

УДК 58.035

DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-116-129

ЛИМИТИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ТРАВ И КУСТАРНИЧКОВ НИЗКОЙ ОСВЕЩЕННОСТЬЮ ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСОВ ЮГА МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2025 Е.В. Зубкова^{1,*}, М.Н. Стаменов^{2,**}, П.В. Фролов^{1,***}, С.С. Быховец^{1,****}

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
– обособленное подразделение Федерального исследовательского центра
«Пуцинский научный центр биологических исследований РАН»
ул. Институтская, 2, г. Пуцино, 142290, Россия

²Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, г. Тольятти, Самарская обл., 445003, Россия

*e-mail: zubkova@pbcras.ru,

** e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru,

*** e-mail: frolov@pbcras.ru,

****e-mail: bykhovets@pbcras.ru

Аннотация. Исследование светового режима под пологом лесов проведено с использованием метода полусферической фотографии. Показано, что освещенность менее 0.75% от полной недостаточна для выживания зеленых побегов растений. В интервале 0.75–1% встречаются единичные побеги *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria obscura*. Наиболее чувствительными к освещенности из изученных видов являются эфемероиды: *Anemonoides ranunculoides*, *Corydalis solida*.

Ключевые слова: растения травяно-кустарничкового яруса, доминанты, факторы среды обитания, свет, ФАР.

Поступило в редакцию: 16.07.2025. **Принято к публикации:** 30.08.2025.

Для цитирования: Зубкова Е.В., Стаменов М.Н., Фролов П.В., Быховец С.С. 2025. Лимитирование распространения трав и кустарничков низкой освещенностью под пологом лесов юга Московской области. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(3): 116–129. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-116-129

ВВЕДЕНИЕ

Исследование нижней границы диапазона толерантности к свету доминирующих растений травяно-кустарничкового яруса лесов проводили в 2015–2023 гг. на юге Московской области. Опытные участки располагались на левом берегу реки Оки в окрестностях Приокско-Террасного заповедника и на правом берегу р. Оки в окрестностях города Пуцино. Целью исследований было определить минимальные значения освещенности, при которых могут существовать надземные побеги кустарничков и травянистых растений в хвойных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесах региона исследований.

Оценка освещенности под пологом может быть выполнена разными способами. В частности, широко используется прямое измерение фотосинтетически активной радиации или освещенности (широкое использование последней долгое время было обусловлено большей доступностью люкметров в сравнении с датчиками ФАР, несмотря на то что данные, полученные этим методом, менее точные с позиции учета спектра света, используемого растениями при фотосинтезе). Результаты исследований влияния света на процесс фотосинтеза у травянистых растений под пологом леса приводятся в ряде работ (Malkina, 1964; Goryshina, 1975). Такие работы крайне полезны для моделирования продуктивности, но они в большей степени отражают реакцию растений на мгновенные значения освещенности, которые под пологом леса крайне изменчивы. Для оценки световых условий местообитания необходима более обобщенная во времени характеристика. Подобные исследования (также выполненные

при помощи люкметров, но приведенные к относительным величинам пропускания света, которые более стабильны во времени, чем абсолютные значения) были проведены для оценки выживания подроста древесных растений под пологом (Alekseyev, 1975; Yevstigneyev, 1996; Yevstigneyev, 1999). Поскольку единичные измерения освещенности в условиях значительной временной изменчивости последней довольно малоинформативны, а длительная регистрация в каждой представляющей интерес точке в большинстве случаев неосуществима, более перспективным для оценки световых условий под пологом леса является метод полусферической фотографии (Anderson, 1964; Ross, 1981; Hemispherical..., 2017). Основное преимущество данного метода – возможность по однократной съемке оценить световые условия за сравнительно длительный период, в течение которого состояние полога можно считать неизменным. В нашей стране первые оценки сквозистости полого по широкоугольным фотографиям были выполнены в 60-х годах прошлого века (Akulova et al., 1964), а в 70-х – начато использование полусферических объективов (Nilson, Ross, 1971; Zukert, 1974; Tselniker, 1978; Vygodskaya, 1981). Этот метод был использован и нами. На основании данных о сквозистости крон проведен расчет освещенности на уровне полого трав. Полученные сведения об освещенности были использованы для параметризации индивидуально-ориентированной решетчатой имитационной модели напочвенного покрова с дискретным пространством CAMPUS (Frolov et al., 2020 a, b; Zubkova et al., 2022). Модель разработана в лаборатории исследования экосистем ИФХиБПП РАН и применяется для оценки взаимодействия между ценопопуляциями растений с учетом их онтогенетического развития, границ толерантности растений к освещенности и метеорологических условий в течение вегетационного периода (Zubkova et al., 2022). Ранее были опубликованы данные о зависимости проективного покрытия кустарничков (черники и брусники) от освещенности и ряда других факторов (Zubkova et al., 2022). В этой публикации впервые приводятся данные о 14 видах растений лесов юга Московской области (в скобках приведено число снимков, использованных для расчета освещенности): *Aegopodium podagraria* L. (n = 51), *Ajuga reptans* L. (n = 44), *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub (n = 24), *Asarum europaeum* L. (n = 27), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (n = 10), *Carex pilosa* Scop. (n = 46), *Convallaria majalis* L. (n = 30), *Corydalis solida* (L.) Clairv (n = 13), *Impatiens parviflora* DC. (n = 26), *Oxalis acetosella* L. (n = 30), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (n = 14), *Pulmonaria obscura* Dumort. (n = 24), *Vaccinium myrtillus* L. (n = 29), *Vaccinium vitis-idaea* L. (n = 17). Сбор данных проводился по единой методике.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Климатические условия. Климат региона исследований умеренно-континентальный, с теплым летом, умеренно холодной зимой и хорошо выраженными переходными сезонами. Средняя температура июля +18.3°C, января –8.1°C, среднее годовое количество осадков 673 мм (Nikolaev, Ableyeva, 2015; Prioksko-Terrasnyy..., 2025).

Геоморфологическая и геоботаническая характеристика территории исследований. Ключевые участки лесов, в которых изучались ценопопуляции трав и кустарничков, расположены на левом берегу р. Оки в окрестностях Приокско-Тerrasного государственного природного биосферного заповедника (ПТЗ) и на правом берегу р. Оки в окрестностях города Пущино. Террасы левого берега р. Оки сложены плотными известняками каменноугольного периода и сверху перекрыты днепровской мореной и аллювиально-флювиогляциальными кварцевыми песками. Мощность песчаных отложений составляет 0.75–2 м, рельеф слабоволнистый (Lidov, 1950). Исследования проводились в 80-летнем сосняке зеленомошно-лишайниковом (участок 1) Данковского участкового лесничества; сосняках кустарничково-зеленомошных (участки 2–4) Данковского и Отрадинского участковых лесничеств опытного лесного хозяйства “Русский лес”; липняке волосисто-осоковом с подростом клена остролистного (участок 8) Данковского участкового лесничества и в сосняке сложном (участки 5–7) на территории Приокско-Тerrasного биосферного заповедника. Для учета возможного влияния почв разного гранулометрического состава дополнительно были выбраны участки на суглинистых почвах на правом берегу Оки – в сосняке сложном со вторым ярусом из ели европейской (участок 9–11), в липняке с кленом остролистным (участок 12) и кленовнике с липой (участок 13). Данные о древостоях приводятся в таблице. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов приводятся в соответствии со стандартами, принятыми в базе

данных World Flora Online. Названия лесных сообществ даны по (Zaugolnova, Morozova, 2006; Tsenofond..., 2025).

