

Научная статья  
УДК 630\*181+581.52(571.6)  
DOI: 10.37102/0869-7698\_2022\_224\_04\_11

## Исследования на экологическом профиле «Горнотаежный» (Южное Приморье)

Т.А. Москалюк

*Татьяна Александровна Москалюк*  
доктор биологических наук, доцент  
ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток,  
Россия  
tat.moskaluk@mail.ru  
<https://orcid.org/0000-0002-2546-2311>

**Аннотация.** Описаны идея, цель, методы и история создания и восстановления экологического профиля «Горнотаежный» в лесах Горнотаежной станции ФНЦ ДВО РАН, представляющих широколиственную формацию многовидовых и монодоминантных лесов. Приведена краткая характеристика репрезентативных для Южного Приморья производных типов леса, образующих профиль в водосборном бассейне руч. Дегтярева (приток р. Комаровка). Показана важность мониторинга фитоценотической структуры для выявления закономерностей лесообразовательного процесса при естественном восстановлении коренных хвойно-широколиственных лесов Приморского края. На примере дуба монгольского обоснована целесообразность использования экобиоморф лесообразующей породы для выделения границ фитоценозов и парцелл в монодоминантных лесах.

**Ключевые слова:** экологический профиль, производные леса, ценотическая структура, экобиоморф дуба монгольского, Горнотаежная станция, Южное Приморье

**Для цитирования:** Москалюк Т.А. Исследования на экологическом профиле «Горнотаежный» (Южное Приморье) // Вестн. ДВО РАН. 2022. № 4. С. 126–140. [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2022\\_224\\_04\\_11](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_224_04_11).

**Благодарности.** Приношу благодарность своим бывшим коллегам д.б.н. А.В. Галанину и д.б.н. Б.С. Петропавловскому за многолетнюю поддержку в дни моих сомнений и творческих поисков, а также д.б.н. Д.И. Назимовой, с которой я была постоянно на связи и советовалась по разным «эколого-структурным» вопросам. Благодарю моих постоянных помощниц в полевых на экологическом профиле «Горнотаежный» и камеральной обработке полученных материалов к.б.н. Г.А. Дуденко и инженера И.С. Щербину, а также сотрудников лаборатории физиологии растений Горнотаежной станции, студентов-дипломников Института леса и лесопаркового хозяйства и Уссурийского пединститута, принимавших участие в создании профиля. Особую признательность приношу к.б.н. А.В. Куприну, благодаря которому был восстановлен экологический профиль и возобновились на Горнотаежной станции мониторинговые исследования по ценотической структуре лесов Южного Приморья.

**Финансирование** осуществлялось из бюджетного фонда для выполнения государственного задания по теме «Изучение и мониторинг наземных биологических ресурсов юга Дальнего Востока России» (шифр научной темы 0207-2021-0003), № 121031000120-9.

Original article

## Researches at the “Mountain-Taiga” ecological profile (Southern Primorye)

T.A. Moskalyuk

*Tatyana A. Moskalyuk*

Doctor of Sciences in Biology, Associate Professor

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,

FEB RAS, Vladivostok, Russia

tat.moskaluk@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-2546-2311>

**Abstract.** The idea, purpose, methods and history of the creation and restoration of the “Mountain-Taiga” ecological profile in the forests of the Mountain-Taiga Station of the FSC FEB RAS, which are a broad-leaved formation of multi-species and monodominant forests, are described. A brief description of the derived representative for Southern Primorye forest types, which form a profile in the catchment area of the Degtyarev brook (an affluent of the Komarovka River), is given. The importance of monitoring the phytocoenotic structure for identifying patterns of the forest formation process and the process of restoration of primary coniferous-deciduous forests of Primorsky Krai is shown. At the example of the Mongolian oak, the expediency of using ecobiomorphs of a forest-forming species to identify the boundaries of phytocenoses and parcels in monodominant forests is substantiated.

**Keywords:** ecological profile, forest derivatives, phytocoenotic structure, Mongolian oak ecobiomorphs, Mountain-Taiga Station, Southern Primorye

**For citation:** Moskalyuk T.A. Researches at the “Mountain-Taiga” ecological profile (Southern Primorye). *Vestnik of the FEB RAS*. 2022;(4):126-140. (In Russ.). [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2022\\_224\\_04\\_11](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_224_04_11).

**Acknowledgments.** I express my gratitude to my former colleagues, Doctor of Sciences in Biology A.V. Galanin and Doctor of Sciences in Biology B.S. Petropavlovsky for many years of support in the days of my doubts and creative searches, as well as Doctor of Sciences in Biology D.I. Nazimova, with whom I was constantly in touch and consulted on various «ecology-phyto-structural» issues. I thank my constant assistants in the field at the “Mountain-Taiga” ecological profile and office processing of the received materials Candidate of Sciences in Biology G.A. Dudenko and engineer I.S. Shcherbina, as well as employees of the laboratory of plant physiology of the Mountain Taiga Station, graduate students of the Institute of Forestry and Forestry Management PSAA and the Ussuriysk Pedagogical Institute, who took part in creating the profile. I would like to express my special gratitude to Candidate of Sciences in Biology A.V. Kuprin – thanks to him, the ecological profile was restored and monitoring studies by the phytocoenotic structure of the Southern Primorye forests were resumed at the Mountain-Taiga station.

**Funding.** Financing was provided from the budget fund for the fulfillment of the state task by the theme “Study and monitoring of terrestrial biological resources in the south of the Russian Far East” (scientific theme 0207-2021-0003), № 121031000120-9.

Стационарное комплексное изучение лесов – одно из основных направлений лесоведения, позволяющее понять законы и особенности структурно-функциональной организации естественных и искусственных биогеоценозов в условиях разной климатической среды под воздействием комплекса природообразующих факторов [1]. Благодаря «неподвижности» деревьев, в ценотической структуре лесных экосистем четко отражаются как условия первичного экотопа, так и взаимоотношения между компонентами фитоценоза, и фиксируются все трансформации, происходящие в сообществе в процессе онтогенеза [2, 3]. Исключительно важное значение в стационарных исследованиях лесов имеет длительный мониторинг ценотической структуры на одних и тех же объектах. Он позволяет объективно оценить значимость каждого фактора и каждого компонента фитоценоза на любой стадии лесообразовательного процесса [4].

В Приморском крае за время освоения в наибольшей степени пострадали коренные леса южных районов. Реликтовое происхождение обуславливает повышенную уязвимость хвойно-широколиственных лесов, и в крае существует угроза их полного исчезновения. Площади производных лесов увеличиваются с каждым годом. В Южном Приморье к началу XXI в. были полностью уничтожены перестойные кедровники, чернопихтово-широколиственные леса остались только на заповедных территориях, сосняки из сосны густоцветковой сменились сухими дубняками [5]. Площадь производных смешанных широколиственных лесов в настоящее время составляет более 22 %<sup>1</sup> лесопокрытой площади края, сухих дубняков – 16,3 % [6].

