

## ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ФИТОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЛЕСУ (ОБЗОР МЕТОДОВ)

© 2022 г. Л. С. Ермолова\*

<sup>1</sup>Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Россия

\*e-mail: ls\_ermolova@list.ru

Поступила в редакцию 02.11.2021 г.

После доработки 23.02.2022 г.

Принята к публикации 03.03.2022 г.

Представлен обзор методов определения фитомассы и продукции травяного покрова в лесу, как наиболее информативных показателей биоиндикации условий среды, использования ресурсов местообитания и роли в функционировании сообщества. Дается представление о сущности и применении этих методов при решении различных экологических и ресурсоэкономических проблем. Показан процесс усовершенствования классических методов с применением современных приборов и технологий. Обсуждается необходимость и намечены возможные пути совершенствования методов оценки фитомассы и продукции травяного покрова в связи с развитием новых направлений биологической науки: сохранение биоразнообразия, биоиндикация особенностей местообитания, оценка и мониторинг ресурсного потенциала лесов на разном пространственном уровне. Особое внимание уделяется развитию метода модельных растений, позволяющего после создания соответствующей нормативной базы оперативную интактную оценку фитомассы травяного покрова в лесу.

*Ключевые слова:* биологическая продуктивность, методы оценки фитомассы, травяной покров, лесные фитоценозы, метод модельных растений

DOI: 10.31857/S0033994622020054

Методы определения фитомассы травяного покрова начали разрабатываться еще с середины XVII в., когда из-за хозяйственных нужд возникла необходимость учета фитомассы главным образом луговой и степной растительности [1]. В зависимости от поставленных целей определялась не только общая фитомасса сообщества, но зачастую и его составляющих — отдельных видовых популяций, хозяйственных групп, жизненных форм при естественной влажности или в сухом состоянии. В области теории эти исследования проводились в рамках общей оценки методов определения значимости вида в сообществе, в частности его обилия в широком смысле [по: 2], включающего в себя и массу особей и популяций.

В истории развития методов определения фитомассы напочвенного покрова в научных исследованиях и в хозяйственных целях можно выделить несколько этапов, которые частично перекрываются. Последний из них связан с Международной биологической программой (МБП), когда в конце 60-х—начале 70-х годов XX в. и в последующие годы во многих странах одновременно по единой методике проводилось определение биологической продуктивности растительных сообществ. Основой при оценке биологической продуктивности травяного покрова в лесных фитоценозах

стал метод укосов, рекомендованный во всех методических пособиях, опубликованных во время выполнения МБП и в последующие годы [3–7]. С использованием этого метода были осуществлены крупномасштабные исследования биологической продуктивности и биопродукционных процессов всех типов экосистем, в том числе и лесных [8, 3, 9–11].

Лесные фитоценозы характеризуются ярко выраженным доминированием древесной растительности, и при изучении в них продукционного процесса роль напочвенного покрова часто недооценивается или игнорируется. Действительно, в большинстве случаев доля фитомассы травяной растительности невелика (не более 4%) в сравнении с массой древостоя и насаждения в целом [12, 13]. Однако в некоторых типах леса масса его может составлять 6.7–10.4% общей фитомассы [14]. Увеличение массы травяного покрова до 20% от массы древостоя возможно также в молодняках [15]. Годичная продукция видов подлеска и травяно-кустарничкового яруса при сопоставлении в лесу слоев одинаковой вертикальной протяженности сравнима с древесным ярусом [16]. Фитомасса травяно-кустарничкового яруса является важным компонентом цикла обмена вещества и энергии в лесных биогеоценозах, одной из важ-

ных статей баланса элементов питания лесных фитоценозов [17–24]. Травянистые растения по сравнению с древесными имеют более высокое содержание минеральных веществ и азота [25–27], и по скорости их возврата в почву травяной ярус может в 2–3 раза превосходить древесной [28, 29]. Не менее значительна роль живого напочвенного покрова в формировании опада насаждения [30, 31] и лесной подстилки [32]. Ветошь трав достаточно легко разлагается и при поглощении корнями растений нижних ярусов создает “малый круговорот” питательных элементов [12]. Травяной покров вносит значительный вклад в общее листовое покрытие и газообмен насаждения. Так, после прореживания и последующей регенерации эвкалиптового леса площадь листьев подпологовой растительности может превышать площадь верхнего яруса, и учет этого фактора повышает точность оценки названных показателей при дистанционном зондировании [33]. Эти и многие другие функциональные аспекты роли напочвенного покрова в лесу, частью рассмотренные ранее [27, 34], свидетельствуют о важности включения в описание лесных фитоценозов разносторонней характеристики напочвенного покрова в лесных экосистемах, и прежде всего его биомассы. Его фитомасса и продуктивность рекомендуются как наиболее информативные показатели использования ресурсов сообщества и их распределения по организмам [20, 35–38].

В последние десятилетия перед биологической наукой и лесохозяйственной практикой поставлен комплекс новых задач, главные из которых: сохранение биоразнообразия растительности, биоиндикация особенностей местообитания, мониторинг и оценка ресурсного потенциала лесов и прочих угодий разного пространственного уровня [24, 26, 39–44], оценка запасов горючего материала в лесах и сохранение лесов от вредителей и пожаров [21, 42], влияние рекреации и других антропогенных воздействий на растительный покров [45–47].

Однако до сих пор отсутствуют достаточно полные обзоры методов оценки фитомассы живого напочвенного покрова, с помощью которых можно было бы сделать обоснованный выбор оптимального варианта ее определения в лесу, исходя из целей исследования, за исключением нескольких публикаций, в которых этот вопрос обсуждается более или менее подробно [3, 6].

Цель этой статьи – дать краткую характеристику существующих методов изучения биологической продуктивности наземной части травяного покрова в лесу и предложить их возможную классификацию, дать представление о применении и трансформации этих методов, в том числе в историческом аспекте, наметить пути усовер-

шенствования способов учета травянистой растительности.

Обобщение обширного материала с включением работ, выполненных исследователями разных научных школ и проведенных в разных экосистемах, затруднено из-за разночтения в терминологии и различий объема биологических понятий. F.S. Giliam [27] выяснил, что для одного и того же объекта термин “травянистый (травяной) слой” (herbaceous/herb layer) употребляется в 34.0% рассмотренных им работ, “напочвенная растительность (ground vegetation)” – в 31.1%, “напочвенный ярус (ground layer)” – в 14.9%. Другие термины (ground flora, herbaceous understory, herbaceous/herb stratum) вместе составляют 10%. В отечественных работах по лесоведению и лесоводству термин “живой напочвенный покров” относят к совокупности трав, кустарничков, мхов и лишайников. В руководстве по комплексному мониторингу “напочвенный ярус” (ground layer) соответствует мохово-лишайниковому ярусу [48]. Согласно F.S. Giliam, к травяному ярусу (ground vegetation) чаще всего причисляется слой в лесу, состоящий из всех видов сосудистых растений, высотой до 1 (1.5) метра, включающий в себя “резидентные” виды, не способные, ввиду биологических свойств, расти выше этого слоя растительности [27]. В русскоязычной геоботанической литературе этот слой определяют как травяно-кустарничковый ярус.

В данной статье мы рассматриваем методы определения фитомассы в основном наземной части травяного покрова, включающего в себя однолетние и многолетние травянистые растения. Но применение этих методов неизбежно и на первых этапах оценки фитомассы и продуктивности кустарничков и других жизненных форм.

Для оценки массы травяного покрова применяются прямые и косвенные методы.

#### ПРЯМЫЕ МЕТОДЫ (методы квадратов).

1. *Прямая глазомерная оценка.* Впервые метод квадратов при изучении степной растительности Аскания-Нова применил Ф. Тецман, работа которого вышла в 1839 г. [49]. Он “определял участие видов в травостое на основе весовых данных” [50: 20]. Лишь через много десятилетий этот метод стал распространяться в других странах [51].

Метод заключается в глазомерном определении массы видов растений с разной степенью покрытия на определенной площади. Достоверность глазомерного определения подтверждалась последующим взвешиванием срезанных растений. Л.Г. Раменским для доминантных видов предложена единица измерения – “проективный вес вида”, т.е. масса растений вида, проективное покрытие которых составляет 1% от площади учета. На основе метода определения “проективного веса” и повидовой разборки 200–300 укосов П.Д. Яро-

шенко получено много эмпирических формул для определения надземной массы в травянистых сообществах разных по типу и степени объедания скотом [52].

J.F. Pechanec и G.D. Pickford при исследованиях на пастбищах рекомендовали, чтобы оценщик мысленно визуализировал 10, 50 или 100 г вещества растений каждого вида в квадрате определенного размера и соединил их вместе, чтобы определить общую массу растений. Визуальные оценки на квадратах затем проверялись срезанными и взвешенными по видам растениями (укосами). Такие тренировочные определения рекомендовалось продолжать до тех пор, пока показатели глазомерных оценок не станут как можно ближе подходить к весовым оценкам [37, 51].

Для решения практических проектных задач лесного или сельского хозяйства, когда обследования проводятся большими коллективами на обширных территориях, заметную негативную роль играет субъективизм исполнителей. Это обстоятельство необходимо учитывать и предварительно проводить продолжительную тренировку оценщиков [53–57].

