

# ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОДХОД В КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

**В.Ю. Нешатаев**

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия  
им. С.М.Кирова, val@vn1873.spb.edu

При хозяйственном использовании и вообще хозяйственных воздействиях на тот или иной биогеоценоз необходимо не упускать из виду его динамику, т.к. она наряду с другими свойствами биогеоценоза влияет на выбор, направление и интенсивность того или иного хозяйственного мероприятия.

*В.Н. Сукачев*

## **Предмет типологического анализа лесной растительности**

- Изучение связей лесной растительности с условиями среды и внешними воздействиями.
- Систематизация знаний об этих связях в виде лесотипологических классификаций, основная область применения которых лесное хозяйство.

## **Методы типологического анализа**

- Лесорастительное районирование.
- Ординация.
- Математическое моделирование.
- Классификация.
- Назначение классификаций лесной растительности как метода.
- Лаконичное объяснение природы лесных биогеоценозов и вырубок по их положению в системе.
- Генерация и проверка гипотез о закономерностях изменения в пространстве и во времени характеристик лесных биогеоценозов.
- Экстраполяция полученных знаний и выявленных закономерностей на объекты, сходные по положению в системе: всякое лесоводственное и лесохозяйственное исследование должно начинаться с привязки исследуемых объектов к имеющейся лесной типологии и заканчиваться указанием типологических единиц, для которых его результаты справедливы.

## Задачи классификации лесной растительности как экологической основы проектирования лесохозяйственных мероприятий

Прогноз для каждого конкретного участка лесного биогеоценоза на основе его типологической принадлежности возможных состояний растительности, в особенности продуктивности и устойчивости древостоев как в процессе естественной динамики, так и при хозяйственном вмешательстве.

Выбор на основе этого прогноза (Сукачев, 1945):

- главной породы и целевого состава насаждений (древесных пород, выращивание которых в данных условиях наиболее целесообразно);
- способа мелиорации местообитания и оценка его возможной эффективности;
- способа восстановления леса после рубки;
- методов защиты леса от пожаров;
- возможных путей использования недревесной продукции леса;
- путей рекреационного и пастбищного использования леса;
- объектов особой охраны растений и животных.

## Существующие направления в лесной типологии и классификации лесной растительности

Отличия основных направлений в лесной типологии и классификации лесной растительности (табл. 1) связаны с различной оценкой роли динамики растительности и значения экотопических факторов.

Таблица 1. Направления в лесной типологии и классификации лесной растительности

Характеристики классификаций	В. Н. Сукачев, И. С. Мелехов	J. Braun-Blanquet	Е. В. Алексеев, П. С. Потребняк, Д. В. Воробьев	A. Cajander	Б. А. Ивашевич, Б. П. Колесников, В. С. Илаглов	В. Н. Федорчук, С. П. Каразия
Вырубки и коренные леса относятся к одному типу лесорастительных условий (ЛРУ)	Нет	В зависимости от состава	Да	Да	Да	Да
Целевое назначение						
Лесохозяйственное	+	-	+	+	+	+
Фитоценотическое	+	+	-	+	+	+
Признаки, используемые для распознавания типов ЛРУ						
Климат	-	-	+	-	+	+
Рельеф	-	-	(+)	-	+	-

Мощность органических горизонтов почвы	–	–	–	–	–	+
Мощность гумусового горизонта	–	–	–	–	–	+
Гранулометрический состав почвы	–	–	(+)	-	+	+
Виды-индикаторы	+	+	+	+	+	+
Виды-доминанты живого напочвенного покрова	+	(+)	(+)	+	+	(+)
Виды-доминанты древесного яруса	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Синтаксоны						
Основные	Тип леса	Асс.	Тип ЛРУ=серия типов леса			
Низшие	Асс.	Вар.	Преобладающая порода+тип ЛРУ			

### **Недостатки большинства современных классификаций лесной растительности**

- Недостаточный учет диагностических признаков производных типов леса и типов вырубок.
- Выделение излишних типов леса, слабо очерченных экологически и представляющих собой кратковременные фазы динамики одного и того же типа леса.
- Выделение типов по видам-доминантам живого напочвенного покрова с широкой экологической амплитудой.
- Объединение в один тип конвергирующих сообществ различных типов лесорастительных условий.
- Недоучет влияния почвообразующей породы (гранулометрического состава, наличия слоя торфа) на условия естественного возобновления деревьев после рубки, на вероятность возникновения лесного пожара, на степень трансформации местообитания после пожара.
- Выделение типа леса по классу бонитета древостоя без учета экологических свойств местообитания и растительности нижних ярусов.
- Однозначная привязка типа леса, выделенного по признакам растительности, к почвам определенного рода.
- Отсутствие количественных характеристик стабильных диагностических признаков типологических единиц, которые пригодны для их распознавания на всех этапах смен, и признаков, диагностирующих их отдельные возрастные фазы динамики.
- Отсутствие определителей и детальных описаний типологических единиц.