В 1989 г. мне довелось побывать в командировке во Владивостоке, а также Горнотаежной станции (ГТС). При посещении дендрария станции и окрестностей пос. Горнотаежное в голову пришла мысль, что было бы интересно провести здесь исследования по изучению ценотической структуры производных лесов, выявить закономерности их восстановления в разных экологических условиях. В 1991 г. я прошла по конкурсу на должность в ГТС ДВО РАН. На ученом совете станции была одобрена программа темы «Изучение динамики восстановления производных широколиственных лесов Южного Приморья на основе мониторинга фитоценотической структуры производных лесов». Она полностью отвечала главному научному направлению станции: воспроизводство, рациональное использование, сохранение и оптимизация биологических ресурсов Дальнего Востока.

Цель исследований – выявить закономерности лесообразовательного процесса в основных производных типах леса Южного Приморья с учетом воздействия на фитоценозы комплекса факторов.

### **Район и объекты исследований**

В 1970-е годы на Горнотаежной станции изучали гидроклиматический режим почв и микроклимат лесных фитоценозов [7, 8]), экологию дуба монгольского [9] и продуктивность дубняков [10, 11] в условиях разного увлажнения. К сожалению, пробные площади, на которых работали ученые и которые могли быть использованы для мониторинговых исследований, найти не удалось, полевые материалы не сохранились.

Изучение ценотической структуры началось с подбора ключевого участка в лесных угодьях Горнотаежной станции. Леса в этой местности типичны для горных районов Южного Приморья [12], все они сформировались на месте коренных хвойно-широколиственных, пройденных сплошными и выборочными рубками и пожарами в 40–50-е годы минувшего столетия. Подходящий участок был выбран в бассейне руч. Дегтярева – притока

---

<sup>1</sup> Форма № 2-ГЛР. Распределение площади лесов и запасов древесины по преобладающим породам и группам возраста. 01.03.2021. // Информация о порядке предоставления сведений из гос. лесного реестра Приморского края. – <https://primorsky.ru/authorities/executive-agencies/departments/forestry/folder2/> (дата обращения: 13.06.2022).

р. Большая Ивнячка, впадающей в р. Комаровка. В смежном бассейне руч. Большой Кривой Ключ расположен поселок.

Создание экологического профиля «Горнотаежный» осуществлялось с 1991 по 2004 г. Регулярные исследования на профиле были продолжены после длительного перерыва. В 2017 г. начаты восстановление профиля и ревизии постоянных пробных площадей. К настоящему времени выполнены ревизии на северном склоне профиля, в текущем году они продолжены на южном склоне.

Экологический профиль представляет собой трансекту шириной 10–20 м, пересекающую бассейн руч. Дегтярева от водораздела до водораздела по юго-юго-восточному (100 м) и северо-северо-западному (610 м) склонам<sup>2</sup>. Разница абсолютных отметок составляет от 170 (пойма) до 230 (южный склон) и 270 (северный склон) м над ур. м. Трансекта начинается на водоразделе северного склона в 350–400 м западнее территории Уссурийской астрофизической обсерватории Института прикладной астрономии РАН и проходит через серию производных типов леса разной нарушенности. Вдоль трансекты в разных типах леса были заложены постоянные пробные площади размером от 0,25 до 0,42 га.

Объекты исследований представлены разными типами леса производной широколиственной формации. По типу увлажнения [13] это «влажные» широколиственные леса на северном склоне и сильно измененные пожарами «свежий» дубняк с малой примесью березы даурской и «сухие» дубняки на южном склоне.

### Методы исследований

Работы на профиле «Горнотаежный» проводятся в соответствии с программой и методикой изучения структурно-функциональной организации лесных биогеоценозов [2]. При закладке пробных площадей детально охарактеризованы местоположение и условия экотопов. Размеры и форма площадей определялись числом деревьев (не менее 200 деревьев главной породы<sup>3</sup>) и структурой растительного покрова (на пробной площади должны быть представлены все ценоэлементы фитоценоза). Таксационно-лесоводственное и геоботаническое описание выполнялись согласно методическим указаниям В.Н. Сукачева [14] и А.И. Уткина [15]. Диаметр стволов деревьев измеряли с точностью до 0,1 см, высоту – с точностью до 0,1 м. Таксационные показатели вычисляли по региональным нормативам [16].

Для выявления сопряженности растений между собой и приуроченности их к конкретным микросайтам использовался метод картирования. Предварительно пробные площади разбивались на квадраты 10 × 10 м в масштабе 1 : 100, и работы выполнялись с привязкой к квадратам. На картосхемы наносили центры стволов и проекции крон деревьев и крупномерного подроста, контуры группировок нижних ярусов. Описан видовой состав и состояние ценопопуляций. В качестве главных ценоэлементов выбраны парцеллы – элементарные структурные части горизонтального расчленения биогеоценоза, обособленные друг от друга по всей вертикали сообщества, различающиеся составом, структурой и свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена [17]. Их определяли в камеральный период на основе попарного сравнения картосхем и описаний ярусов.

Большое внимание уделялось нижним ярусам, особенно травяному – чуткому индикатору внутриценотических условий. В травяном ярусе выделяли микрогруппировки. Названия им присваивали по доминирующим видам и (или) группе видов со сходными

<sup>2</sup> Далее юго-юго-восточный склон будет называться южным, северо-северо-западный – северным.

<sup>3</sup> ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. М.: Гос. ком. СССР по лес. хоз-ву, 1983. 60 с.

экологией и жизненной формой. У осок на северных склонах из-за отсутствия генеративных органов вид определить сложно. В таких случаях использовали признак, отражающий экологическую приуроченность вида. Визуально осоки делились на крупные (о. кривоносовая – *Carex camphylorhina*), средних размеров (о. возвратившаяся – *C. reverta*, о. длинноклювая – *C. longirostrata* и др.) и мелкие (о. уссурийская – *C. ussuriensis*, о. ржавопятнистая – *C. siderosticta*).

Названия видов указаны по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [18].

## Результаты исследований

Склоны северных и южных экспозиций контрастны по условиям произрастания и, как следствие, различаются по типологическому составу лесов, производительности древостоя, видовому богатству и ценотической структуре.

**Склоны северных экспозиций** более пологие по сравнению с южными склонами, с террасовидными микроповышениями и слабо выраженными нанопонижениями. Уклон основной поверхности – 7–10° (редко 15–20°). Этим склонам свойственны мягкая микроклиматическая среда и высокое плодородие почв с регулярным пополнением их элементами питания за счет транзитного стока с вышерасположенных ландшафтов [7, 19]. Растительные сообщества способствуют нивелированию экологических условий вдоль склона, обеспечивая равномерность распределения осадков и таяния снега, ослабляя влияние ветра и препятствуя проникновению в фитоценоз солнечных лучей. На северных склонах формируются сложные высокосомкнутые леса. Типологические различия между ними выражены гораздо меньше, чем на южных, а производительность древостоев и биологическое разнообразие много выше [13, 20].

Трансекта экологического профиля на северном склоне (рис. 1) проходит сверху вниз через семь типов леса. Еще один тип леса, в котором тоже была заложена постоянная пробная площадь (ППП), располагается в стороне от профиля на горной дренированной террасе. Все исследованные насаждения восстановились на месте ранее произраставших коренных чернопихтово-широколиственных лесов. От бывших лесов они отличаются только отсутствием хвойного элемента – пихты цельнолистной (*Abies holophilla*). Флора их насыщена неморальными реликтами и эндемиками. Такие леса можно отнести к условно-коренным.

