоя принимали незначительное участие только растения *Betula platy-*

phylla с усиленным ростом, а во втором подъярусе участвовали отставшие в росте растения этого вида. Остальные серийные виды не играли заметной роли в составе древостоя.

Начиная с 10–12 лет после рубки, в структуре древостоя стали формироваться сомкнутые группы с различными доминирующими видами. Отдельные группы образовали растения *Betula platyphylla* и *B. costata*, под пологом которых успешно развивались все представители климаксовых видов. Сохранившиеся растения хвойных пород предварительной генерации к этому времени начали образовывать свои сомкнутые группы (6.5–8.0 м выс.), под сильно затененным пологом которых начали отпадать молодые растения всех древесных видов, включая и хвойные. Это обусловило снижение численности растений последующей генерации у *Pinus koraiensis*, начиная с 18–20 лет после рубки, а у менее чувствительных к затенению темнохвойных пород (*Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) заметный отпад молодых растений начался под сильно сомкнутым пологом темнохвойных групп через 30–35 лет после рубки.

На 30-й год после рубки в результате значительного отпада древесных растений серийных видов в составе древостоя сохранили жизнедеятельность только 18.8% растений *Betula costata* и 28.2% растений *Betula platyphylla*. Растения остальных серийных видов встречались только в незначительном числе. К этому времени сформировался трехъярусный древостой. В составе первого подъяруса, с сомкнутостью крон 0.5 и высотой 17–19 м, доминировали растения *Betula platyphylla* с меньшим участием *Quercus mongolica* и хвойных пород (табл. 1). Вторым подъярус, с сомкнутостью крон 0.7 и высотой 8–10 м, сформировали хвойные породы (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*) предварительной генерации, а также семенные и порослевые растения *Quercus mongolica* и отставшие в росте растения *Betula platyphylla* и *B. costata*. В третьем подъярусе, с сомкнутостью крон 0.6 и 3–4 м выс., также доминировали хвойные породы, сформировавшиеся преимущественно из мелкого подроста предварительной генерации, а также семенные и порослевые растения *Tilia taquetii* и *Quercus mongolica*.

К 35 году после рубки древостой, состоявший из 3-х подъярусов, лишь незначительно отличался по составу и структуре от 30-летнего древостоя, но возросли все таксационные показатели — в наибольшей степени в первом подъярусе (табл. 1).

Подрост к этому времени был представлен преимущественно растениями последующей генерации. По численности (7.4 тыс. экз./га) преобладал мелкий подрост, в составе которого доминировали растения широколиственных пород (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer tegmentosum*, *A. ukurunduense*) и принимали участие все хвой-

ные породы с одинаковой, но меньшей численностью. В среднем подросте, численностью 2.5 тыс. экз./га, среди хвойных пород наибольшее участие принимали растения *Picea ajanensis*, а в крупном подросте, с численностью 0.6 тыс. экз./га, доминировали растения *Abies nephrolepis*.

Развитие и продуктивность травянистых растений, кустарников и деревянистых лиан на послепожарном участке и на вырубке

На послепожарном участке максимальные запасы общей фитомассы надземных частей у травянистых растений, кустарников и деревянистых лиан отмечалась в первые годы после пожара. Наибольшая продукция (2387.4 кг/га абс. сух.) надземных частей в травяном покрове была отмечена на 2-й год после пожара. При этом около 75% от всей массы травяного покрова приходилась на долю *Chelidonium asiaticum*. У кустарников и деревянистых лиан максимальная масса надземных частей (2497.9 кг/га абс. сух.) была отмечена на четвертый год после пожара. При этом 65% от общей фитомассы кустарникового яруса приходилась на долю *Sambucus racemosa*.