Таблица. Места проведения исследований

Table. Study sites

Номер участка / Plot number	Тип леса / Forest type	Характеристика древесного яруса / Tree layer indicators			Растения травяно-кустарничкового яруса / Plants of forest ground vegetation**
		Формула древостоя / The tree stand formula*	Средний возраст, лет / Average age, years	Высота, м / Height, m	
1	Сосняк зеленомошно-лишайниковый / <i>Pineta sylvestris hylocomiosocladinosa</i>	10С	60–70	24–28	<i>Conv. maj.</i> , <i>Vac. v.-id.</i>
2	Сосняк кустарничково-зеленомошный / <i>Pineta sylvestris fruticosohylocomiosa</i>	9С1Б	60–70	28–30	<i>Cal. arund.</i> , <i>Conv. maj.</i> , <i>Vac. myrt.</i> , <i>Vac. v.-id.</i>
3	Сосняк кустарничково-зеленомошный / <i>Pineta sylvestris fruticosohylocomiosa</i>	9С1Б	60–70	28–30	<i>Cal. arund.</i> , <i>Pt. aq.</i> , <i>Vac. myrt.</i> , <i>Vac. v.-id.</i>
4	Сосняк с елью кустарничково-зеленомошный / <i>Pineta sylvestris fruticosohylocomiosa</i>	5С5Е	70–80	22–25	<i>Cal. arund.</i> , <i>Conv. maj.</i> , <i>Vac. myrt.</i> , <i>Vac. v.-id.</i>
5	Сосняк сложный / <i>Pineta sylvestris composita</i>	4С4Б2Е+Лп	70–80	22–25	<i>Cal. arund.</i> , <i>Conv. maj.</i> , <i>Pt. aq.</i> , <i>Vac. myrt.</i> , <i>Vac. v.-id.</i>
6	Сосняк сложный / <i>Pineta sylvestris composita</i>	4С3Лп2Ос1Б ед. Д	90–120	22–25	<i>An. ran.</i> , <i>As. europ.</i> , <i>Cal. arund.</i> , <i>Car. pil.</i> , <i>Conv. maj.</i> , <i>Imp. parv.</i> , <i>Pul. obsc.</i> , <i>Vac. myrt.</i>
7	Сосняк сложный со вторым ярусом ели / <i>Pineta sylvestris composita</i>	6С3Б1Лп +Е	70–80	22–25	<i>An. ran.</i> , <i>Car. pil.</i> , <i>Conv. maj.</i> , <i>Ox. ac.</i> , <i>Vac. myrt.</i> , <i>Vac. v.-id.</i>
8	Липняк волосистоосоковый / <i>Quercu-Tilieta nemoroherbosa</i>	10Лп	70–80	30	<i>An. ran.</i> , <i>Car. pil.</i>
9	Сосняк сложный со вторым ярусом ели / <i>Pineta sylvestris composita</i>	5С5Б+Е	60–70	22–25	<i>Aeg. podag.</i> , <i>Aj. rept.</i> , <i>As. europ.</i> , <i>Conv. maj.</i> , <i>Ox. ac.</i>
10	Сосняк сложный / <i>Pineta sylvestris composita</i>	6С4Б	60–70	22–25	<i>Car. pil.</i>
11	Сосняк сложный / <i>Pineta sylvestris composita</i>	5С5Б	60–70	22–25	<i>Aeg. podag.</i> , <i>Aj. rept.</i> , <i>As. europ.</i> , <i>Conv. maj.</i> , <i>Pul. obsc.</i>
12	Липняк неморальный / <i>Quercu-Tilieta nemoroherbosa</i>	8Лп1Д1Б	90–110	25–27	<i>Aeg. podag.</i> , <i>An. ran.</i> , <i>Aj. rept.</i> , <i>As. europ.</i> , <i>Cor. sol.</i> , <i>Imp. parv.</i>
13	Кленовник с липой снытьевый / <i>Quercu-Tilieta nemoroherbosa</i>	8Кл1Лп1В	90–120	25–27	<i>Aeg. podag.</i> , <i>An. ran.</i> , <i>As. europ.</i> , <i>Cor. sol.</i> , <i>Imp. parv.</i>
14	Липняк неморальный / <i>Quercu-Tilieta nemoroherbosa</i>	10Лп	60–70	20–25	<i>Aj. rept.</i> , <i>Imp. parv.</i> , <i>Pul. obsc.</i>

*Б – *Betula sp.*, В – *Ulmus sp.*, Д – *Quercus robur* L., Е – *Picea abies* (L.) Н. Karst., Кл – *Acer platanoides* L., Лп – *Tilia cordata* Mill., Ос – *Populus tremula* L., С – *Pinus sylvestris* L.

***An. ran.* – *Anemone ranunculoides* L., *Cor. sol.* – *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Aeg. podag.* – *Aegopodium podagraria* L. *Aj. rept.* – *Ajuga reptans* L., *As. europ.* – *Asarum europaeum* L., *Cal. arund.* – *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Car. pil.* – *Carex pilosa* Scop., *Conv. maj.* – *Convallaria majalis* L., *Imp. parv.* – *Impatiens parviflora* DC., *Ox. ac.* – *Oxalis acetosella* L., *Pt. aq.* – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Pul. obsc.* – *Pulmonaria obscura* Dumort., *Vac. myrt.* – *Vaccinium myrtillus* L., *Vac. v.-id.* – *Vaccinium vitis-idaea* L.

Выбор участков исследований. Измерения проводились на рядом расположенных участках с разным проективным покрытием ценопопуляции вида: 1) побеги растений отсутствуют; 2) побеги встречаются единично: 1–3 побега на участке 0.5×0.5 м.; 3) проективное покрытие участка составляет 1–50%; 4) покрытие участка 0.5×0.5 м более 50% (доминирование). Участки без побегов растений (мертвопокровные) чаще всего располагались под кронами крупных одиночных елей (*Picea abies* (L.) Н. Karst.), групп елей и лип (*Tilia cordata* Mill.), лип с подлеском лещины обыкновенной (*Corylus avellana* (L.) Н. Karst). При выборе участков измерений мы ставили целью определить минимальные значения освещенности, при которых выживают надземные зеленые побеги растений, доминирующих на соседних участках. Так как большинство доминирующих в лесах видов напочвенного покрова по морфологическому строению относятся к вегетативноподвижным: длиннокорневищным (*Aegopodium podagraria*, *Anemoides ranunculoides*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*), наземно-ползучим (*Ajuga reptans*), реже к короткокорневищным (*Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*), отсутствие побегов на участках непосредственно под кронами деревьев, при наличии на соседних, лучше освещенных участках (на удалении 0.5–1 м) ценопопуляций этих растений с покрытием более 50–100%, по нашему мнению, указывает, что ведущим ограничивающим фактором в этих случаях является свет. Дополнительными факторами, также оказывающими влияние на отсутствие растений под кронами деревьев, может быть влажность почвы (Goryshina, 1975) и корневая конкуренция с деревьями (Карпов, 1969). Отдельных исследований этих вопросов мы не проводили.