**Дубово-липовый с кленом мелколистным разнокустарниковый** тип леса (ППП 1) сформировался в верхней части склона. Координаты северо-восточного угла пробной площади: 43°42'19" с.ш. и 132°09'613,2" в.д. Древостой густой, многопородный (11 видов), двухъярусный, формула состава по запасу – 5Лп4Д1Км + Бд, Яс, Иг, М, ед. Дм<sup>4</sup>. Сомкнутость крон достигает 1,0, средние диаметр стволов ( $D_{cp}$ ) и высота ( $H_{cp}$ ) составляют соответственно 19,1 см и 14,2 м. Первый ярус образован дубом монгольским (*Quercus mongolica*) и липами (*Tilia amurensis*, *T. mandshurica*) с примесью березы даурской (*Betula davurica*) и ясеня носолистного (*Fraxinus rhynchophylla*), во втором доминируют клен (*Acer mono*), маакция амурская (*Maackia amurensis*) и ильм японский (*Ulmus japonica*). За 20 лет выпало значительное число деревьев маакии и ильма, но из-за слабого прироста и перехода других пород из подроста в древостой таксационные показатели изменились незначительно.

В этом и других фитоценозах произрастают 4 вида лиан: лимонник китайский (*Schisandra chinensis*), актинидии острая (*Actinidia arguta*) и коломикта (*A. kolomikta*) и

<sup>4</sup> Сокращенные названия видов здесь и далее: Бд – береза даурская, Бб – береза плосколистная, Дм – диморфант семилопастной, Гр – граб сердцелистный, Д – дуб монгольский, И – ильмы, Иг – ильм горный, Км – клен мелколистный, Лп – липы, М – маакция амурская, Мк – мелкоплодный ольхолистный, Ор – орех маньчжурский, Ос – осина, Яс – ясени.

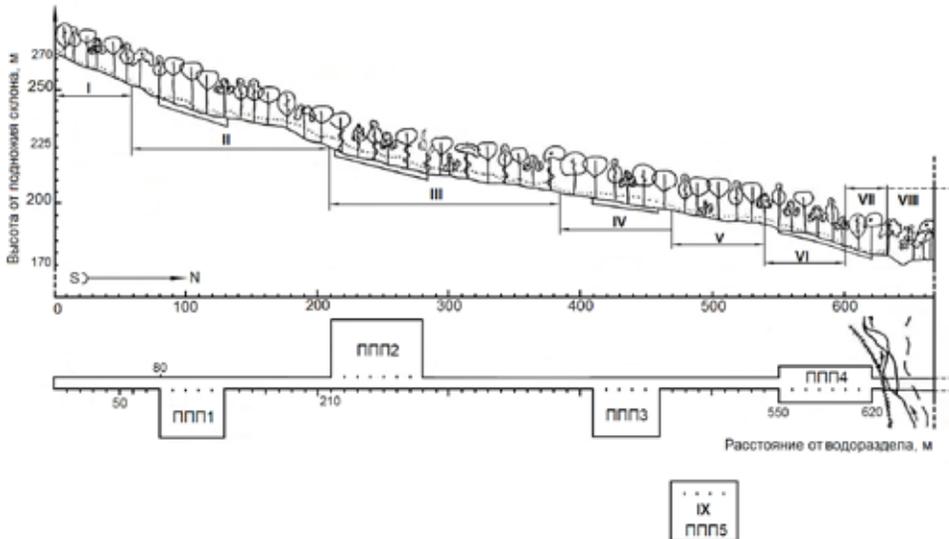


Рис. 1. Трансекта и постоянные пробные площади на экологическом профиле «Горнотаежный» (северный склон и пойма ручья).

I–IX – типы леса: I – дубняк с липой разнокустарниковый разнотравный, II – дубово-липовый с кленом мелколистным разнокустарниковый разнотравный (ППП 1), III – широколиственно-липовый с лиановой растительностью лещиновый разнотравный (ППП 2), IV – осиново-липовый с дубом лещиновый разнотравный (ППП 3), V – липово-дубовый разнотравно-осоковый, VI – дубово-липовый с подростком из клена ложнозибольдова разнотравный (ППП 4), VII – белоберезово-широколиственный с ильмом разнотравно-папоротниковый (ППП 4, частично), VIII – широколиственно-белоберезовый разнотравный, IX – дубняк с кленом ложнозибольдовым спиреевый разнотравный (ППП 5, заложена в стороне от трансекты над обрывом высокой террасы)

виноград амурский (*Vitis amurensis*). Длина лиан, за редким исключением, не более 1 м, и они не поднимаются выше травяного яруса. Исключение составляет лимонник, он нередко обвивается вокруг стволиков подроста.

В густом подлеске выявлено 7 видов. Преобладают элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*) и чубушник тонколистный (*Philadelphus tenuifolius*); обычна лещина маньчжурская (*Corylus mandshurica*). Единичны особи калины Саржента (*Viburnum sargentii*), бересклета малоцветкового (*Euonymus pauciflora*).

В этом фитоценозе самое высокое видовое богатство в травяном ярусе на профиле – 96 видов. Основу его образует лесное разнотравье (*Galium davuricum*, *Sanicula rubriflora*, *Stellaria bungeana* и др.), широко представлены весенние эфемероиды (*Adonis amurensis*, *Anemonoides amurensis*, *Hylomecon vernalis*), папоротники (*Adiantum pedatum*, *Osmundastrum asiaticum*, *Dryopteris goeringiana*, *Lunathyrium pycnosorum*, *Matteuccia struthiopteris*), мезофитные осоки (*Carex campylorhina*, *C. siderosticta*), в меньшей степени – мелко- (*Maianthemum bifolium*, *Trigonotis myosotidea*, *Scutellaria ussuriensis*) и крупнотравье (*Cimicifuga dahurica*, *Aruncus dioicus*, *Caulophyllum robustum* и др.).

Следует отметить, что видовой состав трав на склоне практически одинаков. Главные отличия заключаются в обилии и проективном покрытии видов растений.

В структуре фитоценоза выделено 6 парцелл, существенно различающихся по составу ярусов и приуроченности к определенным микросайтам. Из четырех преобладающих по величине (основных) парцелл самая большая занимает 41,0 % площади фитоценоза, остальные – от 11 до 17 %; доли еще двух, дополняющих, – 7 и 9 %.

**Широколиственно-липовый с лиановой растительностью лещиновый разнотравный** тип леса (ППП 2) – «лиановый» (рис. 2), восстановившийся на месте чернопихтово-широколиственного леса, располагается в средней части склона.



Рис. 2. Широколиственно-липовый с лиановой растительностью лещиновый разнотравный тип леса на северном склоне экологического профиля «Горнотаежный»

В средних частях северных склонов из-за прекращения температурной инверсии (инверсионные процессы протекают ниже) лесорастительные условия оптимальны. Именно здесь на ограниченной территории произрастают самые теплолюбивые и древние леса с лиановой растительностью – чернопихтарники и грабовые варианты кедровников с запасами древесины до  $1000 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$  [21]. Координаты северо-восточного угла пробной площади:  $43^{\circ}42'28''$  с.ш. и  $132^{\circ}09'56,8''$  в.д.