Растения травянистых инициальных видов, имеющих короткие жизненные циклы, постепенно исчезали после смыкания полога молодого поколения быстрорастущих серийных древесных видов. После периода жизненной кульминации, отмечавшегося у *Chelidonium asiaticum* на 2-й год, *Lamium barbatum* — на 3-й, *Chamerion angustifolium*, *Urtica angustifolia* и *Sonchus arvensis* — на 4-й годы жизни, происходило последующее снижение их численности. У инициальных видов кустарников после периода жизненной кульминации, отмечавшейся у *Aralia elata* на 5–6-й годы, у *Sorbaria sorbifolia* — на 6–7-й, у *Sambucus racemosa*, *Rosa acicularis* и *Rubus komarovii* — на 8–10-й годы, резко снизилась численность их растений, и сократились общие запасы их фитомассы. Оставшиеся их единичные экземпляры находились преимущественно в возрастном состоянии старых генеративных и постгенеративных растений. К 13-му году после пожара закончился жизненный цикл у основной части травянистых растений инициальных видов, и к этому времени полностью исчезли из состава травяного покрова растения 19 инициальных видов из 23, присутствовавших в первые годы после пожара. Общая масса надземных частей травяного покрова при этом составляла 494.7 кг/га абс. сух., а у всех кустарников и деревянистых лиан — 557.9 кг/га абс. сух.

На освободившихся участках стали более активно разрастаться кустарники и деревянистые лианы серийных видов. Наибольшей численностью скелетных осей и массой надземных частей отличались четыре серийных вида (*Philadelphus tenuifolius*, *Eleutherococcus senticosus*, *Schisandra*

chinensis и *Actinidia kolomikta*), общая масса их надземных частей на 14 год после пожара составляла 332.1 кг/га абс. сух. или 67.8% от всей массы надземных частей кустарников и деревянистых лиан. В просветах между сомкнутым пологом древостоя и зарослями кустарников обильно разрастались в травяном покрове мезофитные папоротники (*Pseudocystopteris spinulosa*, *Adiantum pedatum*, *Dryopteris sichotensis* Kom. и др.), осоки и разнотравье (*Carex campylorhina*, *Thalictrum filamentosum*, *Scutellaria ussuriensis* (Regel) Kudo и др.). Общая масса надземных частей травяного покрова на 14 год после пожара составляла 403.8 кг/га абс. сух., при этом наибольшая доля надземной массы (56.5%) приходилась на долю разных видов осок (*Carex campylorhina*, *C. reventata* и *C. ussuriensis* и др.).

Минимальная масса надземных частей травяного покрова (250–300 кг/га абс. сух.), а также у кустарников и деревянистых лиан (350–400 кг/га абс. сух. вещества) на послепожарном участке отмечалась в сомкнутых осиново-березовых молодняках 20–30-летнего возраста.

Иначе происходило развитие травянистых растений, кустарников и деревянистых лиан на вырубке. На 7-й год после рубки в травяном покрове из 12 инициальных видов, отмеченных на 2-й год после рубки, встречались растения только 5 видов, среди которых преобладали растения *Chamerion angustifolium*. Масса их надземных частей составляла 19.7 кг/га абс. сух. или 87.5% от общей массы у растений всех инициальных видов. В кустарниковом ярусе из присутствовавших 4 инициальных видов активно развивались только растения *Sambucus racemosa* и *Aralia elata*, масса надземных частей у которых составляла 18.6 кг/га абс. сух. вещества. У двух других инициальных видов (*Rubus komarovii* и *Sorbaria sorbifolia*) единичные растения не превышали 50–75 см выс.

На 13 год после рубки резко возросла мозаичность травяного покрова: от 15–20% проективного покрытия под сомкнутым пологом хвойного молодняка до 70–80% под разреженным пологом деревьев *Betula platyphylla*. При этом травянистые растения и кустарники инициальных видов полностью исчезли, а возросло участие климаксовых видов кустарников (*Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve*, *Euonymus pauciflora*) и серийного вида деревянистой лианы *Actinidia kolomikta*, составившие совместно 860 кг/га абс. сух. В травяно-кустарничковом ярусе более пышно разрослись растения осок (*Carex ussuriensis*, *C. reventata*, *C. ху-phi-um*), общая масса которых составляла 285.0 кг/га или 81.5% от общей массы травяного покрова.

