



Учреждение Российской академии наук
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Русское ботаническое общество



Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы

Материалы Всероссийской научной конференции
с международным участием

(Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.)

Том 2

Структура и динамика растительных сообществ
Экология растительных сообществ

Санкт-Петербург
2011

УДК 581.52:005.745

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ ГЕОБОТАНИКА: ОСНОВНЫЕ ВЕХИ И ПЕРСПЕКТИВЫ:

Материалы Всероссийской конференции (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.).

ISBN 978-5-93938-044-7

Том 2: Структура и динамика растительных сообществ. Экология растительных сообществ. Санкт-Петербург, 2011. 518 с.

ISBN 978-5-93938-046-1 (т. 2)

Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы», организованной Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова РАН и Русским ботаническим обществом, представлены в двух книгах. Второй том включает доклады, касающиеся вопросов организации растительных сообществ, влияния различных факторов природной среды на их разнообразие, видовой состав, структуру и продуктивность. Представлены результаты исследования динамики растительных сообществ после катастрофических нарушений и в результате долговременных природных изменений, а также под влиянием различных антропогенных воздействий и промышленного загрязнения среды.

Материалы сборника представляют интерес для геоботаников, экологов, географов, ботаников, специалистов в области охраны природы, лесного хозяйства.

Редакционная коллегия: В.Т. Ярмишко (ответственный редактор), И.Ю. Сумерина, В.Н. Храмов, Е.А. Волкова, Е.А. Мазная, Н.А. Секретарева.

Конференция проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Комитета по науке и высшей школе Санкт-Петербурга

ISBN 978-5-93938-046-1 (т. 2)
ISBN 978-5-93938-044-7

© Коллектив авторов, 2011
© Учреждение Российской академии наук
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Русское Ботаническое общество

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ И ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЕЛЬ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ВЯТСКО-КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

В. В. Туганаев, А. В. Туганаев, Л. Р. Леконцева, И. М. Морозов

Удмуртский государственный университет
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1. E-mail: tuganaev@udm.ru

Ключевые слова: *растительный покров, агрофитоценозы, заброшенные угодья, динамика растительности.*

Вятско-Камское Предуралье (ВКП) входит в южную часть Удмуртии и в геоботаническом отношении расположено в подзоне широколиственно-хвойных лесов таежной зоны на границе с лесостепью. Территория ВКП в плейстоцене не подвергалась покровному оледенению, входила в перигляциальную зону и характеризовалась распространением тундрово-степной с элементами древесно-кустарниковой растительности. Собираательство, охота и рыболовство были характерны для местного населения с эпохи каменного века.

Земледелие и скотоводство появились в ВКП в эпоху бронзы. Земледелие в регионе началось с возделывания смеси культур и имело подсечно-огневой характер. Впоследствии получили распространение переложная, затем паровая системы, последняя затем была вытеснена многопольным (травопольным) земледелием. В настоящее время распространены интенсивные формы земледелия с применением севооборотов. Основные закономерности многовековой динамики агроценозов и истории культурных растений применительно к району исследования подробно рассмотрены в трудах В. В. Туганаева (1984) и А. В. Туганаева и В. В. Туганаева (2007).

Сельскохозяйственные культуры возделываются на обрабатываемых землях (огороды и поля), суммарная площадь которых занимает около 50 % на территории Удмуртии. На обрабатываемых землях возделываются самые различные полезные растения (пищевые, кормовые, технические, декоративные и др.), которые вместе с сопровождающими их растениями образуют агрофитоценозы, составляющие блок агроэкосистемы. Многие регионы страны в агроэкологическом отношении изучены слабо, и цель исследований авторов заключалась в выявлении закономерностей состава и структуры агрофитоценозов современного земледелия одного из развитых в сельскохозяйственном отношении регионов на примере Удмуртии. Исследованию подвергнуты состав и структура агрофитоценозов, потенциальный запас семян и плодов в почвах, растительность разновозрастных залежей на заброшенных пахотных угодьях.