Метод оценки освещенности. Для оценки прохождения солнечной радиации сквозь лесной полог применялся метод полусферической фотографии. Для оценки условий освещенности выполнялась полусферическая съемка полого смартфоном Xiaomi Redmi Note 8 Pro с объективом-адаптером Arxel 195° Fisheye Lens, с последующей обработкой согласно (Frolov et al., 2019), а также цифровой камерой Canon EOS 1100D, оснащенной специализированным циркулярным полусферическим объективом Sigma AF 4.5/2.8 EX DC HSM Fisheye Canon с углом обзора 180 градусов. Камера устанавливалась строго в зенитном положении с использованием карданова подвеса, обеспечивающего точное выравнивание по вертикальной оси. Ориентация камеры в азимутальной плоскости выполнялась по магнитному меридиану. При последующей обработке снимков учитывалось магнитное склонение, рассчитанное для конкретной точки съемки по актуальной версии Всемирной магнитной модели геомагнитного поля WMM (Chulliat et al., 2015), что гарантировало правильную привязку пространственной ориентации снимков с точностью до 0.5°.

Критически важным аспектом методики являлась точная настройка экспозиционных параметров, поскольку, как показано в работах Zhang et al. (2005) и Macfarlane et al. (2007), автоматическая экспозиция систематически искажает оценку площади просветов в пологе. В нашем исследовании применялась двухступенчатая процедура ручной установки экспозиции. На первом этапе эталонные значения экспозиции определялись на контрольных участках с полностью открытым небосводом. На втором этапе значение выдержки увеличивалось на две экспозиционные ступени (EV) относительно эталонного, в то время как значение диафрагмы оставалось неизменным. Такой подход, подробно обоснованный в исследованиях Zhang et al. (2005), позволяет минимизировать погрешности, связанные с вариациями плотности полого, и обеспечивает оптимальный контраст между элементами растительности и участками открытого неба.

Процедура обработки изображений включала преобразование исходных цветных снимков в бинарные (черно-белые) маски, где пиксели классифицировались как принадлежащие либо к пологу, либо к просветам. Для этого использовался синий канал RGB-изображения, что

основано на хорошо документированном факте значительно более низкого коэффициента отражения и пропуска растительных элементов в синей области спектра (460–490 нм) по сравнению с другими участками видимого диапазона (Leblanc et al., 2005; Zhang et al., 2005; Macfarlane, 2011). Дополнительным преимуществом выбора синего канала является минимальная разница в яркости между облаками и чистым небом в этом спектральном диапазоне, что снижает вероятность ошибочной классификации облачных участков. Для устранения субъективности при определении порога бинаризации применялся автоматизированный алгоритм итеративного поиска порога бинаризации на основе гистограммы (Ridler, Calvard, 1978), доказавший свою эффективность в сравнительных исследованиях (Cescatti, 2007; Jarčuška et al., 2010).

Полученные бинарные маски использовались для расчета коэффициента пропуска как прямой, так и рассеянной солнечной радиации. При этом учитывалось, что световой режим под пологом определяется не только абсолютной площадью просветов, но и их пространственным распределением относительно траектории Солнца. Для моделирования надпологовой радиации применялись данные климатической модели PVGIS (Šuri et al., 2005), которая предоставляет информацию о прямой и рассеянной составляющих солнечного излучения (использовалось временное разрешение 5 минут). Интеграция этих данных с пространственной информацией, содержащейся в бинарных масках, позволила рассчитать динамику доступной фотосинтетически активной радиации (ФАР) на уровне живого почвенного покрова для соответствующей фотографии состояния полога, выраженную через индекс GLI (global light index).

Статистическая обработка данных. В данном исследовании анализировались нижние границы диапазонов толерантности к уровню освещенности, следовательно, для сравнения выборок неприменимы классические параметрические (сравнивающие средние значения) и непараметрические (сравнивающие медианные значения) статистические критерии. В связи с этим оценка статистической значимости различий условий освещенности в местообитаниях исследованных видов ТКЯ проводилось с использованием непараметрического пермутационного метода (Ernst, 2004). Нулевая гипотеза заключалась в том, что различий в уровне освещенности местообитаний исследованных видов нет. Все 14 видов были проанализированы попарно.

Для каждой пары видов значения GLI (в количестве, равном числу точек измерения для сравниваемых исходных видов) случайным образом выбиралась с возвращением (999 повторений). Таким образом, было получено 999 пар выборок виртуальных условий освещенности. Для каждой пары виртуальных условий освещенности рассчитывалась абсолютная величина (модуль) разности 1-х квартилей значений GLI. Также разность 1-х квартилей значений GLI, взятая по модулю, была рассчитана для пары сравниваемых видов.

Полученный список модулей разностей 1-х квартилей значений GLI (включая разность для пары сравниваемых видов) сортировался по возрастанию, и определялся порядковый номер значения, соответствующего сравниваемым экспериментальным участкам. Р-значение вычислялось следующим образом:

$$P = 1 - \frac{R_m^{o-s}}{N}, \quad (1)$$

где R_m^{o-s} – порядковый номер модуля 1-х квартилей значений GLI для пары сравниваемых видов, N – общее число пар, включая пару условий освещенности сравниваемых видов. Нулевая гипотеза отклонялась при Р-значении < 0.01 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как и ожидалось, наименьшие значения относительной освещенности (GLI), менее 0.5–3% от надпологовой, были отмечены на площадках без растений под крупными группами елей (участки 6, 7, 9), а также под липами (участки 8, 11) с подлеском из крупных кустов лещины высотой 6–8 м. (на рисунке обозначены «soil»).