**2. Метод укусов.** Метод укусов не связан со степенью покрытия травостоя и заключается в срезании и взвешивании растений на площадках известного размера и числа с пересчетом показателей их фитомассы на исследуемую площадь. С применением методов статистики исследовалось влияние на точность учета фитомассы числа, размера и формы площадок [58–62], способа их распределения по исследуемой площади: случайное (рандомизированное), систематическое (регулярное) в пределах всей пробной площади или в границах предварительно выделенных парцелл.

Большое влияние на оценку фитомассы методом укусов оказывает фенологический период наблюдения. Ввиду индивидуальных биологических особенностей виды в сообществе развивают наибольшую массу в разные периоды вегетационного сезона: во время конца цветения–начала плодоношения [8, 63–66]. Это время *максимальной продуктивности вида*. Учет биомассы в период наибольшего развития всего фитоценоза (*максимальная продуктивность сообщества*) не может быть показателем его *полной производительности (продуктивности)*, т.к. часть видов уже отмирает, а другая еще не достигла полного развития. По методике, разработанной В.Б. Сочавой с сотрудниками, несколько раз за сезон методом укусов определяют массу каждого вида, а затем расчетным путем по сумме наибольших за сезон средних показателей фитомассы особей, умноженных на их число, получают *полную продуктивность сообщества*. Число побегов вида каждый раз определяли подсчетом на “модельной площадке” (8). При развитии модели в каждый срок наблюдения

среднее число побегов отдельных видов на единицу площади определяли с помощью статистически вычисленной модели [67, 68]. При этом среднюю массу особи каждого вида находили взвешиванием 15–20 случайно выбранных побегов, из которых рассчитывали среднее значение.

Метод укусов характеризуется высокой точностью и используется в качестве эталонного при разработке других методов определения массы травяного покрова. Этот метод является основным при определении массы травяного покрова в лесах и с его использованием накоплен значительный объем данных о фитомассе напочвенного покрова в лесных сообществах. Однако этот метод очень трудоемок и пригоден лишь для оценки фитомассы конкретных участков достаточно ограниченного размера [69]. К тому же он деструктивен, требует удаления на учетных площадках надземной (иногда и подземной) части покрова, мало пригоден при работе в заповедниках и ООПТ, невозможен при мониторинге, когда исследования ведутся периодически на одних и тех же объектах [66, 68].

**КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ МЕТОДЫ** (косвенные), основаны на взаимосвязи между фитомассой и другими, более просто определяемыми характеристиками растительности и ее отдельных видов. В качестве переменных величин (предикторов) использовали разные показатели или их сочетания: число особей (побегов), степень проективного покрытия, среднюю высоту побегов [70], объем вещества растений или занимаемого ими пространства [71, 72], характеристика условий местообитания и показатели фитосреды (тип леса, таксационная характеристика и др.).

*Связи между массой и площадью проективного покрытия* доминантных видов используют наиболее часто [60, 70, 73–77]. Для определения проективного покрытия в природных условиях применяют ряд методов разной степени точности и пригодных для его оценки на площадях разного масштаба.

**Методы оценки степени проективного покрытия.** Сопоставление площади покрытия и фитомассы отдельных видов производят методом регрессии [72, 78–81]. При этом количественно покрытие оценивается площадью вертикальной проекции крон растений на поверхность почвы, занимаемой сообществом, выраженной в процентах. Иногда, например, в сообществах с доминированием дерновинных злаков, выделяют *истинное покрытие* или степень задерненности — площадь почвы, занятой основаниями побегов или дерновин [1, 70, 82, 83].

При общих геоботанических обследованиях степень покрытия в растительных сообществах разных типов и долю участия в них отдельных видов определяют глазомерно с помощью каче-

ственных, смешанных или количественных шкал разной дробности, таковы шкалы Друде, Браун-Бланке, Домина, Крайины и пр. [84]. Термины, которые ранее использовались при описании покрытия растений и общие понятия о методах его измерения, обсуждаются и уточняются в научной литературе и в настоящее время [85–88]. Для учета покрытия разработано несколько способов, различающихся точностью, степенью сложности и скоростью определения.

1. *Метод картирования или зарисовок* и последующей инструментальной оценки площади покрытия отдельных видов считается наиболее точным и при сравнении с другими методами учета принимается в качестве контрольного. Он особенно эффективен при многолетнем мониторинге на небольших площадках ( $1-0.25-0.001 \text{ м}^2$ ) в сочетании с перечетом особей. Но этот метод требует больших затрат труда и времени.

2. *Глазомерная оценка покрытия* (без зарисовки) с помощью сеточек Раменского, шаблонов и других приспособлений [70, 83]. По методике Л.Г. Раменского [69] при описании крупных учетных площадей сначала при помощи сеточки и эталона полнот определяется общая полнота травостоя, а затем глазомерное проективное покрытие каждого вида. Суммированием оценок проверяется их правильность: общая сумма оценок должна быть равна общей полноте плюс ярусное перекрытие. При несовпадении оценок проводится повторная оценка покрытия.

Сравнительно небольшие трудозатраты глазомерного метода привлекают исследователей и ведут к поиску новых вариантов этого метода. У растений со слабо выраженной дифференциацией размера листьев (ясменник, грушанки) достаточно определения среднего размера листа прибором и дальнейшего подсчета их числа для оценки общего покрытия вида на небольшой площади [89]. Оригинальный и быстрый способ оценки проективного покрытия, основанный на сравнении площади поверхности листьев или небольших плотных группировок мелких растений с площадью простого шаблона – ладони наблюдателя, протестирован при изучении травяного яруса лиственного леса умеренной зоны на западе США. Для отдельных особей, популяций и в масштабе сообщества детерминированность метода ( $R^2$ ) составила 0.97, 0.93 и 0.87 соответственно [90].

3. *Метод линейных трансект или пересечения линий* (англ.: “line interception method”). Оценка покрытия проводится с помощью мерных лент (рулеток), протянутых в случайном направлении в травяном покрове исследуемого участка. Суммируется длина отрезков ленты, визуальное пересечения проекции каждого вида. Эта сумма выражается в процентах от общей длины трансекта [63, 83, 91].

4. *Точечный метод (метод касаний)* (англ.: “point intercept method”) основан на подсчете доли точек на земле с наличием или отсутствием над ними растительного материала или касаний (уколов) растений каждого вида иглой, для чего игла или рамка с металлическими иглами (прутами), проходящими сквозь ее верхнюю рейку, многократно вертикально устанавливается в травяном покрове [92, 79]. Этот метод “обеспечивает получение реальной величины покрытия, точность которой может быть повышена до любой желаемой степени путем увеличения объема выборки” [25, 43, 93]. Данные покрытия, полученные по отдельным видам растений, часто суммируются для оценки общего покрытия растительности [94]. Поскольку листья растений перекрываются в вертикальном направлении, то их общее покрытие может быть выше 100% [85].

На основе количественных оценок проективного покрытия (%) для удобства сравнения фитоценозов составляются шкалы с разными по дробности ступенями [54, 65]. Преимущество количественных шкал в том, что они позволяют обработку данных статистическими методами и построение на их основе математических моделей фитомассы. Недостаток же их в том, что каждый исследователь “называет” число ступеней и их процентное содержание по своему усмотрению, что приводит к невозможности сопоставления оценок разных авторов [39, 95, 96]. Предпочтительными считаются логарифмические шкалы [91].

Указанные методы оценки покрытия неоднократно применялись исследователями разных стран для доминантных видов в лесах разных природных зон [29, 33, 42, 54, 90, 97]. Сравнение способов и полученных дисперсий с помощью соответствующих статистических тестов показало, что для практических целей все эти методы дали достаточно сходные результаты и были приблизительно одинаковы по надежности. Однако, точечный метод признается наиболее приемлемыми по затратам труда и времени, хотя и требующими большого массива данных [43, 57, 60, 73, 83, 94, 95, 98, 99].

Метод корреляции степени проективного покрытия и массы растений с математическими обоснованиями с 1936 г. разрабатывался в западных странах при учете кормовых угодий [51, 63]. При сопоставлении с методом укусов он назван “методом двойной выборки” [37, 62, 79]. Он заключается в глазомерной оценке покрытия на больших площадях (600 квадратов) и коррекцию ее малыми выборками *сухой* массы доминирующих видов на небольших площадках любого размера и формы (100 квадратов). Зависимость оказывается близкой к линейной регрессии, проходящей через 0. Тот же вывод о линейной связи проективного покрытия с величиной фитомассы

в сухом состоянии сделан в публикации [98]. Связь между проективным покрытием и *сырой* массой травянистых растений неморального леса, а также бореального кустарничка (брусника) в сосняке криволинейна [73, 77].

**Корреляция с объемом занимаемого пространства.** В экстремальных местообитаниях с недостатком влаги или тепла, в которых фитоценозы отличаются малым числом видов и неполной сомкнутостью растительного покрова, для определения фитомассы крупных видов, чаще всего полукустарников или кустарничков, использовался объемный метод, иногда называемый размерно-аналитическим [78, 100]. Объем экземпляров (размер занимаемого ими пространства), полученный — по аналогии с расчетом объема геометрических фигур — измерениями диаметра или окружности и длины кроны, соотносился с фитомассой особей или ее отдельных параметров: массой, поверхностью или числом листьев, отдельных ветвей. В регрессионных уравнениях объем принимался как независимая переменная по отношению к зависимой от него фитомассе [72, 78].