Методика и объем исследований

Объектами исследований явились полевая, огородная и залежная растительность, состав возделываемых огородных растений, сорные растения, плоды и семена, находящиеся в почвах обрабатываемых и заброшенных сельскохозяйственных угодий. Геоботанические исследования проведены по методике М. В. Маркова (1972), степень засоренности полей дана по А. И. Мальцеву (1933), при этом классы засоренности установлены по квадратично-трансформированной шкале Е. Л. Любарского (1974): I класс — засоренность 1 % и менее; II — слабая засоренность (1–4 %); III — средняя засоренность (5–16 %); IV — сильная засоренность (17–36 %); V — очень сильная засоренность (37–64 %); VI — посев, полностью заглушенный сорняками (> 64 %). Для оценки потенциального запаса семян в почвах обрабатываемых земель брались почвенные образцы в объеме 100 см³ с глубины 0–10 см. В некоторых случаях с целью установления распределения генеративных зачатков образцы почв брались послойно с глубины 0–10, 11–20 см. Выделение семян из почвы проводилось по методике И. Н. Шевелева (1928). Учет цветочных и овощных культур в сельских поселениях проведен подворно с охватом (в небольших поселениях) всех домов или 35–50 % домов (крупные поселения), а обилие растений отмечено знаками: +++ — очень обильно; ++ — обильно; + — единично (представлены единичными экземплярами). На каждом картофельном огороде закладывались 5 учетных площадок размером 4 м², в них отмечались сорные растения с указанием обилия по Друде (Марков, 1973). Описания растительности заброшенных огородов и полей проведены по методике изучения луговой растительности. Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Исследования проведены в 64 пунктах, более или менее равно распределенных по всей территории рассматриваемого региона.

Растительность огородов. Огороды в Удмуртии появились лишь в середине XIX в., когда распространение получил картофель. До культуры «второго хлеба» на грядках у домов возделывались репа, брюква и капуста. В настоящее время картофель занимает не менее 80 % площади огорода. Из овощных культур в сельской местности широко культивируют лук репчатый, огурцы, томат, морковь, свеклу (зафиксированы более чем в 80 % изученных огородов). В 30–80 % случаях отмечены редис, чеснок и репа. Остальные виды, относящиеся к группам овощных, лекарственных и пряных культур, насчитывающие более 100 видов (салат, щавель, ревень, шпинат, спаржа, огуречная трава, кресс-салат, укроп, петрушка, сельдерей, тмин, пастернак, анис, мелисса и др.), встречаются изредка. Количество видов огородных растений возрас-

тает в селениях, расположенных ближе к городам, и на садово-огородных массивах. Из цветочных культур сельское население предпочитает календулу лекарственную, космею, ирис, рудбекию красивую, георгин изменчивый, пион метельчатый, астру однолетнюю, выюнок трехцветный, лилию тигровую, хатьму тюрингенскую, сальвию, георгин однолетний, мыльнянку лекарственную (встречаются в 25–37 случаях из 225). Но видовое разнообразие цветочных культур трудно поддается учету, население увлечено интродукцией самых различных видов.

Состав засорителей огородов включает 64 вида, из которых *Chenopodium album* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Convolvulus arvensis* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Sonchus arvensis* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Galium vaillantii* DC., *Fumaria officinalis* L. имеют показатель встречаемости выше 50 %. Встречаются также *Amaranthus retroflexus* L., *Polygonum scabrum* Moench., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Urtica dioica* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Erysimum cheiranthoides* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *G. speciosa* Mill., *G. ladanum* L., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz., *Equisetum arvense* L., *Stachys palustris* L., *Rumex acetosella* L. Среди засорителей картофельных огородов нередко встречаются чуждые для пашенных местообитаний виды, что связано с близостью меженных участков (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Galium mollugo* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Vicia cracca* L., *V. sepium* L. и др.).

На овощных грядках обильно и часто встречаются *Stellaria media*, *Amaranthus retroflexus*, *Convolvulus arvensis*, *Echinochloa crusgalli*, *Sonchus arvensis*, *Polygonum scabrum*, *Erodium cicutarium*, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Sonchus oleraceus* L., *Urtica urens* L., *U. dioica*, *Taraxacum officinale*, *Setaria viridis*.

Потенциальный запас семян и плодов в среднем насчитывает 620 млн штук в пересчете на 1 га. Встречаются огороды, содержащие до 1.5 млрд штук плодов и семян на 1 га. По шкалам засоренности (Фисюнов, 1973), это очень сильно засоренные почвы. Особенно обильно представлены плодики *Chenopodium album*, семена *Polygonum scabrum*, *Stellaria media*, *Rubus idaeus* L. Источником инспермации последнего вида являются малинники, которые, как правило, встречаются в каждом огороде.