Эти недостатки приводят к существенным отрицательным последствиям (табл. 2).

**Таблица 2. Характерные недостатки типологических классификаций и последствия ошибок при проектировании лесохозяйственных мероприятий без учета динамических потенций местообитаний**

Возможности проектирования лесохозяйственных мероприятий	Характерные недостатки типологических классификаций	Последствия
Ошибки при выборе целевой породы (например, ель-сосна)	Не учитывается гранулометрический состав почвообразующих пород на нормально дренированных местообитаниях. Слабо учитывается потенциальное плодородие недостаточно дренированных местообитаний	Выход древесины на 30–40% меньше возможного
Недоучет площадей нуждающихся в реконструкции и ремонте осушительных систем	Отсутствие типов леса на давно и интенсивно осушенных торфах	Вторичное заболачивание и значительные потери древесины
Проектирование параметров осушительной сети невозможно	В диагнозах типов леса слабо дренированных местообитаний не заданы градации мощности торфа	Требуются дополнительные изыскания

### **Принципы динамического подхода к классификации лесной растительности**

- Сходство местообитаний в пределах типа леса таково, что, несмотря на возможные смены доминантов за период лесовыращивания (80–120 лет), при отсутствии эндогенных изменений гидрологического режима и пожаров участок леса сохраняет свою принадлежность к одному и тому же синтаксону, характеризующему потенциальным типом леса.

- Одинаковое воздействие на биогеоценозы одного типа имеет одинаковые последствия при одинаковом режиме поступления зачатков растений.

Различия динамического и иных подходов к классификации лесной растительности показаны на примере конвергенции растительности после рубок лесов трех различных коренных типов леса южной тайги Северо-Запада РФ (рис. 1, 2). После рубки лесов этих типов обычно преобладает вейник лесной (*Calamagrostis arundinaceae*), а восстановление растительности после сплошной рубки идет в направлении исходного коренного типа. В соответствии с динамическим подходом следует выделить три типа вейниковой вырубki (рис. 1). Иные подходы могут предполагать выделение одного типа, характеризующегося преобладанием вейника (рис. 2).

<i>Piceetum nemoriherbosum</i>	→	<i>Betuletum nemoriherboso-calamagrostidosum</i>
<i>Piceetum myrtillosum</i>	→	<i>Betuletum myrtilloso-calamagrostidosum</i>
<i>Piceetum oxalidosum</i>	→	<i>Betuletum oxalidoso-calamagrostidosum</i>

Рис. 1. Схема сукцессии после рубок, соответствующая динамическому подходу

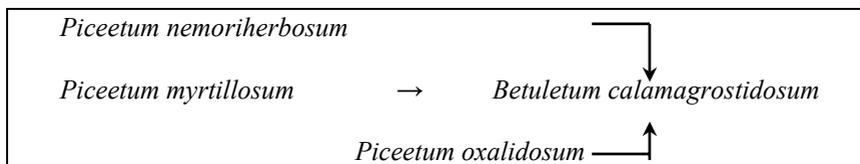


Рис. 2. Схема сукцессии после рубок, не отвечающая динамическому подходу

### Динамические категории биогеоценозов и синтаксоны динамической классификации

В **климаксовых** биогеоценозах соотношение видов теоретически может сохраняться бесконечно при условии стабильности климата, гидрологического режима, отсутствии внешних катастрофических нарушений, инвазии аллохтонных видов. Основным признаком климаксового биогеоценоза является динамическое равновесие годовой продукции и годового расхода органического вещества.

**Коренные** биогеоценозы образованы аборигенными древесными породами и развиваются без воздействия (или слабом воздействии, сопоставимом с деятельностью средних и мелких млекопитающих, собирательство дикоросов, охота и т.п.) человека и катастрофических природных факторов в течение времени, сопоставимого с предельным биологическим возрастом этих пород (или превышающего этот возраст).

**Условно-коренные** биогеоценозы – климаксовые биогеоценозы на трансформированных человеком местообитаниях или с участием видов-интродуцентов.