Древостой разновозрастный, двухъярусный, и самый сложный по составу на экологическом профиле: в нем насчитывается 22 вида. Формула состава –  $5\text{Лп}3\text{Д}1\text{Км}1\text{Яс} + \text{И}$ , Ор, ед. Бд, Дм, Ос, М, Гр.  $D_{\text{cp}} 22,6 \text{ см}$ ,  $H_{\text{cp}} 16,7 \text{ м}$ . В первом ярусе – липы, дуб, орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), два вида ясеня (*Fraxinus rhynchophylla*, *F. mandshurica*); единичны клен мелколистный, береза даурская (*Betula davurica*) и диморфант семилопастной (*Kalopanax*

*septemlobus*). В 1998 г. в первый ярус входили и несколько перестойных деревьев осины (*Populus tremula*) – свидетели давнего пожара. Во втором ярусе тоже доминировали липы, не попавшие в первый ярус по молодости. По этой же причине в него не вошли и другие виды деревьев первой величины: диморфант, мелкоплодник ольхолистный (*Micromeles alnifolia*), ильм японский – и деревья второй величины, которые никогда не достигнут высоты первого яруса: граб сердцелистный (*Carpinus cordata*), маакия и ильм горный. Из-за малочисленности низких (4–10 м) деревьев не выделен третий ярус. В него могли бы войти клен ложнозибольдов (*Acer pseudosieboldianum*), бересклет Максимовича (*Euonymus maximowicziana*), боярышник перистонадрезанный (*Crataegus pinnatifida*) и др.

В подлеске произрастает 12 видов. Лещина и чубушник образуют густые куртины и заросли, обычны трескун (*Ligustrina amurensis*), элеутерококк и калина бурейская (*Viburnum burejanum*). В примеси единичны смородина маньчжурская (*Ribes mandshuricum*), бересклет малоцветковый, жимолости раннецветущая (*Lonicera praeflorens*) и золотистая (*L. chrysantha*). На сухих участках одиночными побегами растет барбарис амурский (*Berberis amurensis*). На сырых участках с вогнутой поверхностью и под деревьями с высокой сомкнутостью крон подлесок сильно разрежен. Главная особенность фитоценоза – взрослые плодоносящие лианы актинидии острой (*Actinidia arguta*), плотно оплетающие кроны деревьев первого яруса.

Травяной ярус в лиановом фитоценозе более разреженный и менее разнообразный, чем в вышеописанном типе леса, – 80 видов. Основу его создают те же виды, что и везде по склону: весной – эфемероиды, летом – лесное разнотравье, папоротники и мезофитные осоки. Под кронами деревьев, оплетенными лианами, и в густых куртинах подлеска травяной ярус отсутствует.

В 2018 г. в древостое по-прежнему преобладала липа. За 20 лет почти полностью выпали осина, около 30 % деревьев липы и значительная часть ясеня, светолюбивых маакии

и сирени амурской, или трескуна. При этом увеличилось число видов, характерных для коренных хвойно-широколиственных лесов: кленов, мелкоплодника, граба; появился подрост диморфанта. За счет отпада снизилась степень перекрытия крон, и, как следствие, произошло осветление фитоценоза.

Общая сомкнутость подлеска за 20 лет увеличилась незначительно – с 0,5–0,6 до 0,6–0,7, но в пределах фитоценоза различия между показателями сомкнутости стали более разительными. На одних участках усилилось затенение за счет разрастания лиан в кронах деревьев, на других, в местах вывала крупных деревьев, резко улучшилась освещенность. Лещина маньчжурская, чубушник и калина бурейская стали равноправными создателями древостоя.

Травяной ярус за 20 лет существенно изменился [22]. Площадь густопокровных парцелл сократилась в 2,1 раза, или до 28 % от площади фитоценоза. К 2018 г. в 5 раз увеличилась площадь хвощовых микрогруппировок и сформировалась «хвощовая» парцелла. Микрогруппировки с доминированием хвоща зимующего (*Equisetum hiemale*) – вида, характерного для коренных лесов, – в 1998 г. занимали менее 3 % площади фитоценоза и располагались только в сырой впадине. В настоящее время экспансия хвоща идет из впадины как вниз, так и вверх по склону.

«Лиановый» фитоценоз обладает самой сложной парцеллярной структурой [23]. К 2018 г. произошла ее серьезная перестройка: число парцелл снизилось с 12 до 10, при этом с 5 до 7 увеличилось число основных парцелл (все они – коренные), число мелких парцелл, дополняющих, уменьшилось с 7 до 3.

**Осиново-липовый с дубом лещиновым разнотравный** тип леса (ППП 3) – «осинник», располагается в средней части склона, на 100 м ниже «лианового» типа леса. Координаты северо-восточного угла пробной площади: 43°42'35,6" с.ш. и 132°09'67,6" в.д.

Древостой образован 13 видами, двухъярусный. Формула состава – 5Лп4Ос1Д + Км, ед И, Ор, Яс; сомкнутость крон – 1,0,  $D_{cp}$  23,4 см,  $H_{cp}$  17,9 м. В 40-х годах прошлого века насаждение подверглось сильному пожару, и осина стала одной из главных пород. В настоящее время ее ценопопуляция представлена перестойными деревьями с диаметрами стволов более 35 см и высотами до 18 м, начался ее распад.

В подлеске сомкнутостью 0,7–0,9 растут те же виды, что и в остальных типах леса на склоне, за исключением барбариса, и появился рябинолистник (*Sorbaria sorbifolia*). В местах вывала осины лещина образует заросли высотой 5–6 м.

Травяной ярус характеризуется высоким флористическим разнообразием – 60 видов. Основу видовой состава яруса составляет лесное разнотравье. Широко представлены содоминанты разнотравья – осоки и папоротники. Обычны виды крупнотравья, диффузно растут виды неморально-бореального мелкотравья. Только в этом фитоценозе на профиле обнаружена микрогруппировка с голокучником йезским (*Gymnocarpium jessoense*).

Сложный видовой состав и начавшаяся смена главных пород обусловили высокую протруту травяного яруса. На участках с густым подлеском (сомкнутость выше 0,9) и там, где имеет место 2–3-кратное перекрытие крон деревьев, травяной ярус сильно разрежен, вплоть до полного отсутствия. На долю микрогруппировок с проективным покрытием от 60 до 100 % приходится не более 20 % площади фитоценоза.

С началом распада осинового древостоя и изреживанием кронового полога, особенно после сырых снегопадов, в фитоценозе идет образование микросайтов с разной степенью затенения и замена осины широколиственными видами, вследствие чего резко повысилась мозаичность травяного яруса. В окнах, появившихся не позднее 5–7 лет после вывала осины, и где кустарники отсутствовали изначально, сформировались густопокровные осоковые микрогруппировки. Там, где подлесок был, но подавлялся осиной, после ее выпадения стали обычными заросли кустарников. Под ними проективное покрытие трав не превышает 40 %.

В ценогической структуре «осинника» выделено 6 парцелл: 1 основная и 5 дополняющих. К коренным можно отнести три парцеллы из состава дополняющих. Все они расположены рядом. Осина в них отсутствует.