Растительность пропашных культур. Пропашные культуры — возделываемые растения с относительно большой площадью питания, поэтому их посеы и посадки характеризуются широким междурядьем — 45–90 см, позволяющим проводить междурядную обработку почв, не повреждая растения. Из этой группы растений в Удмуртии на полях возделываются в широких масштабах картофель, кукуруза (на силос), кормовая свекла, подсолнечник (на силос). Посадка картофеля и посев семян и посадка рассады пропашных культур проводятся в конце весны или в начале лета, когда вероятность поздних заморозков практически равна нулю. Вначале культурные растения развиваются медленно, и пропашные культуры не могут противостоять сорнякам. Но когда некоторые из пропашных культур (кукуруза, подсолнечник, картофель) развиваются в полной мере, то способность подавлять сорные растения у них повышается. Но, тем не менее, на полях пропашных культур борьба с сорняками является основной агротехнической мерой. Интенсивная обработка полей, применение химических средств борьбы с сорняками, прополка делает схожими поля пропашных культур по составу засорителей. Там, где соблюдаются агротехнические требования, поля могут быть относительно чистыми от сорных растений, в то время как на запущенных полях сорняки могут взять верх над культурными растениями. Обобщенные данные по засоренности полей пропашных культур приведены в табл. 1.

Таблица 1

Встречаемость полей (в %) озимых, яровых, пропашных культур и многолетних трав (II–III года пользования) в южной части Удмуртии с разной степенью засоренности (по исследованиям 1976–2010 гг.)

Классы засоренности	Проценты засоренности	Засоренность посевов			
		озимой ржи	яровых культур	пропашных культур	многолетних трав (кострец, люцерна)
I	1	1.0	2.0	1.2	3.7
II	1–4	44.7	32.4	15.5	41.3
III	5–16	34.6	42.4	58.8	42.5
IV	17–36	7.6	17.1	11.8	58.1
V	37–64	1.0	5.9	9.7	8.1
VI	>64	–	–	0.5	–
Число описаний	–	75	150	75	75

Основными засорителями являются (в порядке убывания встречаемости) *Chenopodium album*, *Cirsium setosum*, *Sonchus arvensis*, *Tripleurospermum perforatum*, *Galeopsis speciosa*, *G. bifida*, *Erysimum cheiranthoides*, *Artemisia vulgaris* L., *Rumex acetosella*, *Viola arvensis* Murr., *Polygonum scabrum*, *Fumaria officinalis*, *Centaurea cyanus* L., *Galium vaillantii*, *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love., *Convolvulus arvensis*, *Thlaspi arvense* L., *Lamium amplexicaule* L. На полях пропашных культур нами зафиксировано произрастание 76 видов сорных растений. На 100 м² в среднем встречается 16–19 видов (14–28). Как и следовало ожидать, пропашные культуры характеризуются средней и слабой засоренностью, поскольку здесь в течение лета можно относительно легко проводить междурядную обработку почв. По содержанию плодов и семян почвы пропашных культур существенно не отличаются от почв яровых и озимых культур, и эту закономерность можно объяснить соблюдением севооборотов.

Растительность полей яровых и озимых (ржи обыкновенной) культур. В Удмуртии из яровых зерновых культур наибольшие площади занимают зерновые (пшеница, овес, ячмень) и бобовые (горох), культуры, из озимых — рожь обыкновенная. По составу засорителей посевы яровых и озимых культур имеют много общего, но посевы озимой ржи меньше засоряются в случае ее успешной перезимовки.

К наиболее обильно представленным в посевах яровых культур относятся *Centaurea cyanus*, *Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis*, *Viola arvensis*, *Galium vaillantii*, *Galeopsis ladanum*, *Raphanus raphanistrum* L., *Stachys palustris*, *Polygonum scabrum*, *Equisetum arvense*.

В посевах озимой ржи чаще всего находят благоприятные условия развития *Chenopodium album*, *Galeopsis ladanum*, *Cirsium setosum*, *Polygonum aviculare* L., *Galeopsis bifida*, *Equisetum arvense*, *Viola arvensis*, *Tripleurospermum perforatum*, *Centaurea cyanus*, *Fallopia convolvulus*, *Consolida regalis* S.F. Gray. Данные о встречаемости полей яровых и озимых культур, а также многолетних трав с разной степенью засоренности приведены в табл. 1.

Некоторую самобытность в отношении состава распространенных засорителей имеют посевы многолетних трав (клевера, люцерны). Если в первый год по данному показателю они мало чем отличаются от посевов яровых и, отчасти, озимых культур, то на 2-й и 3-й год пользования в число наиболее распространенных видов-засорителей можно уже включить луговые растения и растения молодых залежей, такие как *Pastinaca sylvestris* Mill., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Silene noctiflora* L., *Artemisia absinthium* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Taraxacum officinale* и другие, причем доля многолетних видов в посевах многолетних трав возрастает из года в год. Об этом свидетельствуют данные табл. 2.