**Серийные** биогеоценозы (сообщества) – это стадии сукцессии, не достигшие климакса. Заметим, что коренные биогеоценозы (сообщества) могут являться серийными, а климаксовые необязательно коренными. Например, коренные сосняки сфагновые представляют собой стадии образования биогеоценозов сфагновых болот, а абсолютно разновозрастной еловый лес на искусственно осушенном торфянике близок к состоянию климакса.

**Производные** – это серийные биогеоценозы (сообщества) после пожаров, антропогенных нарушений и мелиораций. Вслед за С.Я. Соколовым различают кратковременно производные и длительно производные биогеоценозы. Длительность существования первых – менее периода лесовыращивания хвойных пород (100–140 лет), вторых – более. Принятый интервал времени, в течение которого рассматривается процесс восстановления основных структурных и функциональных особенностей исходных коренных или длительнопроизводных типов леса, оправдан с хозяйственной точки зрения: за период, соизмеримый с временем жизни одного поколения древостоя, проявляются результаты большинства важнейших лесохозяйственных мероприятий; этот период удобен для долгосрочного лесохозяйственного планирования.

**Субклимакс** – длительнопроизводный биогеоценоз.

**Диаспорический субклимакс** – субклимакс, в котором восстановление коренной породы невозможно вследствие отсутствия источников ее семян.

**Потенциальная** – это климаксовая растительность, которая формируется при снятии воздействий рубок, пожаров, выпаса скота, рекреации, но при условии сохранения современного гидрологического режима, почвообразующей породы, атмосферного загрязнения и фауны.

**Восстановленная** – это коренная растительность, которая существовала бы к настоящему времени на данной территории при условии отсутствия антропогенных воздействий.

На местообитаниях, слабо трансформированных человеком, содержание этих понятий совпадает.

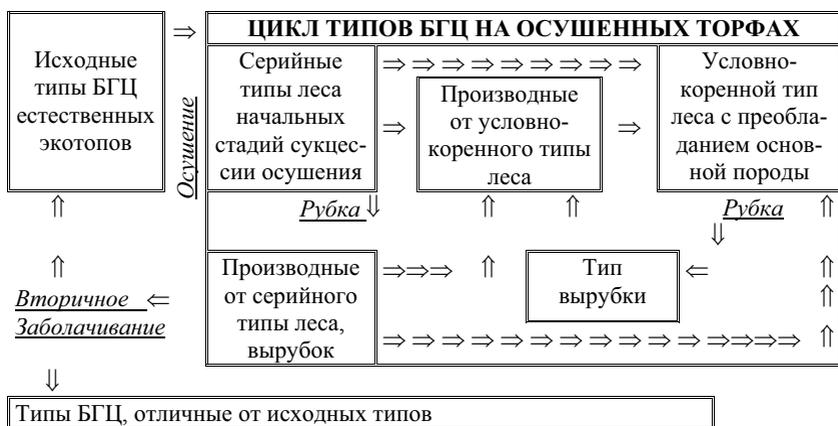
На местообитаниях, настолько сильно измененных человеком (например, в результате осушения, подтопления, подсыпки или снятия грунта и т.п.), что климаксовая растительность не соответствует восстановленной, потенциальная растительность соответствует условно-коренным сообществам.

В случае совпадения восстановленной и потенциальной растительности основной синтаксон динамической классификации (серия, цикл типов леса) объединяет коренной тип леса и кратковременнопроизводные типы леса, гарей и вырубков на его месте. Например, ельник кисличный на дренированных суглинках, вейниковые вырубки и молодяки разных пород на его месте В.Н. Федорчук с соавторами (2005) относит к серии типов леса КИСГ (кисличная на нормально дренированных суглинках и двухчленных наносах).

В случае трансформации местообитаний пожарами в такой степени, что восстановление растительности занимает время больше периода лесовыращивания, основной синтаксон динамической классификации объединяет длительнопроизводный тип леса и все кратковременнопроизводные типы

леса, гарей и вырубок на его месте. Например, полагая, что сосняки лишайниковые на дренированных песках формируются и существуют под влиянием периодических пожаров и могут сменяться зеленомошными ельниками за период времени больше 140 лет, В.Н. Федорчук с соавторами (2005) относит сосняки лишайниковые и вырубки на их месте к серии типов леса ЛШ (лишайниковая на сильно дренированных песках).