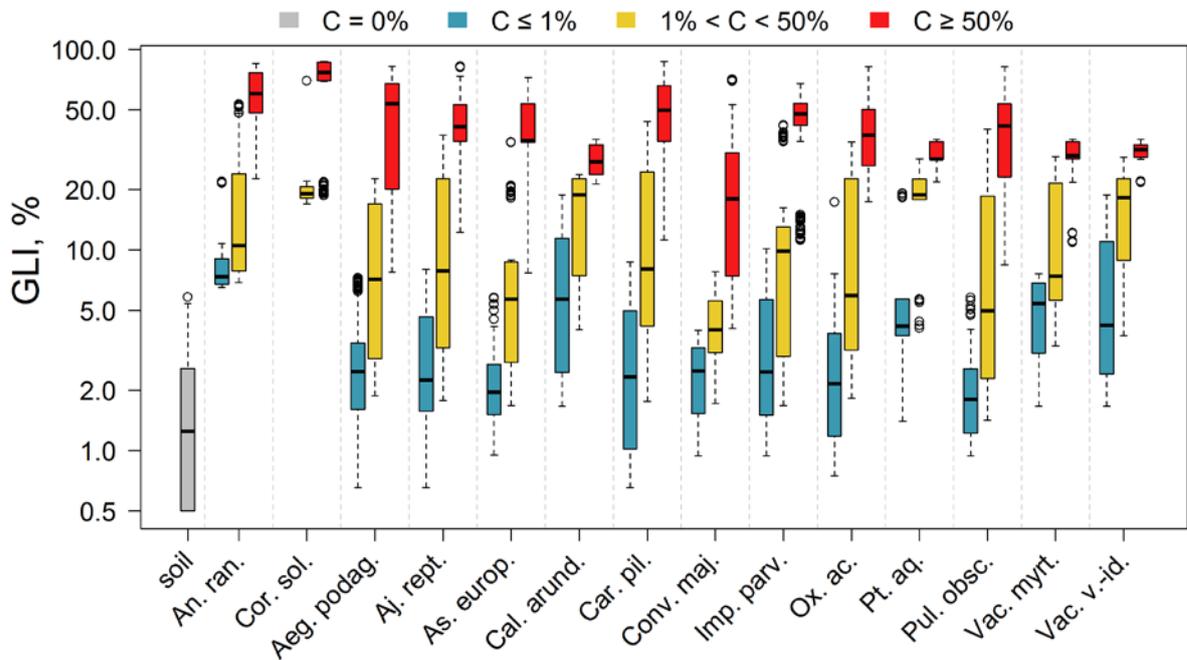


Рис. 1. Условия освещенности под пологом леса. Ось абсцисс – виды растений: *An. ran.* – *Anemone ranunculoides* L., *Cor. sol.* – *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Aeg. podag.* – *Aegopodium podagraria* L. *Aj. rept.* – *Ajuga reptans* L., *As. europ.* – *Asarum europaeum* L., *Cal. arund.* – *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Car. pil.* – *Carex pilosa* Scop., *Conv. maj.* – *Convallaria majalis* L., *Imp. parv.* – *Impatiens parviflora* DC., *Ox. ac.* – *Oxalis acetosella* L., *Pt. aq.* – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Pul. obsc.* – *Pulmonaria obscura* Dumort., *Vac. myrt.* – *Vaccinium myrtillus* L., *Vac. v.-id.* – *Vaccinium vitis-idaea* L.; «soil» – почва без растений; ось ординат – индекс освещенности GLI (приведена в логарифмической шкале). C – проективное покрытие вида.

Fig. 1. Light conditions under the forest canopy. The x-axis represents plant species: *An. ran.* – *Anemone ranunculoides* L., *Cor. sol.* – *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Aeg. podag.* – *Aegopodium podagraria* L., *Aj. rept.* – *Ajuga reptans* L., *As. europ.* – *Asarum europaeum* L., *Cal. arund.* – *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Car. pil.* – *Carex pilosa* Scop., *Conv. maj.* – *Convallaria majalis* L., *Imp. parv.* – *Impatiens parviflora* DC., *Ox. ac.* – *Oxalis acetosella* L., *Pt. aq.* – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Pul. obsc.* – *Pulmonaria obscura* Dumort., *Vac. myrt.* – *Vaccinium myrtillus* L., *Vac. v.-id.* – *Vaccinium vitis-idaea* L.; "soil" – bare ground (no plants). The y-axis represents the light index GLI (shown on a logarithmic scale). C – species projective cover.

К наиболее теневыносливым растениям можно отнести: *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria obscura*, единичные побеги которых встречаются при освещенности 0.75–1% в сосняках с елью и липой (участки 7, 9–10) и липняках с подростом лещины (участки 8, 12). Особенностью *Ajuga reptans*, *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella* является сохранение ими части листьев в зимний период, что позволяет использовать свет ранней весной до распускания листьев и поздней осенью. Дополнительно к перечисленным видам, при освещенности около 2%, единично встречаются побеги *Asarum europaeum* (участок 9), *Calamagrostis arundinacea* (участок 4), *Convallaria majalis* (участки 7, 9, 12), *Impatiens parviflora* (участки 12, 14), *Pteridium aquilinum* (участки 3, 5), *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea* (участки 3-5, 7). Отдельно надо сказать про эфемероиды: *Anemonoides ranunculoides* и *Corydalis solida* (участки 8, 6, 12, 13). Их побеги с соцветиями, как правило, появляются в конце апреля, до распускания листьев деревьев. В 2021 и 2023 гг. наблюдения проводились 15 и 18 апреля соответственно. Окончание плодоношения и пожелтение побегов *Corydalis solida* было отмечено уже 15 мая, к 4 июня ее побеги разложились полностью. Побеги *Anemonoides ranunculoides* к 4 июня пожелтели, и более половины их полегло на землю (участок 12). В мае происходит интенсивный рост и развитие листьев деревьев: *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и кустарников, преимущественно *Corylus*

avellana, а также доминирующий на участках *Aegopodium podagraria*, высота листьев которой (30–40 см) превышает высоту побегов эфемероидов 10–15 см.

Неожиданно выглядит теневыносливость *Pulmonaria obscura*. Рост побегов, цветение и плодоношение у нее происходит в мае, начале июня, в период распускания листьев деревьев, когда полог еще не сформирован. В этом она похожа на эфемероиды, но в отличие от них ее побеги не отмирают и сохраняются зелеными до осени. Данный эффект отмечен ранее Т.К. Горышиной (Goryshina, 1975) причем было показано, что по мере усиливающегося затенения в течение вегетационного периода происходит перестройка фотосинтетического аппарата в направлении повышенной теневыносливости, при этом основной вклад в продукцию биомассы вносит фотосинтез в весенний период.

Для *Impatiens parviflora* низкие значения освещенности также связаны с окончанием вегетации и плодоношением под пологом во второй половине лета.

К более требовательным к свету растениям из рассмотренных видов можно отнести *Calamagrostis arundinacea* и *Pteridium aquilinum*, преимущественно наблюдаемый нами в сосновых лесах (участки 2–5).

В данном исследовании мы не ставили цели определить верхний порог освещенности для перечисленных видов, однако, хотелось бы отметить, что *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Impatiens parviflora*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* хорошо себя чувствуют на лесных полянах, образованных вывалами деревьев, по обочинам дорог и на вырубках при достаточной влажности почвы.

Результаты проведенного статистического анализа (рисунок 2) подтверждают описанные выше различия в условиях освещенности.