К 35 году после рубки в кустарниковом ярусе, с общим проективным покрытием 20–30%, доминировали климаксовые крупные кустарники (*Corylus mandshurica* и *Acer barbinerve*) до 6–7 м выс., имеющие совместно массу надземных ча-

стей 744.5 кг/га абс. сух. или 92.8% от общей массы всех кустарников и деревянистых лиан.

В кустарничково-травяном ярусе, с общим проективным покрытием 20–40%, как и в предыдущие годы, преобладали растения осок, но резко возросла численность и масса надземных частей у растений *Carex ussuriensis*, составившая 116.4 кг абс. сух./га, или 53.8% от общей массы травяного покрова.

Последующие этапы лесовосстановительного процесса и заключительные стадии демулационных сукцессий после пожаров в рассматриваемом типе сукцессионных рядов опубликованы ранее (Котарова et al., 2007; 2008). Сплошные рубки с сохранением молодого поколения древесных пород были проведены лишь в качестве единичных экспериментов, поэтому информация об их заключительных стадиях лесовосстановительного процесса отсутствует.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ лесовосстановительного процесса в течение 35 лет после устойчивого низового пожара и после экспериментальной сплошной рубки с сохранением молодого поколения древесных пород в широколиственно-темнохвойно-кедровых лианово-разнокустарничковых лесах Южного Сихотэ-Алиня показал значительные различия в характере и скорости их зарастания и в последующем развитии сообществ.

Прежде всего, была отмечена существенная разница в возрастном состоянии их насаждений до пожара и до рубки древостоя. Допожарный лес был пройден выборочной рубкой на хвойные породы и имел возраст верхнего полога древостоя около 140 лет, а возраст насаждения до рубки составлял около 350 лет. Большая разница в возрасте исходных лесных биогеоценозов определила существенные различия в составе и численности их почвенных банков семян. На 9 год после пожара было выявлено 7306 всхожих семян на м², относящихся к 47 видам, в то время как на вырубке такого же возраста было выявлено 1428 семян на м², относящихся к 29 видам, а в коренном биогеоценозе, примыкающем к вырубке, отмечено всего 946 семян на м², относящихся к 19 видам.

Обогащение почвы минеральными и органическими веществами в результате сгорания растительного материала и подстилки после пожара обусловило пышное разрастание на свежей гари растений инициальных (*Chelidonium asiaticum*, *Artemisia rubripes*, *Sambucus racemosa* и др.) и серийных (*Philadelphus tenuifolius*, *Betula costata*, *B. platyphylla* и др.) видов, образовавшихся из всхожих семян, хранившихся в почве. На 2-й год после пожара на площади 0.25 га было отмечено 87 видов

высших растений, из которых 29 видов относились к инициальным. В то же время на 2-летней вырубке на такой же площади было отмечено 65 видов высших растений, среди которых 17 видов относились к инициальным.

Существенные отличия между сравниваемыми биогеоценозами были связаны с характером естественного возобновления древесных растений. На гари полностью отсутствовал подрост климаксовых хвойных и широколиственных пород предварительной или допожарной генерации. В течение всех 35 лет наблюдений в составе формирующегося древесного молодняка доминировали растения серийных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla* и др.). В то же время ведущую роль в формировании и последующем развитии древесного молодняка на вырубке играли климаксовые хвойные (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) и широколиственные виды (*Tilia taquetii*, *Quercus mongolica*). Успешному лесовосстановительному процессу на вырубке способствовал сохранившийся подрост предварительной генерации у хвойных и широколиственных пород всех высотных категорий. Быстрорастущие деревья серийных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla* и др.) сформировали верхний сравнительно разреженный подъярус древостоя только через 30–35 лет после рубки древостоя. Однако по численности и запасам древесины эти серийные виды значительно уступали климаксовым хвойным и широколиственным породам.