Таблица 2

Изменение состава биогрупп (в %) сорных растений в посевах люцерны в течение 4 лет (почвы легкосуглинистые дерново-подзолистые, д. Байтеряково, Алнашский р-н, Удмуртская Республика)

Биологическая группа	Годы пользования			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Однолетники	62.2	34.6	18.4	18.5
из них яровые	73.9	55.6	42.8	20.0
озимые и зимующие	26.1	44.4	57.2	80.0
Двулетники	8.1	9.6	15.8	14.8
Многолетники	29.7	55.8	65.8	66.7

Анализ 485 образцов почв показал, что почвы под зерновыми и бобовыми культурами отличаются высокой засоренностью (624 млн – 1.6 млрд плодов и семян на 1 га). Наибольшим числом генеративных диаспор в почвенном банке семян представлены семена и плоды *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *Spergula arvensis* L., *Viola arvensis*, *Rumex acetosella*, *Convolvulus arvensis*, *Fallopia convolvulus*. По степени встречаемости определенные по семенам и плодам растения разбиты на 3 группы. I группа включает виды, семена и плоды которых встречены в 50–100 % образцов — *Chenopodium album*; II группа — 20–50% (*Spergula arvensis*, *Viola arvensis*, *Polygonum aviculare*, *Fallopia convolvulus*); III группа — менее 20% (*Lapsana communis* L., *Fumaria officinalis*, *Stellaria graminea* L., *Galeopsis ladanum*, *G. speciosa*, *G. bifida*, *Galium vaillantii*, *Silene noctiflora*, *Oberna behen*, *Amaranthus retroflexus* и другие, всего более 100 видов).

Растительность заброшенных огородов. На заброшенных огородах 5–10-летнего возраста при сенокосном режиме разрастается *Elytrigia repens*. На выпасаемых залежах, образовавшихся на месте заброшенного огорода, развивается луг с доминированием *Poa angustifolia* L. При дальнейшем увеличении пастбищной нагрузки образуется сбой из *Polygonum aviculare*. Поскольку заброшенные огороды испытывают антропогенное воздействие, то в этих условиях развивается исключительно разнообразная растительность. Но главная закономерность обнаруживается довольно четко: с каждым годом в сложении травостоя возрастает роль многолетних, луговых и лугово-пастбищных видов. Преобладание на молодых залежах многолетних объясняется бурным разрастанием лугового растения — *Elytrigia repens*. Залежи, используемые как пастбище или сенокос более 10 лет, характеризуются развитием луговой растительности.

Обзор состояния растительности на заброшенных полях. В настоящее время процент заброшенных под залежь полей в южной части Удмуртии в среднем равен 15. Растительность однолетней залежи носит характер бурьяна (если отсутствует воздействие домашних животных), бурно разрастаются сеgetальные сорняки — *Chenopodium album*, *Sonchus arvensis*, *Galeopsis ladanum*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Tripleurospermum perforatum*, *Galeopsis bifida*, *Convolvulus arvensis* и другие. Трехлетние залежи, развивающиеся на месте заброшенных посевов многолетних трав, постепенно обретают «луговой характер» — здесь обильны *Phleum pratense* L., *Trifolium pratense* L., а также *Dactylis glomerata* L., *Vicia cracca*, *Taraxacum officinale*, *Potentilla anserina* L., *Pastinaca sylvestris* Mill., *Linaria vulgaris* L. Залежи 4–9-летнего возраста уже мало напоминают свое полевое прошлое. Здесь развивается настоящее луговое сообщество из *Dactylis glomerata*, *Silene nutans* L., *Oberna behen*, *Campanula patula* L., *Lathyrus pratensis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Centaurea scabiosa* L., *Festuca pratensis* Huds. Но иногда встречаются флористические паритеты сеgetального прошлого — *Sonchus arvensis*, *Berteroa incana* (L.) DC., *Convolvulus arvensis*. Десятилетние и более старовозрастные залежи представляют из себя удобные для зарастания деревьями и ку-

старниками местообитания. Нередко здесь можно встретить молодые растения *Pinus sylvestris* L. двухметрового роста, а также *Ulmus glabra* Huds., *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Salix dasyclados* Wimm., *S. triandra* L., *Alnus incana* (L.) Moench. Количество забрасываемых сельскохозяйственных земель возрастает из года в год, и это с природоохранной точки зрения должно быть оценено положительно.