В случае лесов на интенсивно осушаемых торфяниках в один синтаксон объединяются тип условно-коренного потенциального биогеоценоза, стадии его формирования в ходе сукцессии под влиянием осушения, вырубки лесов условно-коренного типа и вырубки лесов, являющихся стадиями формирования условно-коренного типа (рис. 3).



- Л.Г.Раменский

Индикация экологических режимов с помощью шкал, точный учет проективного покрытия, одновременный учет признаков почв и растительности перекрестным методом.

- Б.А. Ивашкевич, Б.П. Колесников

Динамическое понимание основного синтаксона.

- J. Braun-Blanquet

Табличная обработка геоботанических описаний, выделение характерных и дифференцирующих видов.

- E. Aichinger

Экологические группы видов.

- Е.В. Алексеев, П.С. Погребняк, Д.В. Воробьев

Использование видов-индикаторов, разработка определителей.

### **Опыт применения комбинированного метода на примере лесов северо-западных районов РФ (Федорчук и др., 2005)**

Рассматриваемые ниже методы выделения и распознавания типов леса разработаны в Ленинградском (Санкт-Петербургском) НИИ лесного хозяйства (СПбНИИЛХ) В.Н. Федорчуком с сотрудниками (Федорчук, Дыренков, 1975; Федорчук, 1976 а, б; Нешатаев, Федорчук, 1989; Федорчук и др., 2005 и др.).

Основной типологической единицей классификации СПбНИИЛХ является серия (семейство) типов леса. Типы леса выделяют в соответствии с решениями I и II Всесоюзных лесотипологических совещаний (1951, 1973) по В.Н. Сукачеву в пределах серий по преобладающей древесной породе.

В основу разработки типологической классификации какого-либо региона могут быть положены комплексные описания пробных площадей, заложенных с учетом требования репрезентативности. На пробных площадях выполняют таксационное описание древесного яруса с инструментальным определением средних характеристик элементов леса (полноты, высоты, диаметра, возраста и др.), геоботаническое описание, определение мощности верхних почвенных горизонтов в 20 прикопках и описание почвенного разреза. Рекомендуется начинать изучение типов леса региона с коренных и близких к ним старовозрастных участков леса на ненарушенных местообитаниях. Производные биогеоценозы рекомендуется изучать после того, как разработана типологическая классификация коренных, длительнопроизводных и условно-коренных биогеоценозов.

Классификацию начинают с выделения вспомогательных классификационных единиц, *фитоценоотических (фитоценонов)* и *эдафических групп биогеоценозов*, сходных по экологическим критериям (Федорчук, Дыренков, 1975).

В одну фитоценоотическую группу методом табличной сортировки объединяют участки со сходным видовым составом одного лесорастительного или ландшафтного района. Экологическую однородность и своеобразие фитоценонов, выделенных с помощью групп дифференцирующих видов, контролируют, используя балльные оценки по таблицам Л.Г. Раменского. В.Н. Федорчук (1976а), показал, что совместное использование методов Браун-Бланке и Л.Г.Раменского позволяет выделять хорошо распознаваемые единицы растительности с помощью групп индикаторных видов.

В качестве критерия при выделении фитоценоотических групп используют и доминирование некоторых экологически показательных и устойчивых видов (например, сфагновых мхов или лишайников). На данном этапе осуществляется экологическая и динамическая оценка выделенных групп видов и фитоценонов с целью исключения из состава дифференцирующих видов, явно связанных с временными экологическими условиями, вызванными нарушениями (луговые, сорные, опущенно-полянны и т.п.).

В одну эдафическую группу объединяют участки биогеоценозов (их описания) со сходными показателями субстрата (глубокие пески, суглинки, глубокие торфа и т.п.) и морфологическими признаками почвы. Такие участки отбирают в процессе сортировки описаний этих признаков в каждом лесорастительном или ландшафтном районе. При этом выявляют коррелирующие друг с другом признаки, связанные с экологическими режимами местообитания. Выделенные эдафические группы в большинстве лесорастительных районов соответствуют типам лесных земель О.Г. Чертова (1981) или группам таких типов. В качестве разделительных признаков эдафических групп используют по возможности просто определяемые или измеряемые показатели (например, мощность лесной подстилки).