Таким образом, сохранение напочвенного покрова и подстилки, а также молодого поколения хвойных и широколиственных пород во время сплошной экспериментальной рубки позволяет значительно сократить сроки восстановления коренного леса примерно на 60–80 лет. Однако и в этом случае должно пройти еще не менее 80–100 лет для полного восстановления широколиственно-темнохвойно-кедрового леса. Для полного восстановления коренного леса после устойчивого низового пожара требуется не менее 180 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahlgren T.F., Ahlgren C.E. 1960. Ecological effects of forest fires. — Bot. Rev. Vol. 26 (4): 483–533.
- [Aref'eva] Арефьева З.Н. 1963. Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах. — Тр. ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск. 36: 39–55.
- Bublitz W. 1953a. Über den Einfluss von Außenfaktoren auf die Keimung und ihre Bedeutung für die Naturverjüngung. — Allg. Forstzeitschrift 8 (53): 594–596.
- Bublitz W. 1953b. Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstein. — Naturwissenschaften. 40 (9): 275–276.
- [Grodzinskiy] Гродзинский А.М. 1965. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Основы химического взаимодействия растений. Киев. 200 с.

- [Glushko et al.] Глушко С.Г., Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б. 2022. Формирование древесных молодых после разных способов рубки и воздействия пожара в кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня. — Лесоведение. 2: 144–156.
- [Ignat'eva] Игнат'ева Л.А. 1966. Продуктивность травостоя лесных ценозов Приобья. — Бот. журн. 51 (2): 196–209.
- [Irina] Ильина Т.М. 2003. Динамика восстановления лесных подстилок после пожара в кедрово-широколиственном лесу Южного Сихотэ-Алиня. — Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток. С. 152–155.
- [Karpov] Карпов В.Г. 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. 335 с.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1956а. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л. 261 с.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1956б. Конспект лесных формаций Приморья и Приамурья. — В кн.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л. С. 286–305.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1984. Развитие *Chelidonium asiaticum* (Papaveraceae) при восстановлении кедрово-широколиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня после пожара. — Бот. журн. 69 (8): 1052–1062.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток. 222 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1992а. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 224 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1992б. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций. Леса Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 184 с.
- Komarova T.A., Sibirina L.A., Lee D.K., Kang H.S. 2007. The restoration process after fire in the broadleaved-dark coniferous-Korean pine forest of the South Sikhote-Alin Mountains. — Forest science and technology. 2 (1): 17–25.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Сибирица Л.А., Ли Д.К., Кан Х.С. 2008. Демутационные сукцессии после пожаров в лианово-разнокустарниковых широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня. — Лесоведение. 4: 10–19.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г., Терехина Н.В. 2017. Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня с участием *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. СПб. 402 с.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Терехина Н.В., Орехова Т.П. 2021. Покой жизнеспособных семян в почве и их прорастание после пожаров в широколиственно-кедровых лесах южного Сихотэ-Алиня. — Бот. журн. 106 (3): 255–271.
- [Korzhagin] Корчагин А.А. 1976. Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. Л. 313 с.
- [Kovalev et al.] Ковалев А.П., Орлов А.М., Лашина Е.В., Грищенко Ю.А. 2019. Состояние и перспективы использования лесных ресурсов Приморского края. — Сибирский лесной журнал. 5: 15–21.
- Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P. 2019. Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland. — Ecological Processes. 8: 47.
- Kwiatkowska-Falińska A., Jankowska-Błaszczuk M., Jarszewicz B. 2014. Post-Fire changes of soil seed banks in the early successional stage of Pine forest. — Polish Journal of Ecology. 62 (3): 455–466.
- [Man'ko, Voroshilov] Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1966. Естественное возобновление на вырубках и гарях в лесах Приморского края. — В кн.: Проблемы биологии на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 23–25.
- [Man'ko, Voroshilov] Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1967. Естественное возобновление на вырубках и гарях в кедрово-широколиственных лесах Приморского края. — В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток. С. 197–200.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1975. Изучение ценологических популяций в целях выяснения “стратегии жизни” видов растений. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 80 (2): 5–17.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1982. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР. — Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М. С. 35–59.
- [Sochava] Сочава В.П., Липатова В.В., Горшков А.А. 1962. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. — Бот. журн. 42 (4): 473–484.
- [Solodukhin] Солодухин Е.Д. 1954. Естественное возобновление леса на лесосеках и гарях в елово-пихтовых лесах Дальнего Востока. — Лесн. хоз-во. 11: 40–42.
- [Soloviev] Соловьев К.П. 1958. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск. 367 с.
- [Soloviev] Соловьев К.П. 1963. О динамике древостоев после рубок в Приморье. — Сб. тр. ДальНИИЛХ. 5: 29–39.
- [Soloviev] Соловьев К.П., Солодухин Е.Д. 1953. Классификация гарей на Дальнем Востоке. — Лесное хозяйство. 2: 45–48.
- [Sosudistye...] Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985–1996. СПб. Т. 1–8.
- [Sovremennoe...] Современное состояние лесов российского Дальнего Востока и перспективы их использования. 2009. Хабаровск. 470 с.
- [Spravochnik...] Справочник для таксации лесов Дальнего Востока. 1990. Хабаровск. 526 с.
- [Sukachev et al.] Сукачев В.Н., Зонн С.В., Мотовилов Г.П. 1957. Методические указания к изучению типов леса. М. С. 9–63.
- [Sukachev, Zonn] Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.