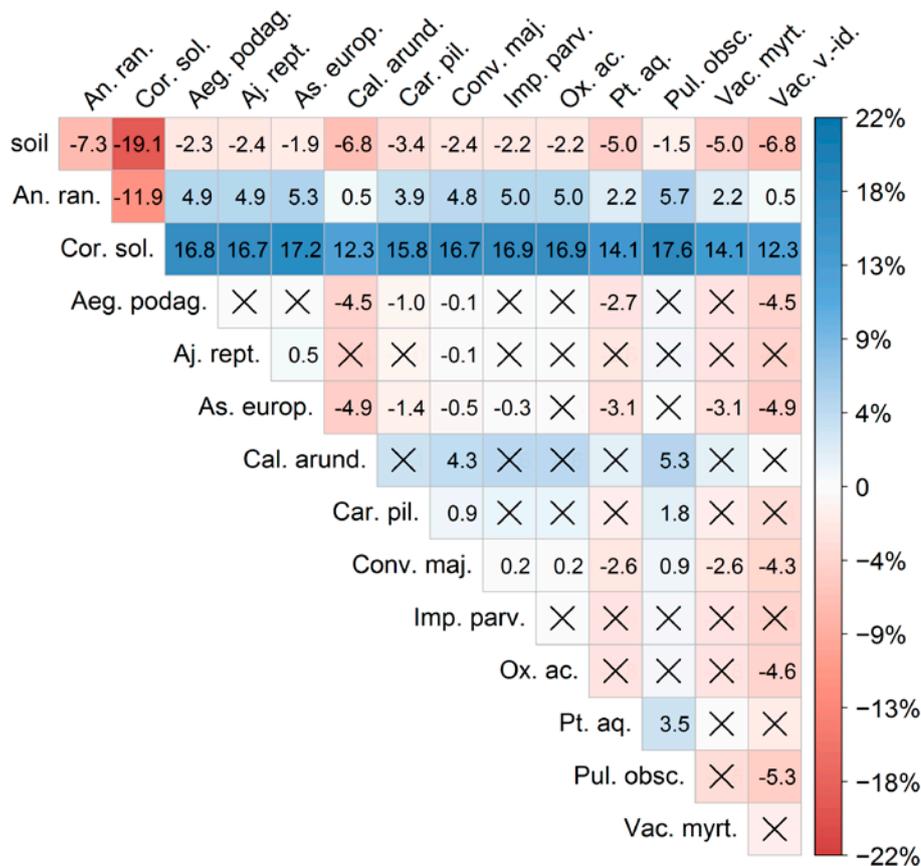


Рис. 2. Сравнение условий освещенности в местообитаниях исследованных видов травяно-кустарничкового яруса (пара строка – столбец). При наличии статистически значимых различий (при уровне значимости 0.01) приведено значение разности 1-х квартилей, если статистически значимых различий не было выявлено – символ «×» (цвета ячеек соответствуют разности 1-х квартилей). Названия видов растений указаны как на рис. 1.

Fig. 2. Comparison of light conditions in the habitats of the studied herb and dwarf shrub layer species (row vs. column). Where statistically significant differences were found (at a significance level of 0.01), the difference between the first quartiles is shown; if no statistically significant differences were detected, the symbol "x" is displayed (cell colors correspond to the difference in first quartiles). Plant species names are as in Fig. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ светового потока, перехватываемого древесными кронами, применяется в многочисленных экологических исследованиях, особенно касающихся динамики подпологовой растительности (например, Coates et al., 2003; Duchesneau et al., 2001; Finzi & Canham, 2000; Pacala et al., 1996). В настоящее время полусферическая фотография считается наиболее распространенным наземным методом для описания характеристик полога и светового режима леса (Chianucci & Cutini, 2013; Promis et al., 2011). Его преимущество перед мгновенными измерениями освещенности заключается в том, что результаты не зависят от времени суток или облачности. Результаты прямых измерений освещенности, например, с помощью квантовых датчиков и, особенно, люкметров, могут сильно варьировать в зависимости от условий в момент наблюдений (Anderson, 1966), требуют более длительного и дорогостоящего сбора данных, а их привязка к характеристикам древостоя представляет сложность (Čater et al., 2013).

Травянистые растения под пологом леса преимущественно относятся к длиннокорневищной и наземноползучей жизненной форме (Serebryakov, 1962). Е.Л. Любарским (Lyubarskiy, 1964) в экспериментах с радиоактивными метками, выполненных на примере ландыша, было показано, что метаболиты из листьев поступают в молодые растущие корневища, почки и листья. Способность надземных побегов длиннокорневищных растений выживать при низкой освещенности может быть объяснена их способностью перекачивать метаболиты из стеблей с более благоприятным световым довольствием к растущему участку стебля в менее благоприятных условиях. Таким образом, длиннокорневищные растения имеют преимущество перед стержнекорневыми, к которым на ранних этапах развития относится большинство деревьев.

В исследованиях, проведенных с участием сотрудников нашей лаборатории в 90-х годах XX века, было выполнено сравнение результатов оценок условий освещенности на площадках, полученных методами фитоиндикации по шкалам освещенности Цыганова (Tsyganov, 1983) с результатами измерений освещенности люкметром (Zaugolnova et al., 1998). Было показано, что оценки, полученные этими двумя методами, в целом дают близкие результаты при сравнении условий освещенности в разных растительных сообществах. При этом, в одном растительном сообществе различия в освещенности в диапазоне 3–20% шкалы не показывают, что связано с тем, что в наиболее затененных местах и окнах видовой состав растений схож. Авторы связывают это с недоступностью лесных территорий для заноса зачатков светлюбивых видов. Также это можно объяснить доминированием в лесных сообществах длиннокорневищных и наземноползучих растений, которые способны быстро занимать освобождающиеся участки. При этом более освещенные части растения могут снабжать необходимыми соединениями связанные с ними побеги, попавшие в неблагоприятные по свету условия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследование освещенности под пологом лесов юга Московской области, проведенное с использованием метода полусферической фотосъемки полога, показало, что освещенность менее 0.75% от полной недостаточна для выживания надземных побегов исследованных растений. В интервале 0.75–1% могут выживать единичные побеги *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria obscura*. Наиболее чувствительными к освещенности под пологом леса из изученных видов были эфемероиды: *Anemonoides ranunculoides*, *Corydalis solida*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проводятся в рамках темы Государственного задания Федерального исследовательского центра «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» (№ 122040.500037-6) и Государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и мониторинг природных экосистем Волжского бассейна (FMRW-2025-0047)», № 1024032600230-5-1.6.19.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Akulova et al.] Акулова Е.А., Хазанов В.С., Цельникер Ю.Л., Шишов Д.М. 1964. Пропускание света пологом леса в зависимости от падающей радиации и сомкнутости крон. — *Физиол. Раст.* 11(5): 818–823.
- [Alekseyev] Алексеев В.А. 1975. Световой режим леса. Л. 227 с.
- Anderson M.C. 1964. Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. — *J. of Ecology*. 52(1): 27–41. <https://doi.org/10.2307/2257780>
- Anderson M.C. 1966. Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. — *J. of Applied Ecol.*, 3(1): 41–54. <https://doi.org/10.2307/2401665>
- Cater M., Schmid I., Kazda M. 2013. Instantaneous and potential radiation effect on underplanted European beech below Norway spruce canopy. — *European J. of Forest Research*, 132: 23–32. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0651-4>
- Cescatti A. 2007. Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: Methodology and comparison with standard thresholding techniques — *Agricultural and Forest Meteorology*. 143(1–2): 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.04.009>
- Chen J.M., Rich P.M., Gower, S.T., Norman J.M., Plummer S. 1997. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements — *J. of Geophysical Research: Atmospheres*. 102(D24): 29429–29443. <https://doi.org/10.1029/97JD01107>
- Chianucci F., Cutini A. 2013. Estimation of canopy properties in deciduous forests with digital hemispherical and cover photography. — *Agricultural and Forest Meteorology*, 168: 130–139. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.00>
- Chulliat A., Macmillan S., Alken P., Beggan C., Nair M., Hamilton B., Woods A., Ridley V., Maus S., Thomson A., 2015, The World Magnetic Model for 2015–2020: Technical Report, National Geophysical Data Center.
- Coates K.D., Canham C.D., Beaudet M., Sachs D.L., Messier C. 2003. Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. — *Forest Ecol. and Management*, 186(1–3): 297–310. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00301-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00301-3)
- Duchesneau R., Lesage I., Messier C., Morin H. 2001. Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings — *Forest Ecol. and Management*, 140(2–3): 215–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00281-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00281-4)
- Ernst M.D. 2004. Permutation Methods: A Basis for Exact Inference. — *Stat. Sci.*, 19(4): 676–685. <https://doi.org/10.1214/088342304000000396>
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview — *Russ. J. of Ecosyst. Ecol.* 1(2): 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
- Finzi A.C., Canham C.D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest — *Forest Ecology and Management*, 131(1–3): 153–165. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00206-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00206-6)
- Frolov P.V., Shanin V.N., Zubkova E.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya. 2020a. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model — *Ecol. Modell.* 431: 109184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>
- Frolov P.V., Zubkova E.V., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Mäkipää R., Salemaa M. 2020b. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments — *Ecol. Modell.* 431: 109183. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>