Список литературы

- Любарский Е. Л. 1974. Об оценке проективного покрытия компонентов травостоя // Экология. № 1. С. 98–99. — Мальцев А. И. 1933. Сорная растительность СССР. М.; Л. 295 с. — Марков М. В. 1973. Агрофитоценология. Казань. 269 с. — Туганов А. В., Туганов В. В. 2007. Состав, структура и эволюция агроэкосистем европейской России (лесная и лесостепная зоны) в средневековье (VI–XVI в. н. э. Ижевск. 198 с. — Туганов В. В. 1984. Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М. 88 с. — Фисюнов А. В. 1973. Сорные растения и борьба с ними. М. 164 с. — Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с. — Шевелев И. Н. 1928. Методика выделения сорных растений из почвы // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. Т. 19 (2). С. 305–313.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Е. А. Тумакова, В. В. Горшков, П. Н. Катютин, Н. И. Ставрова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. E-mail: umka_ita@bk.ru

Ключевые слова: *сосна обыкновенная, ценопопуляции, пространственная структура, северная тайга.*

В лесоведении известно о значительной вариабельности характеристик древостоев, формирующихся после сплошных рубок и пожаров в однотипных условиях местообитания. Это послужило основой для развития представлений о типах формирования насаждений (Санников, 1970; Цветков, 1986; Ипатов, 1990; Соловьев, 2001), разнообразие которых в пределах одного типа леса обусловлено варьированием условий и параметров возобновительного процесса после внешних нарушений (Колесников, 1960; Санников, 1960, 1992). Закономерным развитием этих исследований является переход на ценопопуляционный уровень с целью выявления поливариантности структурной организации как господствующего (древостоя), так и подчиненных компонентов ценопопуляций древесных растений.

Цель работы состояла в исследовании вариантов пространственной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* в северотаежных сосновых лесах, имеющих одинаковую давность последнего катастрофического нарушения (пожара).

Исследования выполнены на территории Кольского п-ова на 3 постоянных пробных площадях (ПП) размером 0.10–0.15 га, в сообществах с давностью пожара 85 лет, относящихся к типу леса сосняк лишайниковый (ПП 1 и 2) и сосняк лишайниково-зеленомошный (ПП 3). На пробных площадях по квадратам 5×5 м был проведен учет всех особей сосны обыкновенной, высотой более 0.1 м. В составе ценопопуляций выделялись 3 основных компонента: древостой (особи с диаметром на высоте 1.3 м более 4 см), крупный подрост (особи с диаметром на высоте 1.3 м менее 4 см) и мелкий подрост (особи высотой менее 1.3 м). Сравнение средних значений плотности особей проводилось с использованием критерия Манна-Уитни (Z). Для оценки характера пространственной структуры проводилось сравнение эмпирических распределений с распределением Пуассона на основе критерия χ^2 и определялась величина коэффициента дисперсии (S^2/M) (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969).

В исследованных сообществах плотность древостоя сосны обыкновенной составляет от 0 до 11 экз./25 м². Средняя плотность деревьев сосны на ПП 1 и 3 достоверно не различается и составляет соответственно 2.4±0.4 и 2.9±0.4 экз./25 м². На ПП 2 плотность деревьев сосны достоверно ниже — 1.7±0.2 экз./25 м². Ни на одной из пробных площадей распределение деревьев по квадратам размером 25 м² не соответствует распределению Пуассона (критерий χ^2 $p < 0.001$), т. е. является неслучайным (контагиозным). При этом в двух сообществах (ПП 2 и 3) при значимом различии средней плотности деревьев сосны их пространственное распределение сходно ($S^2/M = 1.56–1.66$) и может быть охарактеризовано как слабо контагиозное (рис. 2, 3). На ПП 2, отличающейся низкой плотностью древостоя, основной фон (~80 %) создают площадки с числом особей от 0 до 2 экз. при максимальных значениях плотности 6 экз./25 м² (рис. 2). На ПП 3 преобладают (60 %) площадки с плотностью деревьев сосны 2–4 экз./25 м² при максимуме 10 экз./25 м² (рис. 3). Пространственное распределение деревьев сосны на ПП 1 отличается несколько большей степенью контрастности ($S^2/M = 2.21$): при высокой доле (56 %) площадок с низкой плотностью (0–2 экз./25 м²) максимальная плотность достигает 11 экз./25 м² (рис. 1).

Плотность крупного подроста сосны варьирует от 0 до 5 экз./25 м². Величина этого показателя на ПП 2 и 3 различна (0.4±0.1 и 0.9±0.2 экз./25 м²), при этом его пространственное распределение сходно и соответствует распределению Пуассона (критерий χ^2 $p = 0.49–0.73$), т. е. является случайным ($S^2/M = 1.20$ и 1.03). Фон образуют площадки, на которых плотность крупного подроста составляет 0–1 экз./25 м². Максималь-