Выделение основных типологических единиц – *серий, или семейств типов леса*, на первом этапе сводится к получению совокупности описаний, которые однородны по признакам как растительности, так и местообитания. Для этого применяют специальную процедуру – составление и анализ перекрестной разделительной таблицы (Федорчук, Дыренков, 1975). По строкам таблицы размещают предварительно выделенные эдафические группы БГЦ, по столбцам – фитоценоотические группы. Элементами таблицы являются номера описаний соответствующих

эдафических и фитоценотических групп. Анализ и перестройка таблицы ведутся таким образом, чтобы добиться более полного соответствия указанных групп, уменьшить количество получившихся групп описаний при сохранении их однородности по увлажнению и активному богатству почвы (по шкалам Л.Г. Раменского), по продуктивности (классу бонитета) древостоев, по аналитическим показателям почвы, группам индикаторных видов. В окончательном варианте таблицы описания, расположенные в одной клетке, относят к одной серии типов леса. К моменту анализа перекрестной таблицы желательно иметь данные об устойчивости используемых признаков растительности и почвы при возрастных и восстановительных сменах лесов. К одной серии типов леса относят биогеоценозы, сходные по относительно устойчивым признакам, предположительно отражающим экологические режимы местообитания. При выделении серий типов леса учитывают распространённость в регионе того или иного сочетания групп сообществ и групп местообитаний. Очень редким сочетаниям, представленным единичными описаниями, не дают статуса серии типов леса до получения дополнительного материала. По мере накопления опыта обработки эмпирического материала процедуру анализа перекрестной таблицы заменяют непосредственным сопоставлением сводных таблиц, характеризующих фитоценотические и эдафические группы биогеоценозов.

Поскольку качество проведенной классификационной процедуры можно достаточно полно оценить только в процессе использования классификации, то на данном этапе такая оценка носит предварительный характер. Она сводится к определению однородности выделенных единиц по экологически значимым, относительно устойчивым и практически важным показателям биогеоценозов, представленных типологическими описаниями. Учитывают и степень различия предварительно выделенных единиц по этим же признакам. Важными показателями считают продуктивность древостоев определенного состава (оцениваемую по классу бонитета), его структуру и происхождение; экологически интерпретируемые признаки почв (мощность подстилки или торфа, гранулометрический состав почвообразующей породы и верхних горизонтов почвы, мощность гумусового горизонта, признаки оглеения в разных горизонтах, аналитические показатели и др.); сочетание выделенных групп видов растений; оценки по экологическим шкалам Л.Г. Раменского.

При анализе возрастной и восстановительной динамики лесов наиболее важным является ответ на вопрос о том, насколько существенны и устойчивы изменения параметров биогеоценозов исходных типов леса (условно-коренных или устойчивых производных) в производных экосистемах. Если в составе производных лесов присутствует материнская дре-

весная порода (необязательно преобладающая в древостое), а другие основные показатели существенно не отличаются от показателей биогеоценозов исходных типов леса, то такие производные леса относят к той же серии типов леса, что и коренные (или другие устойчивые) исходные леса. Если основные параметры производных лесов обнаруживают явную тенденцию восстанавливать в течение жизни одного поколения древесной породы значения показателей, характерных для исходного типа леса, то такие производные леса также объединяют с коренными (или устойчивыми производными) в одну серию. Указанные производные леса называют короткопроизводными. В том случае, когда восстановление основных параметров исходного типа леса можно на основании собранных данных считать маловероятным, выделяют особые типы длительнопроизводных лесов.

Важным свойством всех участков, отнесенных к одной серии типов леса, является сходная потенциальная продуктивность. Она достигается в течение жизни одного поколения лесообразующей породы в процессе возрастной и восстановительной динамики. Это создает основу для определения целевого состава древостоев путем сравнения участков леса, относящихся к одной серии типов леса, но имеющих древостои разного состава и строения.

Те показатели биогеоценозов одной серии типов леса, которые устойчивы в процессе возрастных и коротковосстановительных смен, отражают специфику экологических режимов условий местообитания данной серии. Они имеют большое значение при распознавании классификационных единиц: в связи с разнообразием существующих динамических состояний биогеоценозов такие стабильные признаки упрощают определение типологической принадлежности участков (отнесение их к серии типов леса).

Классификацию производных лесов, сформировавшихся под влиянием осушения лесных земель, проводят по вышеизложенной методике с учетом их динамики. Важной задачей типологической классификации лесов на осушенных местообитаниях является изучение динамики их состава во времени с целью установления направления смен исходных типов леса и болота и их связи с условно-коренными типами биогеоценозов.