В каждом конкретном случае выбор наиболее подходящего метода должен соответствовать целям исследования, требуемой точности, квалификации кадров, простоте использования, а также затратам на оборудование и рабочую силу [71]. Применение разных методов оценки запаса фитомассы и степени покрытия обусловлено морфологическими особенностями видов. Дополнительное разделение видов на группы с разной морфологией, учет сезонных различий в развитии листьев увеличивает точность прогноза фитомассы по покрытию или объему и уменьшает величину варьирования и систематическую ошибку [11, 44, 53, 64, 65, 76, 80, 101].

*Методы оценки массы мохового покрова* в целом сходны с определением фитомассы травяно-кустарничкового яруса [102]. Наиболее подробно представлен метод укусов в сравнении с глазомерной оценкой покрытия на примере лугового вида мха *Thuidium recognitum* (HEDW.) LINDB. На площадках 20 × 20 см, равномерно разделенных сеткой на 100 ячеек, глазомерно определяли покрытие сравнением с эталоном. Вычисляли среднее покрытие для ячейки, среднюю высоту стеблей и фитомассу. По данным 55 укусов составлены номограммы и таблицы переводных коэффициентов от покрытия к фитомассе побегов мха разной высоты [103].

В лесах с развитой парцеллярной структурой масса мхов в наземном покрове довольно резко различается по парцеллам. Здесь оценка массы мхов по парцеллам с последующим расчетом величин их площади дает в 4 раза более высокую точность, чем в среднем для типа леса, и только на 25% повышает число необходимых площадок [104].

### Усовершенствование классических методик.

В настоящее время появились новые технические возможности, новые устройства и приспособления позволяющие усовершенствовать классические методики определения проективного покрытия и запасов фитомассы [71, 99]. Методы картирования, зарисовок и даже линейный и точечный методы в настоящее время заменяются более быстрым методом цифрового фотографирования с расшифровкой фотографий при помощи компьютерных программ [33, 76, 77, 86, 97, 107–109]. Но фотографические методы не позволяют точно измерить покрытие плотных и структурно сложных сообществ, например, в лиственном лесу умеренной зоны [90]. Метод шаблонов сейчас упрощен сравнением природных объектов или их фотографий с генерируемыми компьютером изображениями популяций отдельных видов с известной степенью покрытия, а при точечном методе металлические спицы заменяет лазерный луч [108, 110]. На больших открытых площадях применяются беспилотные летательные аппараты и малая авиация, снабженные электронными автоматическими приборами [108, 111].

В Европе (в частности в Германии) с конца 90-х годов исследовалась возможность использования лесной напочвенной растительности в качестве главного критерия при биоиндикации характеристик местообитания и видового разнообразия в рамках обширной программы мониторинга EU Level II-Programms [40, 66]. Для научно обоснованной оценки надземных запасов сухого вещества, углерода и питательных элементов живого напочвенного покрова был разработан компьютеризированный метод, названный моделью ФитоКальк (PhytoCalc). Модель PhytoCalc представлена следующей нелинейной функцией:

$$z = ax^b y^c,$$

где  $z$  — надземная фитомасса в сухом состоянии ( $\text{г м}^{-2}$ ),  $x$  — покрытие (%),  $y$  — средняя длина побега (см),  $a$ ,  $b$  и  $c$  — коэффициенты регрессии, специфичные для отдельных видов [24].

В качестве наиболее ранней работы, на основе которой разрабатывалась модель PhytoCalc, обычно приводится статья [113]. Используя статистический анализ фитомассы напочвенного покрова в лесах черничного типа, С. Келломяки приходит к выводу, что для наиболее точного прогноза содержания сухого вещества от суммы покрытий видов, модель должна быть адаптирована по “взвешенному коэффициенту” или “весу” покрытия, т.е. по предложенному ранее Раменским [69] *содержанию сухого вещества вида в единице покрытия* (“проективный вес вида”). При этом учитывается, что разные виды и группы видов (черника, брусника, злаки, разнотравье), а в их пределах и слои с разной высотой побегов, имеют

разную массу на одну и ту же единицу покрытия. Эта модель также описывает фитомассу мохово-лишайникового яруса относительно покрытия и высоты входящих в него видов или групп видов.

Изначально модель PhytoCalc базировалась на расчете коэффициентов нелинейных видоспецифичных функций 40 доминирующих в равнинных условиях видов лесного напочвенного покрова. Эти виды были объединены в 13 групп по высоте и жизненной (ростовой) форме: 1) мелкие травы (KK), 2) средние травы (МК), 3) крупные травы (GK), 4) мелкие злаки (KG), 5) средние злаки (MG), 6) крупные злаки (GG), 7) папоротники (F), 8) крупные папоротники (GF), 9) кустарнички (ZS), 10) мелкие кустарнички (KS), 11) подушковидные мхи (PM), 12) дерновые мхи (RM), 13) плотные мхи (DM). Для каждой из групп рассчитывали средний показатель длины побегов, определяли коэффициенты модели фитомассы и оценивали содержание углерода и элементов питания [24].

Дальнейшее развитие модели заключалось в ее адаптации к новым местообитаниям. Возможность оценки фитомассы напочвенного покрова в нагорных условиях была реализована за счет включения в рассчитанную для равнинных условий модель пяти новых видов [26]. Также рассмотрена возможность применения обеих версий PhytoCalc к условиям открытой вырубке [28].

Было установлено, что в условиях сплошной вырубке представленная модельная версия в ряде случаев может давать существенные отклонения. Это обусловлено тем, что содержание сухого вещества в единице площади листа ( $y$  авторов – LDMC) при высокой освещенности, как правило, выше в сравнении с удельной плотностью листа под пологом леса. Поэтому в качестве корректирующего фактора для адаптации PhitoCalc-модели к условиям вырубке целесообразно использовать отношение LDMC вида на сплошной вырубке к этому показателю в лесу [29].

В бореальной зоне до недавнего времени не было моделей для оценки фитомассы напочвенного покрова растительности заболоченных лесов, которые занимают здесь значительную площадь и играют важную роль в углеродном цикле и углеродном балансе. В Финляндии P. Muukkonen с коллегами [113] создали модель, связывающую фитомассу и процентное покрытие подпологовой растительности не только в плакорных лесах (224 описания), но и в заболоченных торфяных лесах (195 описаний). Особенность этой модели (как и PhitoCalc) – оценка массы наземной растительности по группам видов-доминантов взамен отдельных видов. Живой напочвенный покров в бореальных лесах, как правило, состоит из нескольких горизонтальных слоев. При моделировании выделяются два слоя: верхний, травяно-кустар-

ничковый, включающий кустарнички, злаковидные травы (злаки + осоки) и разнотравье, и нижний, состоящий из мохообразных и лишайников. Доминантные и содоминантные виды могут составлять здесь более 90% общей наземной биомассы.

Наземная биомасса ( $y$ ) травяно-кустарничкового яруса в плакорных лесах была смоделирована с помощью смешанной линейной модели  $y = b_1x + u$ ; мохообразных и лишайников в плакорных лесах, а также видов обоих слоев в торфяных заболоченных лесах представлена смешанной нелинейной моделью:  $y = u + x^2/(b_0 + b_1x)^2$ , где  $x$  – процентное покрытие,  $b_0$  и  $b_1$  – фиксированные параметры популяции,  $u$  – случайный параметр. Параметры оценивались с помощью нелинейной смешанной программы SAS [114].

Рассмотренные модели разработаны для крупномасштабных инвентаризаций в Финляндии, основываются исключительно на взаимосвязи между процентом покрытия и биомассой и являются региональными. Они мало зависят от возраста древостоя, не учитывают морфологию, ростовые характеристики видов, размеры растений и видовой состав. Моделирование стало возможно вследствие использования данных о повидовой фиксации процентного покрытия наземной растительности, полученных на действующих постоянных пробных площадях, сеть которых создавалась Национальной инвентаризацией лесов Финляндии, начиная с 1951 г. и охватывает всю страну. Авторы рекомендуют использовать эти модели для определения фитомассы растительности нижних ярусов бореальной зоны в условиях, близких к Фенно-Скандии и Карелии.

Наиболее распространенный метод укосов из-за его трудоемкости, деструктивности, ограниченной площади применения во многих случаях не позволяет решить вновь возникающие проблемы, поэтому появилась необходимость расширения спектра используемых при изучении травяного покрова в лесу методов, их усовершенствования и поиска новых способов определения его продуктивности. В сомкнутых лесных фитоценозах оценка фитомассы подпологовых ярусов методами дистанционного зондирования вряд ли возможна, и необходимо применение способов, основанных на других критериях, например, на оценке средней фитомассы и численности индивидуумов.

## МЕТОД МОДЕЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Многие приведенные выше методические концепции включают в себя метод модельных растений, различные варианты которого могут использоваться при определении массы и годичной продукции травяного покрова. Эти методы демонстрируют возможность и необходимость

оценки продуктивности травяно-кустарничкового покрова на основе средней фитомассы и числа особей [8, 52, 67, 68, 70, 76, 115]. Большое значение в разработке метода определения продуктивности травяного покрова, основанного на подсчете количества побегов и определении их среднего веса, придавал Т.А. Работнов [116, 117]. Наряду с универсальностью, этот метод характеризуется довольно высокой точностью, относительно небольшой трудоемкостью и недеструктивностью. При таком подходе метод модельных растений для оценки фитомассы видов живого напочвенного покрова приближается к методам модельных деревьев в лесоведении [73, 118]. В зарубежных работах [53, 78, 119] этот метод назван методом эталонных единиц (англ.: “reference unit method”).