REFORESTATION PROCESS AFTER A GROUND FIRE AND CLEAR CUTTING IN LIANA-VARIED-SHRUB BROAD-LEAVED-DARK-CONIFEROUS-KOREAN-PINE FORESTS OF SOUTHERN SIKHOTE-ALIN

T. A. Komarova^{a,#}, N. V. Terekhina^{b,##}, N. B. Prokhorenko^{c,###}, and S. G. Glushko^{d,####}

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of RAS
100-letiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

^bInstitute of Earth Sciences, St. Petersburg State University
10th Line of Vasilyevskiy Island, 33/35, St. Petersburg, 199178, Russia

^cKazan (Volga region) Federal University
Kremliovskaya Str., 18, Kazan, Republic of Tatarstan, 420008, Russia

^dKazan State Agrarian University
K. Marks Str., 65, Kazan, Republic of Tatarstan, 420008, Russia

#e-mail: mata41@mail.ru

##e-mail: n.terekhina@spbu.ru

###e-mail: nbprokhorenko@mail.ru

####e-mail: glushkosg@mail.ru

A comparative analysis of the formation and natural course of development of plant communities was carried out in two plots: (1) passed through by a stable ground fire and (2) subjected to experimental clear cutting with preserving young generation of tree species in liana-varied-shrub broad-leaved-dark-coniferous-Korean-pine forests of the mid-mountain belt of the Southern Sikhote-Alin. The features of natural recovery, course of growth, development and dynamics of the number of woody plants in the first 35 years of the reforestation process are considered. Taxation characteristic of the forest stands before their destruction by the fire and cutting, as well as at the first stages of the formation of young tree stands, are given. The dynamics of the species composition and phytomass of the aboveground parts of plants of the shrub and low-shrub-herb layers is considered.