Классификация таких сложных объектов, как лесные сообщества, без определителя подобна небоскребу без лифта. Составление определителя и его апробация в полевых условиях позволяет выявить и исправить недостатки в установлении отличительных признаков синтаксонов. Определитель формализует и конкретизирует систему распознавания типологических единиц, делает ее рациональной. Такой определитель составлен для лесов северо-западных районов РФ (Федорчук и др., 2005).

Рекомендации по стандартизации характеристик типологических единиц при их описании содержатся в Основных положениях по составлению региональных кадастров типов леса (см. Федорчук и др., 2005).

### **Преимственность и взаимная дополняемость классификационных подходов**

В традициях русской геоботанической школы и типологического направления В.Н.Сукачева предусмотрено выделение двух «ортогональных» систем классификации лесных сообществ. Один из них основан на сходстве подчиненных ярусов (ассоциации – серии или циклы ассоциаций). Другой путь принимает во внимание доминирующий вид древесного яруса (ассоциации – формации – типы растительности). Правилами русской фитоценологической традиции, изложенными В.Ю. Нешатаевым (2001), предусмотрены наименования синтаксонов обеих систем. Фрагмент такого рода классификации приведен в табл. 3.

**Таблица 3. Распределение ассоциаций высокоствольных лесов  
Верхне-Тазовского заповедника по циклам ассоциаций и  
формациям фрагмент, по: Нешатаев и др., 2002)**

Цикл (серия) ассоциаций	Формация			
	Кедровники – <i>Pineta sibiricae</i>	Ельники – <i>Piceeta obovatae</i>	Сосняки – <i>Pineta sylvestris</i>	Березовые редколесья – <i>Parvo-Betuleta</i>
	Ассоциация			
Лишайниковый – <i>Cladinosia</i>	<i>Pinetum sibiricae cladinosum</i> (Sochava 1927) Nesh. et al. 2005	<i>Piceetum cladinosum</i> Regel 1923 em. Sambuk 1932	<i>Pinetum cladinosum</i> Sukachev 1912	<i>Parvo-Betuletum cladinosum</i> Nekrasova 1938

### **Заключение**

- Динамический подход к классификации лесной растительности обладает целым рядом преимуществ по сравнению с другими и в наибольшей степени соответствует задачам лесного хозяйства.

- Это в первую очередь относится к разделению на уровне серий и циклов биогеоценозов, сходных по флористическому составу и видам доминантам, но отличающихся по своим динамическим потенциям.

- Согласно динамическому подходу конвергирующие растительные сообщества с одинаковыми доминантами живого напочвенного покрова, стремящиеся в ходе восстановительных смен к различным типам условно-коренного леса, следует относить к разным синтаксонам.

● Основным признаком, позволяющим дифференцировать конвергирующие синтаксоны, является наличие видов диагностических групп, устойчивых на различных фазах динамики, и стабильные показатели экотопа (гранулометрический состав и степень дренажа).

● Традиционно считавшиеся биологически равноценными местообитания на дренированных песках, суглинках и осушенных торфах являются таковыми только на заключительной стадии сукцессии, и поэтому физиономически сходные сообщества на разных субстратах следует относить по динамическому критерию к разным циклам ассоциаций.

● Динамический подход создает основу для определения целевого состава древостоев путем сравнения участков леса, относящихся к одной серии типов леса, но имеющих древостои разного состава и строения.

● Динамические критерии дают объективные основания для установления уровня экологического и флористического сходства при выделении лесных растительных ассоциаций и типов леса.

## ЛИТЕРАТУРА

*Нешатаев В.Ю.* Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.

*Нешатаев В.Ю., Федорчук В.Н.* Типы осушенных лесов и их происхождение // Динамическая типология леса. М., 1989. С. 178–192.

Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника // Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Добрыш А.А. и др. // СПб, 2002. 164 с.

*Сукачев В.Н.* Типы лесов и типы лесорастительных условий. М., 1945. 36 с.

*Федорчук В.Н.* Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Ботан. журн., 1976а. Т. 61. № 6, с. 859–868.

*Федорчук В.Н.* К методике выделения лесотипологических единиц с учетом возрастной и восстановительной динамики лесов. // Лесоведение. 1976б. № 2. С. 72–79.

*Федорчук В.Н., Дыренков С.А.* Выделение и распознавание типов леса. Методические указания. Л., 1975. 55 с.

*Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л.* Лесные экосистемы северо-западных районов России. Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб, 2005. 382 с.

*Чертков О.Г.* Экология лесных земель (почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний). Л., 1981. 192 с.