Для видов мохового покрова (напр. *Sphagnum*) также возможно определение фитомассы и продукции на основе учета массы единичной части растения (побега) и числа их на единицу площади. Для всех видов сфагнума масса годового прироста напрямую зависит от его длины. Масса же единичной части стебля находится в обратной криволинейной зависимости от плотности дернины [120].

Широкому внедрению этого метода в практику научных исследований препятствует ряд причин, и, прежде всего, очень ограниченный объем сведений о морфологии, биологической продуктивности и площади поверхности отдельных особей наиболее распространенных видов. При выборе “модельных растений” для каждого вида важно решить вопрос (и указывать это в описании методики), что считается модельным растением: особь, побег или рамета, т.е. что принимается за “единицу учета”. В пределах популяций нужно учитывать вариации фитомассы по возрастным состояниям, фенологическим стадиям, оценивать структуру и продуктивность видов вдоль градиентов изменения среды [44, 74, 121]. Одними из главных элементов базы данных “модельных растений” должна стать средняя фитомасса, фотосинтетическая и общая поверхность, плотность тканей и пр. генеративных и вегетативных особей наиболее распространенных видов в период их максимального развития в различных типах леса. При изучении вопросов заготовки сырья и рационального использования природных ресурсов важно также учитывать долю полезного продукта хозяйственно ценных видов.

В зарубежной научной литературе неоднократно поднимался вопрос о сборе и систематизации информации о морфо-физиологических характеристиках отдельных видов [122]. Однако в известных “Биологических Флорах” разных регионов, за редким исключением, почти не заходит речь о средних показателях фитомассы или продукции отдельных особей (индивидуумов).

Но для некоторых регионов (пастбища Южной Африки) на основе оценки покрытия разработаны шкалы числа особей (Plant Number Scale – PNS) для всех хозяйственно ценных видов. С использованием компьютерной программы классификации растительности РНУТОТАВ по проценту покрытия каждого зарегистрированного вида и средней массе индивидуума определяется фитомасса вида и каждого растительного сообщества ( $\text{кг га}^{-1}$ ). Сравнения показали достоверное сходство в фитомассе, определяемой с помощью шкал РНУТОТАВ/PNS и методики укусов [123].

В “Биологической флоре Московской области”, несмотря на то, что позиция “биологическая продуктивность” введена в стандартный формат характеристик видов, из 220 описанных видов трав и кустарничков информация о продуктивности дана только для 86 видов (39%), а о фитомассе особей – для 42 видов (19%). Следует отметить, что данных о фитомассе особей, иногда в связи с популяционной структурой и сезонной динамикой, с годами становится все больше: от 4–18% в 1975–1980 гг. до 50–67% в 1993–2003 гг.

В ходе исследований в этом направлении нами получены уравнения связи линейных параметров листьев (длина, ширина) с площадью их поверхности, определена средняя удельная площадь листовой поверхности (SLA – specific leaf area) для 90 видов травяно-кустарничкового яруса мелколиственных и хвойных лесов средней полосы России [124], а также фитомасса среднего побега более 50 видов с точностью 5–20%.

Информация о средних показателях фитомассы особей травянистых видов и кустарничков с учетом их морфологии – фракционного состава, площади поверхности листьев и других характеристик, может иметь широкий диапазон применения. Она необходима при решении большого ряда научных и ресурсоведческих проблем: 1) при определении производительности экосистем в связи с потенциальными возможностями среды, стока и депонирования углерода и т.д.; 2) при выявлении полной за сезон продуктивности травянистых сообществ; 3) для функционального анализа реакции видов и сообществ на изменения среды обитания, наблюдения направленных сукцессий или погодичных флуктуаций; 4) при установлении корреляционных взаимосвязей наземных и дистанционных методов оценки продуктивности фитоценозов; 5) в заповедниках и на особо охраняемых территориях, где недопустимо нарушение целостности растительного покрова; 6) при детальном изучении разных составляющих баланса продукции видов травяного покрова; 7) при оценке внутривидовой биоразнообразия растений в экосистемах [125]; 8) при анализе способов выживания и прогнозирования

уязвимости или жизнеспособности видов в стрессовых ситуациях.

Разработанные к настоящему времени методы определения массы и продукции травяного покрова дают возможность выбора метода, наиболее соответствующего решаемым задачам. Вместе с тем экстраполяция результатов исследований на территориальные единицы более высокого ранга еще не решена и требует дальнейшего развития и совершенствования косвенных методов определения биологической продуктивности травяного покрова [126]. Для широкого внедрения метода модельных растений в практику необходимо создание для большинства наиболее распространенных видов нормативной базы в виде таблиц и регрессионных моделей, отражающих

зависимость массы растений от их видовых и морфологических характеристик.

Разработка новых методов оценки продуктивности живого напочвенного покрова с учетом новых задач может способствовать рациональному использованию природных ресурсов и составить методическую базу для важных управленческих решений [24, 48, 127].

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит д. б. н. А.А. Маслова и к. б. н. Я.И. Гульбе за прочтение рукописи, ценные замечания и советы. Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119053090074-7.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Браун Д. 1957. Методы исследования и учета растительности. Перевод с англ. М. 316 с.
2. Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с.
3. Newbould P.J. et al. 1967. Methods for estimating the primary production of forests. International Biological Programme. London.
4. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. 1968. Методические указания к изучению динамики биологического круговорота в фитоценозах. Л. 143.
5. Уткин А.И. 1975. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты. Итоги науки и техники. — В сб.: Лесоведение и лесоводство. М. 4: 9—189.
6. Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб.: 240 с.
7. Усольцев В.А., Залесов С.В. 2005. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург. 147 с.
8. Сочава В.Б., Лунатова В.В., Горшкова А.А. 1962. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. — Бот. журн. 47(4): 473—484.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1397&rid=pdf\\_0001388](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1397&rid=pdf_0001388)
9. Brechtl J., Kubiček F. 1968. Príspevok k poznaniu primárnej produkcie bylinnej vrstvy lesných spoločenstiev [Contribution to the knowledge of the primary production of the herbaceous layer of forest communities]. — Biológia (Bratislava). 23(4): 305—316.
10. Kubiček F., Brechtl J. 1970. Production and phenology of the herb layer in an Oak-Hornbeam forest. — Biológia (Bratislava). 25(10): 651—66.
11. Vašíček F. 1985. Structure and biomass of the herb layer. — Developments in Agricultural and Managed Forest Ecology. 15(A): 171—238.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-99566-7.50010-X>
12. Höhne H. 1962. Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff und Stickstoffgehalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. [Comparative studies on mineral and nitrogen content as well as dry substance production of forest soil plants]. — Arch. Forstwesen. 11(10): 1085—1141. (In German)
13. Курбанов Э.А. 2002. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района. Йошкар-Ола. 298 с.
14. Вакуров А.Д., Полякова А.Ф. 1982. Круговорот азота и зольных элементов в низкопродуктивных ельниках северной тайги. — В кн.: Круговорот химических веществ в лесу. М. С. 20—43.
15. Ермолова Л.С. 1986. Эколого-фитоценологические группы и фитомасса травяного покрова. — В кн.: Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М. С. 110—117.
16. Карманова И.В. 1983. Взаимосвязь между жизненной формой особи и продуктивностью. — Журн. общей биологии. 44(4): 461—467.
17. Терешенкова И.А. 1962. Влияние напочвенной растительности в ельниках на запасы подстилок и содержание в них азота, фосфора и калия. — Бот. журн. 47(7): 995—1000.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1468&rid=pdf\\_0001459](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1468&rid=pdf_0001459)
18. Киселева Н.К., Карпачевский Л.О. 1971. Участие травяного покрова в круговороте веществ в дубо-ельнике волосистоосоковом. — В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: 235—240.