**Дубово-липовый с подлеском из клена ложнозибольдова разнотравный** тип леса (ППП 4) занимает нижнюю часть склона, ограниченную с восточной и западной сторон ложбинами. Координаты северо-восточного угла пробной площади 43°42'44,9" с.ш. и 132°09'66,7" в.д.

Древо ст о й на склоне густой, разновозрастной, состоит из дуба с липой в первом ярусе и клена мелколистного с липой – во втором. Из-за инверсионных процессов в этом насаждении видовой состав и хорологическое разнообразие беднее, чем в насаждениях средней и верхней частей склона. Формула состава дубняка – 6Д4Лп ед. М, Мк;  $D_{cp}$  20,2 см,  $H_{cp}$  15,7 м. Характерная особенность фитоценоза – подлесок из кустовидного клена ложнозибольдова. Ближе к подножию заросли клена сменяются группировками чубушника вперемешку с лещиной и элеутерококком. Травяной ярус сильно разрежен, но по видовому составу мало отличается от травяного яруса вышерасположенных фитоценозов.

Нижняя часть склона резко переходит в высокую пойму, а дубняк с подлеском из клена ложнозибольдова сменяется типичным долинным **белоберезово-широколиственным с ильмом разнотравно-папоротниковым** типом леса (нижний фрагмент ППП 4). Площадь «белоберезняка» фактически не превышает 0,05 га. Древо ст о й его сложен куртинами по 2–3 дерева липы, ореха, ильма японского и березы белой (*Betula platyphylla*), между которыми растут тонкомерные деревья клена мелколистного и трескуна. В редком подлеске – лещина, чубушник и жимолость золотистая. Травяной ярус густой, в нем доминируют папоротники (*Matteuccia struthiopteris*, *Lunathyrium pycnosorum*, *Cornopteris crenulatoserrulata*), осока кривоносовая и крупнотравье (*Parasenecio auriculatus*, *Veratrum lobelianum*), обычны подлесник красноцветковый, недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*), двулепестник сердцевидный (*Circaea cordata*) и другие виды.

К 2021 г. выпал почти весь трескун, еще сильнее разрослись папоротники.

**Дубняк с кленом ложнозибольдовым спиреевый разнотравный** тип леса (ППП 5) – «сухой», находится к востоку от трансекты. Координаты северо-восточного угла пробной площади – 43°42'36,5" с.ш. и 132°09'75,3" в.д. Фитоценоз сформировался на высокой горной террасе, ограниченной неглубокими лощинами, спускающимися в пойму ручья. Полоса террасы от края шириной до нескольких десятков метров отличается хорошим дренажом. Насаждения на дренируемых террасах испытывают периодический дефицит влаги и сходны с сухими дубняками южных склонов [13]. В пробную площадь на террасе частично вошел экотон между описываемым дубняком и смежным липово-осиновым типом леса.

В древо ст о е доминируют дуб (428 экз.×га<sup>-1</sup>) и клен ложнозибольдов (236 экз.×га<sup>-1</sup>), обычны клен мелколистный и береза даурская, единичны мелкоплодник и диморфант. В экотоне растут дуб, липа маньчжурская и осина, единичны деревья ильма японского. В последние годы началось выпадение осины. Сомкнутость крон за счет кленов достигает 1,0;  $D_{cp}$  22,0 см,  $H_{cp}$  16,2 м. За 20 лет отпад был незначительным.

Подлесок дренируемой территории образуют группировки спиреи уссурийской (*Spiraea ussuriensis*), одиночными особями растут леспедеца двуцветная (*Lespedeza bicolor*) и бересклет малоцветковый, по краю террасы – разрозненные «островки» рододендрона остроконечного (*Rhododendron mucronulatum*). В 2021 г. была обнаружена жимолость Максимовича (*Lonicera maximowiczii*). За 20 лет на террасе сильно разрослась спирея. В экотоне сосредоточены группировки дейции амурской (*Deutzia amurensis*), обычны лещина, чубушник, трескун и другие виды, характерные для влажных лесов, встречаются короткие плети лимонника и винограда.

В травяном ярусе представлены 56 видов; господствует разнотравье; высоко обилие василистника (*Thalictrum tuberiferum*), весной – ветреницы удской (*Anemonoides udensis*). В нескольких местах обнаружены венерины башмачки настоящий (*Cypripedium calceolus*) и крупноцветковый (*C. macranthon*). Травяной ярус хорошо развит благодаря ажурной архитектуре крон кленов и боковому освещению со стороны террасы. Травы отсутствуют только под кронами куртин подлеска.

На пробной площади выделены 4 парцеллы: 1 основная (54 % от площади фитоценоза) и 3 дополняющие (от 13 до 20 %). Дополняющие парцеллы располагаются преимущественно в экотоне, в них совместно с дубом растут осина и липа.

**Южные склоны** (рис. 3) более крутые (уклон  $\geq 25^\circ$ ) и менее протяженные по сравнению с северными. Количество прямой солнечной радиации, поступающей на эти склоны, на  $20 \text{ ккал} \cdot \text{см}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$  больше, чем на северных, даже при крутизне  $7-10^\circ$  [8]. Критическая влагообеспеченность почв обуславливается не только большим приходом тепла, но и сильной каменистостью почвенного профиля. Острый периодический дефицит влаги, высокая инсоляция и низкое плодородие почв сопровождаются резким контрастом экотопов в пределах склона. Дифференциация условий среды обитания, наряду с их ухудшением, усугубляется частыми пожарами. В результате типологические различия лесов на южных склонах проявляются сильнее и границы между ними выражены резче, чем на северных.

В связи с равномерным размещением деревьев и однородностью парцеллярной структуры фитоценозов размеры пробных площадей на южном склоне были меньшими, чем в других насаждениях экологического профиля, но достаточными для получения объективных характеристик типов леса. Трансекта экологического профиля на южном склоне на протяжении всего 150 м пересекает 4 типа леса. Координаты северо-восточного угла трансекты –  $43^\circ 42' 52,8''$  с.ш. и  $132^\circ 09' 72''$  в.д.

Дуб монгольский обладает большой экологической пластичностью. Формируя разнообразные формы роста – экобиоморфы, он достигает наибольшего соответствия среде обитания в фитоценозе. На южном склоне профиля у дуба выделены семь древовидных экобиоморф и одна кустовидная (см. рис. 3). Характеристики их были использованы при отнесении насаждений к тому или иному типу леса, а также при выделении парцелл в фитоценозах.