Keywords: ground fire, clear cutting, reforestation successions, growth rate of woody plants, dynamics of woody plants number, phytomass

REFERENCES

- Algren T.F., Algren C.E. 1960. Ecological effects of forest fires. — *Bot. Rev.* 26 (4): 483–533.
- Arefieva Z.N. 1963. Vliyaniye ognya na nekotorye biokhimi-cheskie process v lesnykh pochvakh [Influence of fire on some biochemical processes in forest soils]. — *Proceedings of the Institute of Biology UF AS USSR. Sverdlovsk.* 36: 39–55 (In Russ.).
- Bublitz W. 1953a. Uber den Einfluss von AuBenfaktoren auf die keimung und ihre Bedeutung fur die Naturver- jungung. — *Allg. Forstzeitschrift.* 8 (53): 594–596.
- Bublitz W. 1953b. Uber die keimhemmende Wirkung der Fichtenstrei. — *Naturwissenschaften.* 40 (9): 275–276.
- Glushko S.G., Komarova T.A., Prokhorenko N.B. 2022. Young forests forming after fellings and fires in dark coniferous sedge-fern forests of the southern Sikhote-Alin. — *Russian Journal of Forest Science.* 2: 144–156 (In Russ.).
- Grodzinskiy A.M. 1965. Allelopatiya v zhizni rasteniy i ikh soobshchestv. *Osnovy khimicheskogo vzaimodeistviya rasteniy* [Allelopathy in the life of plants and their communities. Fundamentals of the chemical interaction of plants]. Kiev. 200 p. (In Russ.).
- Ignat'eva L.A. 1966. Productivity of the herbage of the forest cenoses near the Ob river. — *Bot. Zhurn.* 51 (2): 196–209 (In Russ.).
- Il'ina T.M. 2003. Dinamika vosstanovleniya lesnykh pod-tilok posle pozhara v kedrovo-shirokolistvennom lesu Yuzhnogo Sikhote-Alinya [Dynamics of restoration of forest litter after a fire in the cedar-broad-leaved forest of the Southern Sikhote-Alin]. — *Monitoring of vegeta- tion cover of protected areas of the Russian Far East. Vladivostok.* P. 152–155 (In Russ.).
- Karpov V.G. 1969. *Experimental'naya fitotsenologiya tem- nokhvoynoy tayga* [Experimental phytocenology of the dark coniferous taiga]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- Kolesnikov B.P. 1956a. Synopsis of forest formations of Pri- morye and Amur Region. — In: Academician V.N. Su- kachev on his 75th birthday. Moscow; Leningrad. P. 286–305 (In Russ.).
- Kolesnikov B.P. 1956b. Cedar forests of the Far East. Mos- cow; Leningrad. 261 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1984. The development of *Chelidonium asi- aticum* (Papaveraceae) in the course of the post-fire re- covery of *Pinus koraiensis* broad-leaved forests in the Southern Sikhote-Alin. — *Bot. Zhurn.* 69 (8): 1052–1062 (In Russ.).
- Komarova T.A. 1986. Regeneration by seed in fresh burns (forests of the Southern Sikhote-Alin). Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1992a. Poslepozharnyye suksessii v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alin'a [Post-fire successions in the