19. *Оськина Н.В., Ермолова Л.С.* 1982. Содержание азота в почвах, надземной фитомассе и годичной продукции сероольшаников. — В кн.: Биологическая продуктивность лесов Поволжья. М.: 142–146.
20. *Guo Q., Rundel P.W.* 1997. Measuring dominance and diversity in ecological communities choosing the right variables. — *J. Veg. Sci.* 8(3): 405–408.  
<https://doi.org/10.2307/3237331>
21. *Nilsson M.-Ch., Wardle D.A.* 2005. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. — *Front. Ecol. Environ.* 3(8): 421–428.  
[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0421:UVAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2)
22. *Максимова В.Ф., Голубева Е.И.* 2008. Ценотическая значимость видовых популяций растений травяного яруса широколиственно-кедровых лесов восточного Сихотэ-Алиня. — *Вестник Московского университета. Сер. 5. 4:* 53–57.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=11668449>
23. *Телеснина В.М.* 2015. Постагрогенная динамика растительности и свойств почвы в ходе демулационной сукцессии в Южной тайге. — *Лесоведение.* 4: 293–306. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906220>
24. *Bolte A.* 2006. Biomass- und Elementforräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinald-Pfalz (BZE, EU Level II). — In: *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B. Bd. 72.* 80 p.
25. *Вакуров А.Д., Полякова А.Ф.* 1982. Круговорот азота и зольных элементов в 35-летнем осиннике. — В кн.: *Круговорот химических веществ в лесу.* М. С. 44–54.
26. *Bolte A., Lambertz B., Steinmeyer A., Kallwelt K., Meesenburg H.* 2004. Zur Funktion der Bodebvegetation im Nährstoffhaushalt von Wäldern — Studien auf Dauersbeobachtungsflächen des EU Level II-Programms in Norddeutschland. — *Forstarchiv.* 75: 207–219.
27. *Gilliam F.S.* 2007. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. — *BioScience.* 57(10): 845–858.  
<https://doi.org/10.1641/B571007>
28. *Klink U., Fröhlich D.* 2009. Application of the phytomass and elemental stock model “PhytoCalc” under clear-cut conditions. — *Allg. Forst Jagdztg.* 180: 15–21.  
<https://www.sauerlaender-verlag.com/download/02-klinck/?wpdmdl=1330>
29. *Heinrichs S., Bernhardt-Römermann M., Schmidt W.* 2010. The estimation of aboveground biomass and nutrient pools of understorey plants in closed Norway spruce forests and on clearcuts. — *Eur. J. For. Res.* 129(4): 613–624.  
<https://doi.org/10.1007/s10342-010-0362-7>
30. *Hughes M.K.* 1970. Ground vegetation and forest litter production. — In.: *Methods of study in soil ecology: Proceedings of the Paris symposium organized by UNESCO and the International Biological Programme.* UNESCO, Paris. P. 145–150.  
<https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000015320>
31. *Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А.* 2012. Растительный опад в коренном ельнике и листовенно-хвойных насаждениях. — *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал.* 48(3): 7–18.  
<http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/e87/gkujl.pdf>
32. *Попова Э.П., Шугалей Л.С.* 2000. Формирование и биологическая активность подстилок под разновозрастными культурами основных лесобразующих пород Сибири. — *Лесоведение.* 6: 32–38.
33. *Macfarlane C., Ogden G.N.* 2012. Automated estimation of foliage cover in forest understorey from digital nadir images. — *Methods Ecol. Evol.* 3(2): 405–415.  
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00151.x>
34. *Ермолова Л.С., Гульбе А.Я., Лункова Н.Ф.* 2017. Роль живого напочвенного покрова в лесу: взгляды Г.Ф. Морозова и современное состояние вопроса. — В сб.: *Актуальные проблемы ботаники и охраны природы: Науч. статьи Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 150-летию со дня рождения Г.Ф. Морозова.* Симферополь. С. 31–37.
35. *Базилевич Н.И., Пузаченко Ю.Г.* 1980. Организация наблюдений и исследований по программе геосистемного мониторинга в биосферных заповедниках. — *Известия АН СССР. Сер. географ.* 2: 120–129.
36. *Уткин А.И., Рождественский С.Г., Гульбе Я.И., Каплина Н.Ф.* 1988. Продукционная инвариантность древостоев. — *Лесоведение.* 2: 12–23.
37. *Pieper R.D.* 1988. Rangeland vegetation productivity and biomass. — In: *Vegetation science applications for rangeland analysis and management. Handbook of vegetation science, vol 14.* Dordrecht: P. 449–467.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-009-3085-8\\_18](https://doi.org/10.1007/978-94-009-3085-8_18)
38. *Chiarucci A., Wilson J.B., Anderson B.J., De Dominicis V.* 1999. Cover versus biomass as an estimate of species abundance: does it make a difference to the conclusions? — *J. Veg. Sci.* 10(1): 35–42.  
<https://doi.org/10.2307/3237158>
39. *Peet R., Wentworth T.R., White P.S.* 1998. A flexible, multipurpose method for recording vegetation composition and structure. — *Castanea.* 63(3): 262–274.

40. Schulze L.-M., Bolte A., Schmidt W., Eichhorn J. 2009. Phytomass, Litter and Net Primary Production of Herbaceous Layer. — In: Functioning and Management of European Beech Ecosystems. Berlin, Heidelberg: 155–181. [https://doi.org/10.1007/b82392\\_11](https://doi.org/10.1007/b82392_11)
41. Dengler J. 2009. A flexible multi-scale approach for standardised recording of plant species richness patterns. — *Ecol. Indic.* 9(6): 1169–1178. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.02>
42. Serbin Sh.P., Gower S.T., Ahl D.E. 2009. Canopy dynamics and phenology of a boreal black spruce wildfire chronosequence. — *Agric. For. Meteorol.* 149(1): 187–204. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.08.001>
43. Damgaard C. 2012. Trend analyses of hierarchical pin-point cover data. — *Ecology.* 93(6): 1269–1274. <https://doi.org/10.1890/11-1499.1>
44. Barkaoui K., Bernard-Verdier M., Navas M.L. 2013. Questioning the Reliability of the Point Intercept Method for Assessing Community Functional Structure in Low-Productive and Highly Diverse Mediterranean Grasslands. — *Folia Geobot.* 48(3): 393–414. <https://doi.org/10.1007/s12224-013-9172-2>
45. Cole D.N., Bayfiel N.G. 1993. Recreational trampling of vegetation: standard experimental procedures. — *Biol. Conserv.* 63(3): 209–215. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90714-C](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90714-C)
46. Piscová V., Kanka R., Krajčí J.P., Barancok P. 2011. Short-term trampling experiments in the *Juncetum trifidi* Krajina 1933 association. — *Ekológia (Bratislava).* 30(3): 322–333. [https://doi.org/10.4149/ekol\\_2011\\_03\\_322](https://doi.org/10.4149/ekol_2011_03_322)
47. Ярмишко В.Т. 2012. Состояние и продуктивность растений напочвенного покрова сосновых лесов в условиях аэротехногенного загрязнения на Европейском Севере. — *Успехи современного естествознания.* 11: 18–21. <https://s.natural-sciences.ru/pdf/2012/11-1/3.pdf>
48. *Руководство по комплексному мониторингу.* 2013. Перевод с англ. М., ФГБУ “ИГКЭ Росгидромета и РАН”. 153 с. [http://downloads.igce.ru/publications/ICP\\_IM\\_Manuals/Manual\\_rus\\_04122013.pdf](http://downloads.igce.ru/publications/ICP_IM_Manuals/Manual_rus_04122013.pdf)
49. Дохман Г.И., Пороховник П.Е. 1953. Из истории русской фитоценологии. — *Бот. журн.* 38 (2): 300–306.
50. Трасс Х.Х. 1976. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л. 252 с.
51. Pechanec J.F., Pickford G.D. 1937. Weight estimate method for the determination of range or pasture production. — *J. Am. Soc. Agron.* 29(11): 894–904. <https://doi.org/10.2134/agronj1937.000219622002900110003x>
52. Ярошенко П.Д. 1967. К методике определения веса травостоев по высоте основной массы и проективному покрытию. — *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 72(4): 120–123.
53. Carpenter A.T., West N.E. 1987. Validating the reference unit method of aboveground phytomass estimation on shrubs and herbs. — *Vegetatio* 72(2): 75–79. <https://doi.org/10.1007/bf00044836>
54. Tonteri T. 1990. Inter-observer variation in forest vegetation cover assessments. — *Silva Fennica.* 1990. 4(2): 189–196. <https://doi.org/10.14214/sf.a15575>
55. Klimeš L. 2003. Scale-dependent variation in visual estimates of grassland plant cover. — *J. Veg. Sci.* 14(6): 815–821. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02214.x>
56. Muukkonen P., Mäkipää R., Laiho., Mikkinen K., Vasander H., Finer L. 2006. Relationship between Biomass and Percentage Cover in Understorey Vegetation of Boreal Coniferous Forests. — *Silva Fenn.* 40(2): 231–245. <https://doi.org/10.14214/sf.340>
57. Vittoz P., Guisan A. 2007. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. — *J. Veg. Sci.* 18(3): 413–422. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02553.x>
58. Wiegert R.G. 1962. The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. — *Ecology.* 43(1): 125–129. <https://doi.org/10.2307/1932047>
59. Donitš N. 1972. Zahl und Größe der Probestellen bei der direkten Bestimmung der Krautschicht-Biomasse im Walde. — *Oecolog. Plantar.* 7: 85–94.
60. Белоногова Т.В. 1973. Биологическая продуктивность нижних ярусов растительности сосновых фитоценозов Карелии: Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 23 с.
61. Дымина Г.Л. 1976. Значение размера и формы учетных площадок при определении продукции травостоя в луговых сообществах. — *Экология.* 3: 34–39.