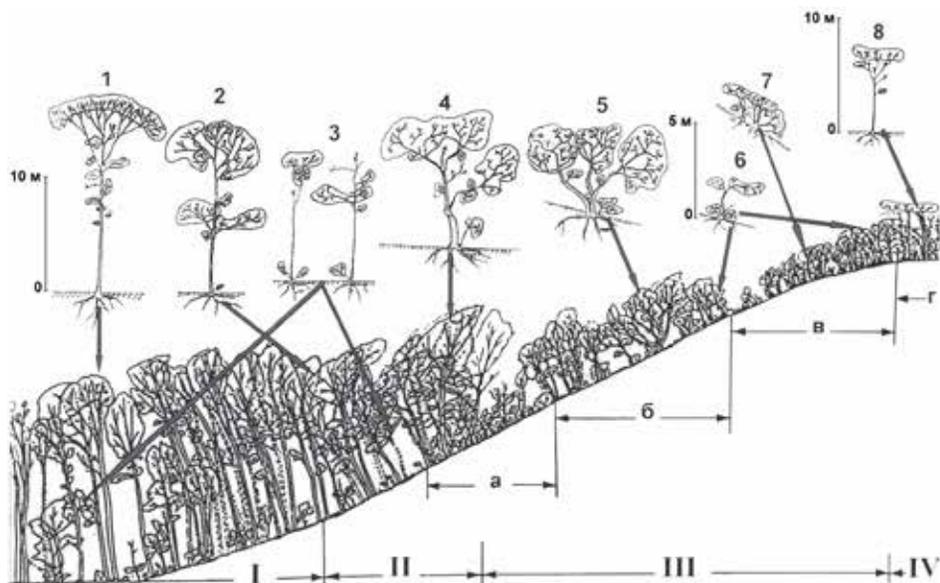


Рис. 3. Схема расположения типов леса на южном склоне экологического профиля «Горнотаежный». I–IV – типы леса: I – дубняк с березой разнотравный, II – дубняк осоковый (*Carex cf reventa*), III – дубняк марьянниково-осоковый (*C. nana*), IV – дубняк осоковый (*C. charkeviczii*) редкопокровный. a–г – парцеллы: a – дубовая осоковая, б – дубовая ксерофитная, в – дубовая марьянниково-осоковая, г – дубовая рододендроновая осоковая.

1–8 – экобиоморфы дуба монгольского: 1 – дерево с парашютообразной формой кроны, 2 – дерево с разорванной кроной, 3 – дерево с отмершей вершиной и небольшой кроной, 4 – дерево с одним искривленным стволом и сильно развитым скелетом кроны, 5 – дерево с несколькими искривленными стволами, 6 – кривоствольное небольшое деревце с плоской кроной, 7 – кустовидная, 8 – прямоствольное небольшое дерево с плоской кроной

Нижнюю часть склона с плавным переходом в подножие занимает «свежий» смешанный **дубняк с березой разнотравный**. В древостое в примеси к дубу растет береза даурская, на одном участке отмечены несколько тонкомерных деревьев липы маньчжурской и ясени маньчжурского. Формула состава древостоя 9Д1Бб, число деревьев (N) 1762 экз.×га<sup>-1</sup>, D<sub>ср</sub> 13,9 см, H<sub>ср</sub> 14,4 м, M (запас) 194 м<sup>3</sup>×га<sup>-1</sup>. В этом фитоценозе выделены две экобиоморфы дуба: дерево с парашютообразной формой кроны – у господствующих деревьев, достигающих высоты 17–18 м, и дерево с отмершей вершиной и небольшой кроной, высота до 9–10 м, – у отставших в росте, усыхающих деревьев. Вторая экобиоморфа отмечена и в расположенном выше дубняке осоковом. В редком подлеске – элеутерококки колючий и сидячецветковый (*Eleutherococcus sessiliflorus*), чубушник и куртина рябинолистника, единичные особи бересклета священного (*Euonymus sacrosancta*), леспедецы и лещины. У лимонника и винограда стелющаяся форма роста. В травяном ярусе доминирует сухолубивое разнотравье (*Artemisia stolonifera*, *Galium boreale*, *Lysimachia clethroides*, *Vicia unijuga* и др.), обычны осоки возвратившаяся и длинноклювая. Особенностью насаждения является толстый слой листового опада, снесенного сверху ветром и осадками. Он препятствует прорастанию зачатков и развитию нижних ярусов.

Фитоценоз дубняка с березой состоит из 7 парцелл.

Остальные три типа леса – чистые дубняки: осоковые в средней части склона и на водоразделе и марьянниково-осоковый – в верхней части склона. По типу увлажнения все они относятся к «сухим».

**Дубняк осоковый** (*Carex cf reventa*) находится в средней части склона с уклоном около 10° (рис. 4, а). Основные таксационные показатели древостоя: N 1969 экз.×га<sup>-1</sup>, D<sub>ср</sub> 12,1 см, H<sub>ср</sub> 7,5 м, M 160 м<sup>3</sup>×га<sup>-1</sup>. Для дуба обычной становится экобиоморфа дерева с разорванной кроной. Разрывы в кронах заполняются кронами соседних деревьев, отставших в росте или таких же, но растущих выше или ниже по склону. В результате для ценоза характерна высокая (1,0) как горизонтальная, так и вертикальная сомкнутость. Вместе с описанной типична экобиоморфа дерева с одним искривленным стволом и сильно развитым скелетом кроны. Деревья с этой экобиоморфой самые старые, со следами давних пожаров. В подлеске единичны особи леспедецы. В травяном ярусе доминируют ксеромезофитные осоки (*C. cf reventa*), обычны марьянник розовый (*Melampyrum roseum*), полынь лохматая (*Artemisia pannosa*), вика однопарная.

**Дубняк марьянниково-осоковый** (*C. nana*) располагается выше дубняка осокового, вплоть до водораздела, занимая участки с уклоном более 15° (рис. 4, б). Таксационные показатели древостоя: N 3190 дер.×га<sup>-1</sup>, D<sub>ср</sub> 7,1 см, H<sub>ср</sub> 5,0 м, M 50 м<sup>3</sup>×га<sup>-1</sup>. Здесь у дуба выделены 4 экобиоморфы. Преобладают две кривоствольные: идентичная отмеченной у старых деревьев в дубняке осоковым, т.е. дерево с одним искривленным стволом и сильно развитым скелетом кроны, вторая – аналогичного облика, но с несколькими искривленными стволами. Третья экобиоморфа – кривоствольное небольшое деревце с плоской кроной; ее особи могут сильно отличаться по возрасту, среди них есть старые и сильно угнетенные; в основании стволов обычны «юбки» из порослевых побегов. Четвертая экобиоморфа – кустовидная, формируется в экстремальных условиях среды на участках с выпуклой поверхностью и уклоном от 25°, местами – 50°. В таких экотопах снег и опад сносятся ветром, почвы зимой промерзают, летом иссушаются. Для поверхности типичны выходы мелкозема с редкими пучками трав. Подлесок представлен дискретными группировками рододендрона и одиночными побегами леспедецы. В травяном ярусе доминируют осока низенькая (*Carex nana*) и марьянник розовый; обычны овсяница овечья (*Festuca ovina*), полынь лохматая (*Artemisia pannosa*), гвоздика амурская (*Dianthus chinensis*), смолевка корейская (*Silene koreana*) и другие ксерофитные виды.