- forests of Southern Sikhote-Alin]. Vladivostok. 224 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1992b. Razvitiye i produktivnost' travyanistykh i kustarnikovykh populatsiy [Development and productivity of herbaceous and shrub coenopopulations]. Lesa Yuzhnogo Sikhote-Alin'a. Vladivostok. 184 p. (In Russ.).
- Komarova T.A., Sibirina L.A., Lee D.K., Kang H.S. 2007. The restoration process after fire in the broadleaved-dark coniferous-Korean pine forest of the South Sikhote-Alin Mountains. – Forest science and technology. 2 (1): 17–25.
- Komarova T.A., Sibirina L.A., Lee D.K., Kang H.S. 2008. Demutation Successions after Fires in Liana-Shrub Broad-Leaved Forests of the Sikhote-Alin. – Russian Journal of Forest Science. 4: 10–19 (In Russ.).
- Komarova T.A., Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Terekhina N.V. 2017. Post-fire successions in the Sikhote-Alin forests with *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. participation. St. Petersburg. 402 p. (In Russ.).
- Komarova T.A., Terekhina N.V., Orekhova T.P. 2021. Dormancy of viable seeds in soil and their germination after fires in broadleaved-korean-pine forests of southern Sikhote-Alin. – Bot. Zhurn. 106 (3): 255–271 (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1976. Stroenie rastitel'nykh soobshchestv [Structure of plant communities]. – Polevaya geobotanika. Vol. 5. Leningrad. 313 p. (In Russ.).
- Kovalev A.P., Orlov A.M., Lashina E.V., Grishchenova Yu.A. 2019. The prospects of using forest resources in Primorsky Krai. – Sibirskiy Lesnoy Zhurnal. 5: 15–21 (In Russ.).
- Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P. 2019. Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland. – Ecological Processes. 8: 47.
- Kwiatkowska-Falińska A., Jankowska-Błaszczuk M., Jaroszewicz B. 2014. Post-Fire changes of soil seed banks in the early successional stage of Pine forest. – Polish Journal of Ecology. 62 (3): 455–466.
- Man'ko Yu.I., Voroshilov V.P. 1966. Estestvennoye vozobnovlenie na vyrubkakh i gariyakh v lesakh Primorskogo kraya [Natural regeneration in clearings and burnt areas in the forests of Primorsky Krai]. – In: Problemy biologii na Dal'nem Vostoke. Vladivostok. P. 23–25 (In Russ.).
- Man'ko Yu.I., Voroshilov V.P. 1967. Estestvennoye vozobnovlenie na vyrubkakh i gariyakh v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh leshnorskogo Kraya [Natural regeneration in clearings and burnt areas in the cedar-deciduous forests of Primorsky Krai]. – In: Itogi izucheniya lesov Dal'nego Vostoka. Vladivostok. P. 197–200 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1975. Izuchenie tsenoticheskikh populatsiy v tseliakh vyiasneniya "strategii zhizni" vidov rasteniy [The study of coenotic populations in order to clarify the "strategy of life" of plant species]. – Bull. MOIP. Dep. Biol. 80 (2): 5–17 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1982. Zhiznesposobnost' semian v pochvah prirodnykh biogeocenozah SSSR [Viable seeds in soils of natural biogeocenoses of the USSR] – Theoretical and applied aspects of biogeography. Moscow. P. 35–59 (In Russ.).
- Sochava V.P., Lipatova V.V., Gorshkov A.A. 1962. Experience of accounting of the total productivity of the above-ground part of the grass cover. – Bot. Zhurn. 42 (4): 473–484 (In Russ.).
- Solodukhin E.D. 1954. Natural reforestation in cutting areas and burnt areas in the spruce-fir forests of the Far East. – Forest Household. 11: 40–42 (In Russ.).
- Soloviev K.P., Soloduchin E.D. 1953. Classification on burnt forests at the Far East. – Forest Regeneration. 2: 45–48 (In Russ.).
- Soloviev K.P. 1958. Cedar-broad-leaved forests of the Far East and management in them. Khabarovsk. 367 p. (In Russ.).
- Soloviev K.P. 1963. O dinamike drevostoev posle rubok v Primor'e [On the dynamics of forest stands after felling in Primorye]. – Sb. Tr. Dal'NILH. (5): 29–39 (In Russ.).
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. [Vascular plants of the Soviet Far East]. 1985–1996. Saint-Petersburg. Vol. 1–8 (In Russ.).
- Sovremennoye sostoyaniye lesov rossiskogo Dal'nego Vostoka i perspektivy ikh ispol'zovaniya [The current state of the forests of the Russian Far East and the prospects for their use]. 2009. Khabarovsk. 470 p. (In Russ.).
- Spravochnik dlya taksatsii lesov Dal'nego Vostoka [Handbook for the taxation of forests of the Far East]. 1990. Dal'NILH. Khabarovsk. 526 p. (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V., Motovilov G.P. 1957. Guidelines for the study of forest types. Moscow. P. 9–63 (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V. 1961. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa. [Guidelines for the study of forest types]. Moscow. 144 p. (In Russ.).