62. *Ahmed J., Bonham C.D., Laycock W.A.* 1983. Comparison of techniques used for adjusting biomass estimates by double sampling. — *J. Range Manage.* 36(2): 217–221.  
<https://doi.org/10.2307/3898166>
63. *Hormay A.L.* 1949. Getting better records of vegetation changes with the line interception method. — *J. Range Manage.* 2(2): 67–69.  
<https://doi.org/10.2307/3894545>
64. *Борисова И.В., Попова Т.А.* 1966. Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности. — *Бот. журн.* 51(9): 1289–1292.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2558&rid=pdf\\_0002549](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2558&rid=pdf_0002549)
65. *Hermu M.* 1988. Accuracy of visual cover assessments in predicting standing crop and environmental correlation in deciduous forests. — *Vegetatio.* 75(1–2): 57–64.  
<https://doi.org/10.1007/BF00044626>
66. *Bolte A., Anders S., Roloff A.* 2002. Schätzmodelle zum oberirdischen Vorrat der Waldbodenflora an Trockensubstanz, Kohlenstoff und Makronährelementen [Assessment models for dry weight and storage of carbon and nutrients in forest ground vegetation]. — *Allg. Forst Jagdztg.* 173(4): 57–66.  
<https://www.sauerlaender-verlag.com/download/afjz-2002-heft-4/?wpdmdl=1819> (In German)
67. *Игнатьева Л.А.* 1965. Определение продуктивности надземной части травостоя березово-осинового леса. — *Известия СО АН СССР. Серия биол.-мед. наук.* 8(2): 62–67.
68. *Храмцова Н.Ф.* 1974. Статистический метод определения биопродуктивности травяных ценозов. — *Бот. журн.* 59(6): 815–825.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3905&rid=pdf\\_0003896](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3905&rid=pdf_0003896)
69. *Раменский Л.Г.* 1966. Прямые и комбинированные методы количественного учета растительного покрова. — В сб.: *Труды МОИП.* Т. 27. С. 17–45.
70. *Раменский Л.Г.* 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 334 с.
71. *Olson B.E., Walander R.T., Beaver J.M.* 2000. Comparing nondestructive measures of forage structure and phytomass. — *Can. J. Plant Sci.* 80(3): 565–573.  
<https://doi.org/10.4141/P99-073>
72. *Hui-Qing Zeng, Qi-Jing Liu, Zong-Wei Feng, Ze-Qing Ma.* 2010. Biomass equations for four shrub species in subtropical China. — *J. For. Res.- Jpn.* 15(2): 83–90.  
<https://doi.org/10.1007/s10310-009-0150-8>
73. *Инамов В.С.* 1962. О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений. — *Бот. журн.* 47(7): 991–992.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1466&rid=pdf\\_0001457](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1466&rid=pdf_0001457)
74. *Alaback P.B.* 1986. Biomass regression equations for understory plants in coastal Alaska: effects of species and sampling design on estimates. — *Northwest Sci.* 60(2): 90–103.
75. *Gilliam F.S., Turrill N.L.* 1993. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. — *B. Torrey Bot. Club.* 120(4): 445–450.  
<https://doi.org/10.2307/2996749>
76. *Röttgermann M., Steinlein T., Beyschlag W., Dietz H.* 2000. Linear relationships between aboveground biomass and plant cover in low open herbaceous vegetation. — *J. Veg. Sci.* 11(1): 145–148.  
<https://doi.org/10.2307/3236786>
77. *Бузук Г.Н.* 2013. Характер связей между проективным покрытием и урожайностью побегов брусники в сосняке зеленомошном. — *Вестник фармации.* 4(62): 44–49.
78. *Kirmse R.D., Norton B.E.* 1985. Comparison of the reference unit method and dimensional analysis methods for two large shrubby species in the Caatinga woodlands. — *J. Range Manage.* 38(5): 425–428.  
<https://doi.org/10.2307/3899714>
79. *Jonasson S.* 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. — *Oikos.* 52(1): 101–106.  
<https://doi.org/10.2307/3565988>
80. *Bråthen K.A., Hagberg O.* 2004. More efficient estimation of plant biomass. — *J. Veg. Sci.* 15(5): 653–660.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02307.x>
81. *Руденко Е.В., Бузук Г.Н., Кузмичева Н.В.* 2016. Нелинейный характер зависимости между фитомассой и проективным покрытием ландыша майского в различных местообитаниях. — *Вестник фармации.* 4(74): 25–30.
82. *Дружинина Н.П.* 1968. Опыт применения статистических методов обработки при определении продуктивности надземной части травостоя. — *Бот. журн.* 58(8): 1138–1144.
83. *Winkworth R.E., Perry R.A., Rossetti C.O.* 1962. A comparison of methods of estimating plant cover in an arid grassland community. — *J. Range Manage.* 15(4): 194–196.  
<https://doi.org/10.2307/3895247>

84. *Krajina V.J.* 1933. Die Pflanzengesellschaften des Mlynica-Tales in den Vysoke Tatry (Hohe Tatra). Mit besonderer Berücksichtigung des ökologischen Verhältnisse. — Bot. Centralbl. Beih. Abt. II, 50: 774–957, 51: 1–224.
85. *Wilson J.B.* 2011. Cover plus: ways of measuring plant canopies and the terms used for them. — J. Veg. Sci. 22(2): 197–206. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01238.x>
86. *Бузук Г.Н., Созинов О.В.* 2014. Методы учета проективного покрытия растений: сравнительная оценка с использованием фотоплощадок. — Известия Самарского научного центра РАН. 16(5): 1644–1649. [http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2014/2014\\_5\\_1644\\_1649.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2014/2014_5_1644_1649.pdf).
87. *Созинов О.В., Бузук Г.Н.* 2014. Оптимизация геоботанического метода уколов в условиях масштабирования площади учета. — Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки. 28(17 (188)): 64–69. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22411753>
88. *Федоров Н.И., Жигунова С.Н., Михайленко О.И., Самойлова Л.Ю.* 2010. Методика оценки продуктивности лекарственных видов в растительных сообществах, описанных в системе единиц эколого-флористической классификации Браун-Бланке. — Известия Самарского научного центра РАН. 12(1(3)): 846–849. [http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2010/2010\\_1\\_846\\_849.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2010/2010_1_846_849.pdf)
89. *Kubiček F.* 1976. Growth and development of *Asperula odorata* L. in an oak-hornbeam ecosystem. — Biologia. 31(1): 41–53.
90. *Walter C.A., Burnham M.B., Gilliam F.S., Peterjohn W.T.* 2015. A reference-based approach for estimating leaf area and cover in the forest herbaceous layer. — Environ. Monit. Assess. 187(10): 657. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4878-7>
91. *Kercher S.M., Frieswyk C.B., Zedler J.B.* 2003. Effects of sampling teams and estimation methods on the assessment of plant cover. — J. Veg. Sci. 14(6): 899–906. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02223.x>
92. *Drew W.B.* 1944. Studies on the use of the point-quadrat method of botanical analysis of mixed pasture vegetation. — J. Agric. Res. 69(7): 289–298.
93. *Грейз-Смут П.* 1967. Количественная экология растений. Перевод с англ. М. 359 с.
94. *Bonham C.D., Clark D.L.* 2005. Quantification of plant cover estimates. — Grassl. Sci. 51(2): 129–137. <https://doi.org/10.1111/j.1744-697X.2005.00018.x>
95. *Hanley T.A.* 1978. A comparison of the line-interception and quadrat estimation methods of determining shrub canopy coverage. — J. Range Manage. 31(1): 60–62. <https://doi.org/10.2307/3897638>
96. *Горин В.И., Савкина С.Н.* 1990. К вопросу о корреляции между проективным покрытием и массой травянистых растений. — Бот. журн. 75(1): 111–115.
97. *Dietz H., Steinlein T.* 1996. Determination of plant species cover by means of image analysis. — J. Veg. Sci. 7(1): 131–136. <https://doi.org/10.2307/3236426>
98. *Floyd D.A., Anderson J.E.* 1987. A comparison of three methods for estimating plant cover. — J. Ecol. 75(1): 221–228. <https://doi.org/10.2307/2260547>
99. *Ganguli A.C., Vermeire L.T., Mitchell R.B., Wallace M.C.* 2000. Comparison of four nondestructive techniques for estimating standing crop in shortgrass plains. — Agron. J. 92(6): 1211–1215. <https://doi.org/10.2134/agronj2000.9261211x>
100. *Johnson P.S., Johnson C.L., West N.E.* 1988. Estimation of phytomass for ungrazed crested wheatgrass plants using allometric equations. — J. Range Manage. 41(5): 421–425. <https://doi.org/10.2307/3899582>
101. *Frank D.A., McNaughton S.J.* 1990. Aboveground biomass estimation with the canopy intercept method: a plant growth form caveat. — Oikos 57: 57–90. <https://doi.org/10.2307/3565736>
102. *Kosykh N.P., Koronatova N.G., Naumova N., Titlyanova A.A.* 2008. Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia. — Wetl. Ecol. Manag. 16(2): 139–153. <https://doi.org/10.1007/s11273-007-9061-7>
103. *Кильдюшевский И.Д.* 1970. Опыт определения массы мха *Thuidium recognitum* (HEDW.) LINDB. по его высоте и проективному покрытию. — Бот. журн. 55 (9): 1316–1319. [http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2977&rid=pdf\\_0002968](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2977&rid=pdf_0002968)
104. *Успенская И.М.* 1966. Определение массы мохового покрова в биогеоценозах широколиственно-еловых лесов в связи с их парцеллярной структурой. — Бот. журн. 51(12): 1706–1708. [http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2619&rid=pdf\\_0002610](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2619&rid=pdf_0002610)
105. *Vanha-Majamaa I., Salemaa M., Tuominen S., Mikkola K.* 2000. Digitized photographs in vegetation analysis — a comparison of cover estimates. — Appl. Veg. Sci. 3(1): 89–94. <https://doi.org/10.2307/1478922>