**Дубняк осоковый** (*C. charkeviczii*) **редкопокровный** на водоразделе занимает узкую плоскую вершину водораздела со слабым уклоном (3–5°) к западу. Почвенно-гидрологические условия в нем более благоприятные, чем в дубняке марьянниково-осоковом. Для дуба здесь характерна одна экобиоморфа – прямоствольное небольшое дерево с плоской

а



б



Рис. 4. Дубняки осоковый (*C. cf. reventa*) (а) и марьянниково-осоковый (*C. nana*) (б) на южном склоне экологического профиля «Горнотаежный»

кроной. У нее явно выражены признаки угнетения, но в меньшей степени, чем у остальных эковиоморф верхней части склона. Древостой образован деревьями с ровными стволами, очень густой;  $N$  5864 экз. $\times$ га<sup>-1</sup>,  $D_{cp}$  8,1 см,  $H_{cp}$  6,9 м,  $M$  104 м<sup>3</sup> $\times$ га<sup>-1</sup>. Для ценоза обычны одиночные кусты рододендрона остроконечного и сильно угнетенной леспедецы двуцветной. Травяной ярус из-за высокой сомкнутости крон и плотного слоя листового опада очень редкий. В нем доминирует осока Харкевича (*Carex charkeviczii*). Сквозь опад пробиваются вайи орляка (*Pteridium aquilinum*) и побеги марьяника.

## Выводы

Экологический профиль «Горнотаежный», созданный на базе Горнотаежной станции ФНЦ ДВО РАН, представляет собой систему постоянных пробных площадей, заложенных с 1991 по 2004 г. на склонах северной и южной экспозиции в производных лесах широколиственной формации Южного Приморья.

1. На северном склоне (610 м) экологического профиля располагаются семь типов влажного широколиственного леса. По типу восстановления они относятся к условно-коренным, обладают сложным видовым составом всех ярусов. В зависимости от занимаемого местоположения в них насчитывается от 60 до 114 видов, в том числе от 7 до 22 – деревьев и от 5 до 12 – кустарников.

На южном склоне (100 м) трансекта профиля пересекает четыре типа леса производной дубовой формации. В свежем дубняке с березой число видов составляет 61, из них 5 видов – деревья и 6 видов – кустарники. В видовом составе сухих дубняков насчитывается всего 24 вида, включая дуб и 2 вида кустарников.

2. Связь видов нижних ярусов с породным составом древостоя в лесах экологического профиля отсутствует. Формирование нижних ярусов на северном склоне обусловлено условиями освещенности, создаваемыми эдификаторами сообщества, и микрорельефом. На южном склоне определяющим фактором являются условия первичного экотопа – физико-химические свойства почв и крутизна склона.

3. На основе результатов ревизии постоянных пробных площадей на северном склоне отмечено успешное естественное восстановление коренных типов леса. В ценотической структуре фитоценозов сократилось общее число парцелл и увеличилось число коренных, размеры парцелл укрупнились, границы между ними стали плавными. Во всех ярусах идет смена менее теневыносливых видов на виды из свиты кедра корейского и пихты цельнолистной. В «лиановом» типе леса в связи с усилением эдификаторных функций подлеска, ставшего соэдификатором древостоя, значительно увеличилась площадь редкопокровных парцелл.

4. Парцеллярная структура лесов южного склона в нижней части и подножии склона (свежие дубняки) определяется в равной степени условиями экотопа и ценотическими факторами (слой листового опада, густые кроны), в средней и верхней частях – только условиями экотопа. Регулярные низовые пожары не наносят большого ущерба насаждениям. Благодаря высокой пожароустойчивости дуба и малым запасам фитомассы, не успевающим накапливаться до критических величин за промежуток времени между очередными пожарами, структура дубняков на южных склонах остается перманентно равновесной в течение неопределенно долгого времени.

5. Экобиоморфы деревьев являются важным показателем, позволяющим объективно выделять типы монодоминантных лесов и парцелл. В дубняках южного склона выделено 7 древовидных и 1 кустовидная экобиоморфы дуба. Максимальное число экобиоморф – 4, отмечены в дубняке с экстремальными условиями произрастания. В парцеллах число экобиоморф дуба не превышает двух. Одна и та же экобиоморфа может быть представлена в разных парцеллах, но сочетание экобиоморф всегда различно.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии: избр. тр. Л.: Наука, 1972. Т. 3. 543 с.
2. Дылис Н.В. Структурно-функциональная организация биогеоценологических систем и ее изучение // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 14–23.
3. Москалюк Т.А., Тарасова И.С. Горизонтальная структура травяного яруса осиново-липового леса в заключительный период смены лесообразователей // Эко-потенциал. 2015. № 4. С. 14–27.
4. Москалюк Т.А. Ценотическая структура и мониторинг лесов Дальнего Востока // Растения в муссонном климате: материалы IV междунар. конф. Владивосток, 2006. С. 78–82.
5. Добрынин А.П. Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение). Владивосток: Дальнаука, 2000. 260 с. (Тр. Ботан. сада ДВО РАН; т. 3).
6. Петропавловский Б.С. Леса Приморского края (Эколого-географический анализ). Владивосток: Дальнаука, 2004. 317 с.
7. Таранков В.И. Влияние сплошной рубки леса на водный режим // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л.: Наука, 1967. С. 103–114.
8. Таранков В.И. Микроклимат лесов Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1974. 223 с.
9. Прилуцкий А.Н. Жизнеспособность дуба монгольского в условиях различной влагообеспеченности. Владивосток: Дальнаука, 2003. 164 с.
10. Прилуцкий А.Н., Железников Ю.Ф. Влияние почвенного увлажнения на биологическую продуктивность дубняков Приморья // Водоохранный-защитное значение лесов Дальнего Востока: материалы всесоюз. конф. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 61.
11. Железников Ю.Ф. Структура фитомассы средневозрастных дубняков Южного Приморья // Экология дуба монгольского в Приморье. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 21–29.
12. Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 1994. 181 с.
13. Колесников Б.П. Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 206–250.
14. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

15. Уткин А.И. Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 281–317.
16. Справочник для таксации лесов Дальнего Востока / отв. сост. Корякин В.Н. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1990. 526 с.
17. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с.
18. Сосудистые растения советского Дальнего Востока / под ред. С.С. Харкевича. СПб. (Л.): Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
19. Иванов Г.И. Почвенные условия некоторых типов хвойно-широколиственных лесов Сутупутинского заповедника // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л.: Наука, 1967. С. 47–57.
20. Куренцова Г.Э. Растительность Приморского края. Владивосток, 1968. 192 с.
21. Васильев Н.Г., Колесников Б.П. Чернопихово-широколиственные леса южного Приморья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 146 с.
22. Москалюк Т.А. Трансформация травяного яруса за 20 лет восстановительной сукцессии в широколиственных лесах с лиановой растительностью на юге Приморского края // Комаровские чтения, 2021. Вып. 69. С. 26–78.
23. Москалюк Т.А. Экосистемный подход к изучению лесообразовательного процесса на примере широколиственных лесов Южного Приморья // Лесные почвы и функционирование лесных экосистем: материалы VIII всерос. науч. конф. с междунар. участием. М.: Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 2019. С. 348–351. – [http://torf.tspu.ru/files/2019/10/Materialy\\_Pocvy\\_2019.pdf](http://torf.tspu.ru/files/2019/10/Materialy_Pocvy_2019.pdf) (дата обращения: 13.06.2022).