[Frolov et al.] Фролов П.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н., Быховец С.С. 2019. Методика вычисления индекса пропускания солнечной радиации пологом по полусферической фотографии. — В кн.: Материалы Шестой Национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» ЭкоМатМод-2019. Пушино. С. 226–227.

[Goryshina] Горышина Т.К. 1975. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л. 127 с.

Hemispherical photography in forest science: Theory, methods, applications. 2017. Dordrecht. 316 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1098-3>

Jarčuška B., Kucbel S., Jaloviar P. 2010. Comparison of output results from two programmes for hemispherical image analysis: Gap Light Analyser and WinScanopy — *J. of Forest Science*. 56(4): 147–153. <https://doi.org/10.17221/76/2009-JFS>

Leblanc S.G., Chen J.M., Fernandes R., Deering D.W., Conley A. 2005. Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests. — *Agricultural and Forest Meteorology*. 129(3–4): 187–207. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.09.006>

[Lidov] Лидов В.П. 1950. Песчаные образования на левобережье Оки. — В кн.: Вопросы географии. Вып. 21. М. С. 69–74.

[Lyubarskiy] Любарский Е.Л. 1964. К изучению экологии и взаимоотношений некоторых дикорастущих растений сосняков. — В кн.: Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань. С. 299–312.

Macfarlane C. 2011. Classification method of mixed pixels does not affect canopy metrics from digital images of forest overstorey — *Agricultural and Forest Meteorology*. 151(7): 833–840. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.01.019>

Macfarlane C., Hoffman M., Eamus, D., Kerp N., Higginson S., McMurtrie R., Adams M. 2007. Estimation of leaf area index in eucalypt forest using digital photography — *Agricultural and Forest Meteorology*. 143(3–4): 176–188. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.10.013>

[Malkina] Малкина И.С. 1964. Фотосинтез растений под пологом дубового леса — В кн.: Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. — М. Наука: 130–138.

[Nikolaev, Ableyeva] Николаев Н.С., Аблеева В.А. 2015. Характеристика климатических показателей территории Приокско-Террасного заповедника за период наблюдений 1973–2014 гг. — В кн.: Труды Приокско-Террасного заповедника. 6. Тула. С. 11–23.

[Nilson, Ross] Нильсон Т., Росс В. 1971. Определение плотности полога при помощи фотографирования. — В кн.: Биологическая продуктивность ельников. Тарту. 129–132.

Racala S.W., Canham C.D., Saponara J., Silander J.A. Jr, Kobe R.K., Ribbens E. 1996. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. *Ecol. Monographs*, 66(1): 1–43. <https://doi.org/10.2307/2963479>

[Prioksko-Terrasnyu...] Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник: Физико-географические условия. 2025. <https://pt-zapovednik.ru/fiziko-geograficheskie-usloviya/> (Дата обращения 10.07.2025).

Promis A., Gärtner S., Butler-Manning D., Durán-Rangel C., Reif A., Cruz G., Hernández L. 2011. Comparison of four different programs for the analysis of hemispherical photographs using parameters of canopy structure and solar radiation transmittance — *Waldökologie Online*, 11: 19–33.

Ridler W., Calvard S. 1978. Picture thresholding using an iterative selection method. *IEEE Trans. Syst. Man Cyber.* 8(8): 260–263. <https://doi.org/10.1109/TSMC.1978.4310039>

Ross J. 1981. The radiation regime and architecture of plant stands. The Hague. 391 p.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. — М. 400 с.

Šúri M., Huld T.A., Dunlop E.D. 2005. PV-GIS: a web-based solar radiation database for the calculation of PV potential in Europe — *International Journal of Sustainable Energy*. 24 (2): 55–67. <https://doi.org/10.1080/14786450512331329556>

[Tselniker] Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. - 215 с.

[Tsenofond...] Ценофонд лесов Европейской России. 2006. <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm> (Дата обращения 10.07.2025).

[Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. — М. 196 с.

[Vygodskaya] Выгодская Н.Н. 1981. Радиационный режим и структура горных лесов. Л. 261 с.

Wang Y., Woodcock C.E., Buermann W., Stenberg P., Voipio P., Smolander H., Häme T., Tian Y., Hu J., Knyazikhin Y., Myneni R.B. 2004. Evaluation of the MODIS LAI algorithm at a coniferous forest site in Finland — Remote sensing of Environment. 91(1): 114–127. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.02.007>

World Flora Online. 2012. <https://www.worldfloraonline.org/> (Дата обращения 10.07.2025).

[Yevstigneyev] Евстигнеев О.И. 1996. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса — Лесоведение. 6: 26–35.

[Yevstigneyev et al.] Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., Браславская Т.Ю., Романовский А.М., Рубашко Г.Е., Сарычева Е.П., Федотов Ю.П. 1999. Биогеоэкологический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Препринт. Брянск. 176 с.

[Zaugolnova, Morozova] Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. 2006. Типология и классификация лесов европейской России: методические подходы и возможности их реализации. — Лесоведение. (1): 34–48.

[Zaugolnova et al.] Заугольнова Л.Б., Быховец С.С., Баринов О.Г., Барина М.А. 1998. Верификация балловых оценок местообитания по некоторым параметрам среды. — Лесоведение. (5): 48–58.