106. Richardson M.D., Karcher D.E., Purcell L.C. 2001. Quantifying Turfgrass Cover Using Digital Image Analysis. — *Crop Sci.* 41(6): 1884–1888.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1884>
107. Tomasel F.G., Paruelo J.M., Abras G., Ballarin V., Moler E. 2001. A chromaticity-based technique for estimation of above-ground plant biomass. — *Appl. Veg. Sci.* 4(2): 207–212.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2001.tb00489.x>
108. Seefeldt S.S., Booth D.T. 2006. Measuring plant cover in sagebrush steppe rangelands: A comparison of methods. — *Environ. Manage.* 37(5): 703–711.  
<https://doi.org/10.1007/s00267-005-0016-6>
109. Booth D.T., Cox S.E., Meikle T., Zuuring H.R. 2008. Ground-cover measurements: assessing correlation among aerial and ground-based methods. — *Environ. manage.* 42(6): 1091–1100.  
<https://doi.org/10.1007/s00267-008-9110-x>
110. Gallegos Torell Å., Glimskär A. 2009. Computer-aided calibration for visual estimation of vegetation cover. — *J. Veg. Sci.* 20(6): 973–983.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01111.x>
111. Weltz M.A., Ritchie J.C., Fox H.D. 1994. Comparison of laser and field measurements of vegetation height and canopy cover. — *Water Resour. Res.* 30(5): 1311–1319.  
<https://doi.org/10.1029/93WR03067>
112. Kellomäki S. On the Relation between Biomass and Coverage in Ground Vegetation of Forest Stand. — *Silva Fenn.* 8(1): 20–46.  
<https://doi.org/10.14214/sf.a14739>
113. Muukkonen P., Mäkipää R. 2006. Empirical biomass models of understorey vegetation in boreal forests according to stand and site attributes. — *Boreal Environ. Res.* 11: 355–369.  
<http://www.borenv.net/BER/archive/pdfs/ber11/ber11-355.pdf>
114. *StatView*: StatView reference. 1999. Cary, NC, USA. 528 p.
115. Aune E.I., Kubíček F., Moen A., Øien D.-I. 1996. Biomass studies in semi-natural ecosystems influenced by scything at the Sølendet Nature Reserve, Central Norway. III. Tall herb birch forest. — *Ekológia (Bratislava)*. 15(3): 307–320.
116. Работнов Т.А. 1963. К методике проведения опытов на лугах. — *Вестник сельскохозяйственной науки*. 6: 56–68.
117. Малиновский К.А., Работнов Т.А. 1974. Изучение луговых биогеоценозов. — В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: С. 318–331.
118. Жулидова Т.В., Кашин А.С. 2006. Некоторые морфологические особенности и ресурсный потенциал *Helichrysum arenarium* (L.) Moench в связи с условиями произрастания. — *Бюлл. Бот. сада Саратовского Гос. Университета*. С. 98–104.  
[https://bbs.sgu.ru/system/files\\_force/2017/03/ilovepdf\\_merged-10-98-104.pdf?download=1](https://bbs.sgu.ru/system/files_force/2017/03/ilovepdf_merged-10-98-104.pdf?download=1)
119. Tausch R.J., Tueller P.T. 1990. Foliage biomass and cover relationships between tree- and shrub-dominated communities in pinyon-juniper woodlands. — *Great Basin Naturalist*. 50(2): 121–134.  
<https://www.jstor.org/stable/41712584>
120. Инометс М.А. 1976. Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота. — В сб.: Труды Печоро-Илычского Государственного заповедника. Вып. 13. Сыктывкар. С. 40–57.
121. Мазная Е.А. 2001. Влияние промышленных выбросов на состояние и структуру ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. (Кольский полуостров). — *Раст. ресурсы*. 37(3): 3–12.
122. Poschlod P., Kleyer M., Jackel A.K., Dannemann A., Tackenberg O. 2003. BIOPOP—a database of plant traits and internet application for nature conservation. — *Folia Geobot.* 38(3): 263–271.  
<https://doi.org/10.1007/BF02803198>
123. Joubert A.J., Myburgh W.J. 2014. A comparison of three dry matter forage production methods used in South Africa. — *Int. J. Ecology*. Article ID 314939  
<https://doi.org/10.1155/2014/314939>
124. Уткин А.И., Ермолова Л.С., Уткина И.А. 2008. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М. 292 с.
125. Жукова Л.А. 1998. Методы оценки внутривокупационного биоразнообразия травянистых растений в лесных экосистемах. — В сб.: Современные методы учета и рационального использования лесных ресурсов: Материалы докладов региональной науч.-практ. конф. Йошкар-Ола. С. 71–73.
126. Tackenberg O. 2007. A new method for non-destructive measurement of biomass, growth rates, vertical biomass distribution and dry matter content based on digital image analysis. — *Ann. Bot.* 99(4): 777–783.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm009>
127. Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сирич А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А. 2015. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами. — *Лесоведение*. (4): 243–254.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906214>

## Approaches to the Assessment of the Forest Herbaceous Layer Phytomass (Methods Review)

L. S. Ermolova\*

*Institute of Forest Science RAS, Moscow Region, vlg. Uspenskoe, Russia*

*\*e-mail: ls\_ermolova@list.ru*

**Abstract**—This paper overviews the methods for assessment of forest herbaceous layer phytomass and grass production, as the most informative bioindicators of the environmental conditions, utilization of habitat resources use, and their role in the forest community functioning. The summary and application of these methods in ecological and resource-related problems solving is given. The process of improving classical methods using modern devices and technologies is shown. The study justifies the need for and possible ways to improve the methods for assessing phytomass and grass production in the context of the new areas of biological science development: conservation of biodiversity, bioindication of habitat features, assessment and monitoring of forest resource potential at different spatial levels. Particular attention is paid to the development of the method of model plants, which, after establishing relevant regulatory framework, allows prompt non-destructive assessment of the forest herbaceous layer phytomass.

**Keywords:** biological productivity, methods for assessing phytomass, grass cover, forest phytocenoses, method of model plants

### ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to A.A. Maslov, Doctor of Biology, and Y.I. Gulbe, Candidate of Biology, for perusing the article, and for their valuable comments and advice. The work was performed within the framework of the state assignment AAAA-A19-119053090074-7.

### REFERENCES

1. *Brown D.* 1957. [Methods of Surveying and Measuring Vegetation]. Transl. from Engl. Moscow. 316 p. (In Russian)
2. *Vasilevich V.I.* 1969. [Statistical methods in geobotany]. Leningrad. 232 p. (In Russian)
3. *Newbould P.J.* 1967. Methods for estimating the primary production of forests. International Biological Programme. London.
4. *Rodin L.Ye., Remezov N.P., Bazilevich N.I.* 1968. [Guidelines for the study of the dynamics of biological circulation in phytocenoses]. Leningrad. 143 p. (In Russian)
5. *Utkin A.I.* 1975. [Biological Productivity of Forests: Research Methods and Results. Results of Science and Technology]. — In: [Forest Science and Forestry]. 4: 9–189. Moscow. (In Russian)
6. [Forest community research methods]. 2002. St. Petersburg. 240 p. (In Russian)
7. *Usoltsev V.A., Zalesov S.V.* 2005. [Methods for determining the biological productivity of plantations]. Ekaterinburg. 147 p. (In Russian)
8. *Sochava V.B., Lipatova V.V., Gorshkova A.A.* 1962. A tentative study of the complete productivity of the superterranean part of the herbage cover. — *Botanicheskii Zhurnal*. 47(4): 473–484.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1397&rid=pdf\\_0001388](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1397&rid=pdf_0001388) (In Russian)
9. *Brechtel J., Kubiček F.* 1968. Príspevok k poznaniu primárnej produkcie bylinnej vrstvy lesných spoločenstiev [Contribution to the knowledge of the primary production of the herbaceous layer of forest communities]. — *Biológia (Bratislava)*. 23(4): 305–316. (In Slovak)
10. *Kubiček F., Brechtel J.* 1970. Production and phenology of the herb layer in an Oak-Hornbeam forest. — *Biológia (Bratislava)*. 25(10): 651–66.
11. *Vašíček F.* 1985. Structure and biomass of the herb layer. — *Developments in Agricultural and Managed Forest Ecology*. 15(A): 171–238.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-99566-7.50010-X>
12. *Höhne H.* 1962. Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff und Stickstoffgehalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. [Comparative studies on mineral and nitrogen content as well as dry substance production of forest soil plants]. — *Arch. Forstwesen*. 11(10): 1085–1141. (In German)
13. *Kurbanov E.A.* 2002. [The carbon budget of pine ecosystems of the Volga-Vyatka region]. Yoshkar-Ola. 298 p. (In Russian)
14. *Vakurov A.D., Polyakova A.F.* 1982 [Cycle of nitrogen and ash elements in low-productive spruce forests of the northern taiga]. — In: [The cycle of chemicals in the forest]. Moscow. P. 20–43. (In Russian)