#### REFERENCES

1. Sukachev V.N. Osnovy lesnoi tipologii i biogeotsenologii: Izbrannye trudy = [Fundamentals of forest typology and biogeocenology: Selected writings]. Leningrad: Nauka; 1972. Vol. 3. 543 p. (In Russ.).
2. Dylis N.V. Strukturno-funktional'naya organizatsiya biogeotsenoticheskikh sistem i eyo izuchenie = [Structural and functional organization of biogeocenotic systems and its study]. In: *Programma i metodika biogeotsenologicheskikh issledovaniy*. Moscow: Nauka; 1974. P. 14-23. (In Russ.).
3. Moskaliuk T.A., Tarasova I.S. Gorizontalnaya struktura travyanogo yarusa osinovo-lipovogo lesa v zaklyuchitel'nyi period smeny lesoobrazovatelei = [The horizontal structure of the grass layer of the aspen-linden forest in the final period of the change of forest formers]. *Eko-potentsial*. 2015;(4):14-27. (In Russ.).
4. Moskaliuk T.A. Tsenoticheskaya struktura i monitoring lesov Dal'nego Vostoka = [Coenotic structure and monitoring of the forests of the Far East]. In: *Rasteniya v mussonnom klimate*: Abstr. IV intern. conf. Vladivostok; 2006. P. 78-82. (In Russ.).
5. Dobrynin A.P. Dubovye lesa rossiiskogo Dal'nego Vostoka (biologiya, geografiya, proiskhozhdenie) = [Oak forests of the Russian Far East (biology, geography, origin)]. Vladivostok: Dal'nauka; 2000. 260 p. (Trudy Botanicheskogo sada DVO RAN; vol. 3). (In Russ.).
6. Petropavlovskii B.S. Lesa Primorskogo kraia (Ehkologo-geograficheskii analiz) = [Forests of Primorsky Krai (Eco-geographical analysis)]. Vladivostok: Dal'nauka; 2004. 317 p. (In Russ.).
7. Tarankov V.I. Vliyanie sploshnoi rubki lesa na vodnyi rezhim = [Impact of clearcutting on the water regime]. In: *Kompleksnye statsionarnye issledovaniya lesov Primor'ya*. Leningrad: Nauka; 1967. P. 103-114. (In Russ.).
8. Tarankov V.I. Mikroklimat lesov Yuzhnogo Primor'ya = [The microclimate of the forests of Southern Primorye]. Novosibirsk: Nauka; 1974. 223 p. (In Russ.).
9. Prilutskii A.N. Zhiznesposobnost' duba mongol'skogo v usloviyakh razlichnoi vlogoobespechennosti = [Viability of Mongolian oak in conditions of different moisture supply]. Vladivostok: Dal'nauka; 2003. 164 p. (In Russ.).
10. Prilutskii A.N., Zheleznikov Yu.F. Vliyanie pochvennogo uvlazhneniya na biologicheskuyu produktivnost' dubnyakov Primor'ya = [The influence of soil moisture on the biological productivity of oak forests in Primorye]. In: *Vodookhranno-zashchitnoe znachenie lesov Dal'nego Vostoka*: materials of the All-Union Conf. Vladivostok: Far Eastern Sci. Center USSR Acad. Sci.; 1974. P. 61. (In Russ.).
11. Zheleznikov Yu.F. Struktura fitomassy srednevoznostnykh dubnyakov Yuzhnogo Primor'ya = [Phytomass structure of middle-aged oak forests in Southern Primorye]. In: *Ehkologiya duba mongol'skogo v Primor'e*. Vladivostok: Far Eastern Sci. Center USSR Acad. Sci.; 1981. P. 21-29. (In Russ.).
12. Kudinov A.I. Shirokolistvenno-kebrovye lesa Ussuriiskogo zapovednika i ikh dinamika = [Broad-leaved-cedar forests of the Ussuriysky Reserve and their dynamics]. Vladivostok: Dal'nauka; 1994. 181 p. (In Russ.).
13. Kolesnikov B.P. Rastitel'nost' = [Vegetation]. In: *Yuzhnaya chast' Dal'nego Vostoka*. Moscow: Nauka; 1969. P. 206-250. (In Russ.).
14. Sukachev V.N., Zonn S.V. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa. 2-e izd., pererab. i dop. = [Guidelines for the study of forest types. 2nd ed., revised. and additional]. Moscow: USSR Acad. Sci. Publ. House; 1961. 144 p. (In Russ.).
15. Utkin A.I. Izuchenie lesnykh biogeotsenozov = [The study of forest biogeocenoses]. In: *Programma i metodika biogeotsenologicheskikh issledovaniy*. Moscow: Nauka; 1974. P. 281-317. (In Russ.).

16. Koryakin V.N. (comp.). Spravochnik dlya taksatsii lesov Dal'nego Vostoka = [Handbook for forest inventory in the Far East]. Khabarovsk: Far Eastern Res. Inst. Forestry; 1990. 526 p. (In Russ.).
17. Dylis N.V. Struktura lesnogo biogeotsenoza = [The structure of forest biogeocenosis]. Moscow: Nauka; 1969. 55 p. (In Russ.).
18. Kharkevich S.S. (red.). Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka = [Vascular plants of the Soviet Far East]. SPb. (Leningrad): Nauka; 1985-1996. Vol. 1-8. (In Russ.).
19. Ivanov G.I. Pochvennye usloviya nekotorykh tipov khvoino-shirokolistvennykh lesov Suputinskogo zapovednika = [Soil conditions of some types of coniferous-deciduous forests of the Suputinsky Reserve]. In: *Kompleksnye statsionarnye issledovaniya lesov Primor'ya*. Leningrad: Nauka; 1967. P. 47-57. (In Russ.).
20. Kurentsova G.E. Rastitel'nost' Primorskogo kraya = [Vegetation of Primorsky Krai]. Vladivostok; 1968. 192 p. (In Russ.).
21. Vasil'ev N.G., Kolesnikov B.P. Chernopikhtovo-shirokolistvennye lesa yuzhnogo Primor'ya = [Black-fir-broad-leaved forests of southern Primorye]. Moscow; Leningrad: USSR Acad. Sci. Publ. House; 1962. 146 p. (In Russ.).
22. Moskalyuk T.A. Transformatsiya travyanogo yarusy za 20 let vosstanovitel'noi suksessii v shirokolistvennykh lesakh s lianovoi rastitel'nost'yu na yuge Primorskogo kraya = [Transformation of the herbaceous layer over 20 years of restorative succession in broad-leaved forests with liana vegetation in the south of Primorsky Krai]. *Komarovskie chteniya*. 2021;69:26-78. (In Russ.).
23. Moskalyuk T.A. Ekhosistemnyi podkhod k izucheniyu lesoobrazovatel'nogo protsessy na primere shirokolistvennykh lesov Yuzhnogo Primor'ya = [Ecosystem approach to the study of the forest formation process on the example of broad-leaved forests of Southern Primorye]. In: *Lesnye pochvy i funktsionirovanie lesnykh ehkosistem*: Materials of the VIII All-Russian scientific conf. with international participation. Moscow: Center of Forest Ecology and Productivity Rus. Acad. Sci.; 2019. P. 348-351. (In Russ.). – [http://ltorf.tspu.ru/files/2019/10/Materialy\\_Pocvy\\_2019.pdf](http://ltorf.tspu.ru/files/2019/10/Materialy_Pocvy_2019.pdf) (available from 13.06.2022).