Zhang Y., Chen J.M., Miller J.R. 2005. Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation — Agricultural and Forest Meteorology. 133(1–4): 166–181. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.09.009>

[Zubkova et al.] Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Надпорожская М.А., Фролова Г.Г. 2022. Мозаичность ценопопуляций черники и брусники, и динамика органического вещества почвы в сосняках южного Подмосковья — Лесоведение. 1: 34–46. <https://doi.org/10.31857/S0024114821060127>

[Zukert] Зукерт Н.В. 1974. Изучение ажурности полога леса и радиационного режима под пологом с помощью полусферических фотографий. — Научн. труды Моск. лесотехн. Ин-та. 51: 15–26.

LIMITING THE GROWTH OF HERBS AND DWARF SHRUBS BY LOW ILLUMINATION UNDER THE CANOPY OF FORESTS IN THE SOUTH OF THE MOSCOW REGION

© 2025 E.V. Zubkova^{1*}, M.N. Stamenov^{2***}, P.V. Frolov^{1****}, S.S. Bykhovets^{1*****}

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science,
Pushchino Scientific Center for Biological Research of RAS
Institutskaya st., 2, Pushchino, Moscow region, 142290, Russia*

²*Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS
10, Komzin Str., Togliatti, Samara region, 445003, Russia*

*e-mail: zubkova@pbcras.ru,

** e-mail: mshv-eiksb@inbox.ru,

*** e-mail: frolov@pbcras.ru,

****e-mail: bykhovets@pbcras.ru

Abstract. The study of light conditions under the forest canopy was conducted using the hemispherical photography method. It was shown that light under canopy below 0.75% of above canopy solar radiation is insufficient for the survival of green plant shoots. Within the range of 0.75–1%, isolated shoots of: *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella* and *Pulmonaria obscura*. Among the studied species, the most light-sensitive were the ephemeroids *Anemonoides ranunculoides* and *Corydalis solida*.

Key words: herbaceous, dwarf shrubs, dominants, habitat factors, light, PAR.

Submitted: 16.07.2025. **Accepted for publication:** 30.08.2025.

For citation: Zubkova E.V., Stamenov M.N., Frolov P.V., Bykhovets S.S. 2025. Limiting the growth of herbs and dwarf shrubs by low illumination under the canopy of forests in the south of the Moscow region. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 19(3): 116–129. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-3-116-129

ACKNOWLEDGEMENTS

The research is conducted within the framework of the State assignment of the Federal Research Center "Pushchinsky Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences" (No. 122040.500037-6) and within the framework of the State assignment the Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS "Comprehensive assessment of the state of biological resources and monitoring of natural ecosystems of the Volga Basin (FMRW-2025-0047)" (project no. 1024032600230-5-1.6.19).

REFERENCES

- Akulova Ye.A., Khazanov V.S., Tselniker Yu.L., Shishov D.M. 1964. Propuskanie sveta pologom lesa v zavisimosti ot padayushchey radiatsii i somknutosti kron [Light transmission through a forest canopy, depending on incident radiation and crown density]. — *Fiziol. Rast.* 11(5): 818–823 (In Russ.).
- Alekseyev V.A. 1975. Svetovoy rezhim lesa [Light regime of the forest]. Leningrad. 227 p. (In Russ.).
- Anderson M.C. 1964. Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. — *J. of Ecology*. 52(1): 27–41. <https://doi.org/10.2307/2257780>
- Anderson M. C. 1966. Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. — *J. of Applied Ecol.*, 3(1): 41–54. <https://doi.org/10.2307/2401665>
- Cater M., Schmid I., Kazda M. 2013. Instantaneous and potential radiation effect on underplanted European beech below Norway spruce canopy. — *European J. of Forest Research*, 132: 23–32. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0651-4>
- Cescatti A. 2007. Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: Methodology and comparison with standard thresholding techniques — *Agricultural and Forest Meteorology*. 143(1–2): 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.04.009>
- Chen J.M., Rich P.M., Gower, S.T., Norman J.M., Plummer S. 1997. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements — *J. of Geophysical Research: Atmospheres*. 102(D24): 29429–29443. <https://doi.org/10.1029/97JD01107>
- Chianucci F., Cutini A. 2013. Estimation of canopy properties in deciduous forests with digital hemispherical and cover photography — *Agricultural and Forest Meteorology*, 168: 130–139. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.00>
- Chulliat A., Macmillan S., Alken P., Beggan C., Nair M., Hamilton B., Woods A., Ridley V., Maus S., Thomson A., 2015, The World Magnetic Model for 2015–2020: Technical Report, National Geophysical Data Center.
- Coates K.D., Canham C.D., Beaudet, M., Sachs D.L., Messier C. 2003. Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. — *Forest Ecol. and Management*, 186(1–3): 297–310. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00301-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00301-3)
- Duchesneau R., Lesage I., Messier C., Morin H. 2001. Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings — *Forest Ecol. and Management*, 140(2–3): 215–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00281-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00281-4)
- Ernst M.D. 2004. Permutation Methods: A Basis for Exact Inference. *Stat. Sci.* 19(4): 676–685. <https://doi.org/10.1214/088342304000000396>.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview — *Rus. J. of Ecosyst. Ecol.* 1 (2): 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>

Finzi A.C., Canham C.D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest — *Forest Ecology and Management*, 131(1–3): 153–165. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00206-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00206-6)

Frolov P.V., Shanin V.N., Zubkova E.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya. 2020a. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model — *Ecol. Modell.* 431: 109184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>

Frolov P.V., Zubkova E.V., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Mäkipää R., Salemaa M. 2020b. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments — *Ecol. Modell.* 431: 109183. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>

Frolov P.V., Frolova G.G., Shanin V.N., Bykhovets S.S. 2019. Metodika vychisleniya indeksa propuskaniya solnechnoy radiatsii pologom po polusfericheskoy fotografii [A method for calculating the index of solar radiation transmission by a canopy based on hemispherical photography]. — In: *Materialy Shestoy Natsionalnoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Matematicheskoe modelirovanie v ekologii» EkoMatMod-2019*. Pushchino. P. 226–227 (In Russ.).

Goryshina T.K. 1975. *Ekologiya travyanistykh rasteniy lesostepnoy dubravy* [Ecology of herbaceous plants in the forest-steppe oak forest]. Leningrad. 127 p. (In Russ.).

Hemispherical photography in forest science: Theory, methods, applications. 2017. Dordrecht. 316 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1098-3>

Jarčuška B., Kucbel S., Jaloviar P. 2010. Comparison of output results from two programmes for hemispherical image analysis: Gap Light Analyser and WinScanopy — *J. of Forest Science.* 56(4): 147–153. <https://doi.org/10.17221/76/2009-JFS>

Leblanc S.G., Chen J.M., Fernandes R., Deering D. W., Conley A. 2005. Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests — *Agricultural and Forest Meteorology.* 129(3–4): 187–207. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.09.006>

Lidov V.P. 1950. Peschanie obrazovaniya na levoberezhe Oki. [Sandy formations on the left bank of the Oka River] — In: *Voprosi geografii*. Iss. 21. Moscow. P. 69–74. (In Russ.).

Lyubarskiy Ye.L. 1964. K izucheniyu ekologii i vzaimootnosheniy nekotorykh dikorastushchikh rasteniy sosnyakov [The study the ecology and relationships of some wild plants of pine forests]. — In: *Vzaimootnosheniya rasteniy v rastitel'nom soobshchestve*. Kazan'. P. 299–312. (In Russ.).

Macfarlane C. 2011. Classification method of mixed pixels does not affect canopy metrics from digital images of forest overstorey — *Agricultural and Forest Meteorology.* 151(7): 833–840. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.01.019>

Macfarlane C., Hoffman M., Eamus, D., Kerp N., Higginson S., McMurtrie R., Adams M. 2007. Estimation of leaf area index in eucalypt forest using digital photography — *Agricultural and Forest Meteorology.* 143(3–4): 176–188. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.10.013>

Malkina I.S. 1964. Fotosintez rasteniy pod pologom dubovogo lesa [Photosynthesis of plants under the canopy of an oak forest]. — In: *Statsionarnye biogeotsenoticheskie issledovaniya v yuzhnoy podzone taygi*. Moscow. 130–138. (In Russ.).

Nikolaev N.S., Ableyeva V.A. 2015. Kharakteristika klimaticheskikh pokazatelei territorii Prioksko-Terrasnogo zapovednika za period nablyudenii 1973–2014 gg. [Characteristics of climatic indicators of the territory of the Prioksko-Terrasny Reserve for the observation period 1973–2014] — In: *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika*. Iss. 6. Tula. P. 11–23. (In Russ.).

Nilson T., Ross V. 1971. Opredelenie plotnosti pologa pri pomoshchi fotografirovaniya [Determining canopy density by photographing]. — In: *Biologicheskaya produktivnost' yel'nikov*. Tartu. P. 129–132.

Pacala S.W., Canham C.D., Saponara J., Silander J.A. Jr, Kobe R.K., Ribbens, E. 1996. Forest models defined by field measurements: Estimation, error analysis and dynamics. *Ecol. Monographs*, 66(1): 1–43. <https://doi.org/10.2307/2963479>

Prioksko-Terrasnyy gosudarstvennyy prirodnyy biosfernyy zapovednik: Fiziko-geograficheskie usloviya. 2025. [Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve. Physical and geographical conditions] <https://pt-zapovednik.ru/fiziko-geograficheskie-usloviya/> (Accessed 10.07.2025). (In Russ.).

Promis A., Gärtner S., Butler-Manning D., Durán-Rangel C., Reif A., Cruz G., Hernández L. 2011. Comparison of four different programs for the analysis of hemispherical photographs using parameters of canopy structure and solar radiation transmittance — *Waldokologie Online*, 11: 19–33.

- Ridler W., Calvard S. 1978. Picture thresholding using an iterative selection method. *IEEE Trans. Syst. Man Cyber.* 8(8): 260–263. <https://doi.org/10.1109/TSMC.1978.4310039>
- Ross J. 1981. *The radiation regime and architecture of plant stands.* The Hague. 391 p.
- Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formi pokritosemennikh i khvoynikh [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers.]* Moscow. 400 p. (In Russ.).
- Šúri M., Huld T.A., Dunlop E.D. 2005. PV-GIS: a web-based solar radiation database for the calculation of PV potential in Europe — *International Journal of Sustainable Energy.* 24(2): 55–67. <https://doi.org/10.1080/14786450512331329556>
- Tselniker Yu.L. 1978. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rasteniy [Physiological Foundations of Shade Tolerance in Woody Plant].* Moscow. 215 p. (In Russ.)
- Tsenofond lesov Yevropeiskoi Rossii [Cenofund of forests of European Russia]. 2006. <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm> (Accessed: 10.07.2025). (In Russ.).
- Tsiganov D.N. 1983. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous and broadleaf forests].* Moscow. 196 p. (In Russ.).
- Vygodskaya N.N. 1981. *Solar radiation regime and structure of mountain forests.* Leningrad. 261 p. (In Russ.).
- Wang Y., Woodcock C.E., Buermann W., Stenberg P., Voipio P., Smolander H., Häme T., Tian Y., Hu J., Knyazikhin Y., Myneni R.B. 2004. Evaluation of the MODIS LAI algorithm at a coniferous forest site in Finland — *Remote sensing of Environment.* 91(1): 114–127. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.02.007>
- World Flora Online. 2012. <https://www.worldfloraonline.org/> (Accessed: 10.07.2025).
- Yevstigneyev O.I. 1996. *Otnoshenie listvennykh derev'ev k svetu i vodoobespechennosti v svyazi so strukturoy lesa [Relation of deciduous trees to light and water supply depending on forest structure] — Lesovedeniye.* 6: 26–35. (In Russ.).
- Yevstigneyev O.I., Korotkov V.N., Belyakov K.V., Braslavskaya T.Yu., Romanovskiy A.M., Rubashko G.Ye., Sarycheva Ye.P., Fedotov Yu.P. 1999. *Biogeotsenoticheskiy pokrov Nerusso-Desnyanskogo polesya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya. Preprint [Biogeocenotic cover of the Nerusso-Desnyansky polesie: mechanisms for maintaining biological diversity. The preprint].* Bryansk. 176 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B., Morozova O.V. 2006. *Tipologiya i klassifikatsiya lesov yevropeiskoy Rossii: metodicheskie podkhody i vozmozhnosti ikh realizatsii [Typology and classification of European Russian forests: methodological approaches and potentialities of their realization] — Lesovedeniye.* (1): 34–48. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B., Bykhovets S.S., Barinov O.G., Barinova M.A. 1998. *Verifikatsiya ballovykh otsenok mestoobitaniya po nekotorym parametram srede [Verification of scores of habitat by some environmental parameters]. — Lesovedeniye.* (5): 48–58. (In Russ.).
- Zhang Y., Chen J.M., Miller J.R. 2005. Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation — *Agricultural and Forest Meteorology.* 133(1–4): 166–181. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.09.009>
- Zubkova Ye.V., Frolov P.V., Bykhovets S.S., Nadporozhskaya M.A., Frolova G.G. 2022. *Mozaichnost' tsenopopulyatsii cherniki i brusniki, i dinamika organicheskogo veshchestva pochvy v sosnyakakh yuzhnogo Podmoskov'ya [Mosaic Structure of Blueberry and Lingonberry Cenopopulations and the Dynamics of Soil Organic Matter in the Southern Moscow Region Pine Forests] — Lesovedeniye (Russian Journal of Forest Science).* 1: 34–46. <https://doi.org/10.31857/S0024114821060127> (In Russ.).
- Zukert N.V. 1974. *Izuchenie azhurnosti pologa lesa i radiatsionnogo rezhima pod pologom s pomoshch'yu polusfericheskikh fotografiiy [Study of forest canopy openness and radiation regime under the canopy using hemispherical photographs]. — Nauchnye Trudy Moskovskogo lesotekhnicheskogo instituta.* 51: 15–26.