15. *Ermolova L.S.* 1986. [Ecological-phytocenotic groups and phytomass of grass cover]. – In: [Vertical-fractional distribution of phytomass in forests]. Moscow. P. 110–117. (In Russian)
16. *Karmanova I.V.* 1983. [Relationships between the individual's life form and productivity]. – *Zhurnal obshchey biologii*: 44(4): 461–467. (In Russian)
17. *Tereshenkova I.A.* 1962. [The effect of the ground vegetation in spruce forests on the litter stock and its nitrogen, phosphorus, and potassium content]. – *Botanicheskii Zhurnal*. 47(7): 995–1000.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1468&rid=pdf\\_0001459](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1468&rid=pdf_0001459) (In Russian)
18. *Kiselyova N.K., Karpachvskii L.O.* 1971. [Contribution of the herbaceous layer to the oak-spruce forest nutrient cycling]. – In: [Biological productivity and turnover of chemical elements in plant communities]. Leningrad. P. 235–240. (In Russian)
19. *Os'kina N.V., Ermolova L.S.* 1982. [Nitrogen content in soils, aboveground phytomass and annual production of gray alder forests]. – In: [Biological productivity of the Volga forests]. Moscow. C. 142–146. (In Russian)
20. *Guo Q., Rundel P.W.* 1997. Measuring dominance and diversity in ecological communities: choosing the right variables. – *J. Veg. Sci.* 8(3): 405–408.  
<https://doi.org/10.2307/3237331>
21. *Nilsson M.-Ch., Wardle D.A.* 2005. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. – *Front. Ecol. Environ.* 3(8): 421–428.  
[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0421:UVAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2)
22. *Maksimova V.F., Golubeva E.I.* 2008. Cenotic role of species populations of herbaceous layer in broadleaved-pine forests of the Eastern Sikhote-Alin Mountains. – *Vestnik Mosk. Universiteta. Seriya 5, Geografiya*. 4: 53–57.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=11668449> (In Russian)
23. *Telesnina V.M.* 2015. Postagrogenic dynamics of vegetation and soil properties during demutational succession in south taiga. – *Lesovedeniye*. 4: 293–306.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906220> (In Russian)
24. *Bolte A.* 2006. Biomass- und Elementforräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinald-Pfalz (BZE, EU Level II) [Biomass and elemental forums of the ground vegetation on areas of forest environment monitoring in Rheinald-Pfalz (BZE, EU Level II).] – In: *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B. Bd. 72*. 80 p.
25. *Vakurov A.D., Polyakova A.F.* 1982 [Cycle of nitrogen and ash elements in a 35-year-old aspen]. – In: [The cycling of matter in the forest]. Moscow. P. 44–54. (In Russian)
26. *Bolte A., Lambertz B., Steinmeyer A., Kallwelt K., Meesenburg H.* 2004. Zur Funktion der Bodenvegetation im Nährstoffhaushalt von Wäldern – Studien auf Dauersbeobachtungsflächen des EU Level II-Programms in Norddeutschland. [On the function of soil vegetation in the nutrient balance of forests – studies on permanent observation areas of the EU Level II program in Northern Germany]. – *Forstarchiv*. 75: 207–219.
27. *Gilliam F.S.* 2007. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. – *BioScience*. 57(10): 845–858.  
<https://doi.org/10.1641/B571007>
28. *Klink U., Fröhlich D.* 2009. Application of the phytomass and elemental stock model “PhytoCalc” under clear-cut conditions. – *Allg. Forst Jagdztg*. 180: 15–21.  
<https://www.sauerlaender-verlag.com/download/02-klinck/?wpdmdl=1330>
29. *Heinrichs S., Bernhardt-Römermann M., Schmidt W.* 2010. The estimation of aboveground biomass and nutrient pools of understorey plants in closed Norway spruce forests and on clearcuts. – *Eur. J. For. Res.* 129(4): 613–624.  
<https://doi.org/10.1007/s10342-010-0362-7>
30. *Hughes M.K.* 1970. Ground vegetation and forest litter production. – In.: *Methods of study in soil ecology: Proceedings of the Paris symposium organized by UNESCO and the International Biological Programme*. UNESCO, Paris. P. 145–150.  
<https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000015320>
31. *Dymov A.A., Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V., Rakina D.A.* 2012. Tree waste in an aboriginal spruce forest and mixed stands. – *Lesnoy zhurnal (Russian forestry journal)*. 48(3): 7–18. (In Russian)  
<http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/e87/gkujl.pdf>
32. *Popova E.P., Shugaley I.S.* 2000 [The formation and biological activity of litter under coeval crops of the main forest-forming species of Siberia.] – *Lesovedeniye*. 6: 32–38. (In Russian)
33. *Macfarlane C., Ogden G.N.* 2012. Automated estimation of foliage cover in forest understorey from digital nadir images. – *Methods Ecol. Evol.* 3(2): 405–415.  
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00151.x>
34. *Ermolova L.S., Gulbe A.Ya., Lunkova N.F.* 2017. The role of living ground cover in the forest: the views of G.F. Morozov and the current state of the issue. – In: [Contemporary problems of botany and nature protection: Sci. articles of In-

- tern. scientific-practical conf., dedicated to the 150th anniversary of G.F. Morozov]. Simferopol. P. 31–37. (In Russian)
35. *Bazilevich N.I., Puzachenko Y.G.* 1980. [Organization of observations and research under the geosystem monitoring in biosphere reserves program]. – *Izvestiya AN SSSR. Ser. geograf.* 2: 120–129. (In Russian)
  36. *Utkin A.I., Rozhdestvensky S.G., Gulbe Y.I., Kaplina N.F.* 1988. [Productive invariance of the forest stands]. – *Lesovedeniye.* 2: 12–23. (In Russian)
  37. *Pieper R.D.* 1988. Rangeland vegetation productivity and biomass. – In: *Vegetation science applications for rangeland analysis and management. Handbook of vegetation science, vol 14.* Dordrecht: P. 449–467.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-009-3085-8\\_18](https://doi.org/10.1007/978-94-009-3085-8_18)
  38. *Chiarucci A., Wilson J.B., Anderson B.J., De Dominicis V.* 1999. Cover versus biomass as an estimate of species abundance: does it make a difference to the conclusions? – *J. Veg. Sci.* 10(1): 35–42.  
<https://doi.org/10.2307/3237158>
  39. *Peet R., Wentworth T.R., White P.S.* 1998. A flexible, multipurpose method for recording vegetation composition and structure. – *Castanea.* 63(3): 262–274.
  40. *Schulze L.-M., Bolte A., Schmidt W., Eichhorn J.* 2009. Phytomfss, Litter and Net Primary Production of Herbaceous Layer. – In: *Functioning and Management of European Beech Ecosystems.* Berlin, Heidelberg: 155–181.  
[https://doi.org/10.1007/b82392\\_11](https://doi.org/10.1007/b82392_11)
  41. *Dengler J.* 2009. A flexible multi-scale approach for standardised recording of plant species richness patterns. – *Ecol. Indic.* 9(6): 1169–1178.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.02>
  42. *Serbin Sh.P., Gower S.T., Ahl D.E.* 2009. Canopy dynamics and phenology of a boreal black spruce wildfire chronosequence. – *Agric. For. Meteorol.* 149(1): 187–204.  
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.08.001>
  43. *Damgaard C.* 2012. Trend analyses of hierarchical pin-point cover data. – *Ecology.* 93(6): 1269–1274.  
<https://doi.org/10.1890/11-1499.1>
  44. *Barkaoui K., Bernard-Verdier M., Navas M.L.* 2013. Questioning the Reliability of the Point Intercept Method for Assessing Community Functional Structure in Low-Productive and Highly Diverse Mediterranean Grasslands. – *Folia Geobot.* 48(3): 393–414.  
<https://doi.org/10.1007/s12224-013-9172-2>
  45. *Cole D.N., Bayfiel N.G.* 1993. Recreational trampling of vegetation: standard experimental procedures. *Biol. Conserv.* 63(3): 209–215.  
[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90714-C](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90714-C)
  46. *Piscová V., Kanka R., Krajčí J.P., Barancok P.* 2011. Short-term trampling experiments in the *Juncetum trifidi* Krajina 1933 association. – *Ekológia (Bratislava).* 30(3): 322–333.  
[https://doi.org/10.4149/ekol\\_2011\\_03\\_322](https://doi.org/10.4149/ekol_2011_03_322)
  47. *Yarmishko V.T.* 2012. Plant state and productivity of the overground in pine forests under aeroindustrial contamination on European North. – *Advances in current natural sciences.* 11:18–21.  
<https://s.natural-sciences.ru/pdf/2012/11-1/3.pdf> (In Russian)
  48. [Manual for Integrated Monitoring. International Cooperative Program on Integrated Monitoring of Air Pollution Effects on Ecosystems Vers. 04.12.2013]. Transl. from Engl. 2013. Moscow. 153 p.  
[http://downloads.igce.ru/publications/ICP\\_IM\\_Manuals/Manual\\_rus\\_04122013.pdf](http://downloads.igce.ru/publications/ICP_IM_Manuals/Manual_rus_04122013.pdf) (In Russian)
  49. *Dokhman G.I., Porokhovnik P.E.* 1953. [Excerpts on the history of Russian phytocenology]. – *Botanicheskii Zhurnal.* 38 (2): 300–306. (In Russian)
  50. *Trass Kh.Kh.* 1976. [Geobotany. History and modern development trends]. Leningrad. 252 p. (In Russian)
  51. *Pechanec J.F., Pickford G.D.* 1937. A comparison of some methods used in determining percentage utilization of range grasses. – *J. Agr. Res.* 54: 753–765.  
<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19371404100>
  52. *Yaroschenko P.D.* 1967. On the methods for the determination of yields of swards by the height and cover. – *Byulletin of Moscow society of Naturakists, Biological series.* 72(4): 120–123.  
[http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip\\_1967\\_072\\_4.djvu](http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_1967_072_4.djvu) (In Russian)
  53. *Carpenter A.T., West N.E.* 1987. Validating the reference unit method of aboveground phytomass estimation on shrubs and herbs. – *Vegetatio* 72(2): 75–79.  
<https://doi.org/10.1007/bf00044836>
  54. *Tonteri T.* 1990. Inter-observer variation in forest vegetation cover assessments. – *Silva Fennica.* 1990. 4(2): 189–196.  
<https://doi.org/10.14214/sf.a15575>
  55. *Klimeš L.* 2003. Scale-dependent variation in visual estimates of grassland plant cover. – *J. Veg. Sci.* 14(6): 815–821.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02214.x>



56. *Muukkonen P., Mäkipää R., Laiho., Mikkinen K., Vasander H., Finer L.* 2006. Relationship between Biomass and Percentage Cover in Understorey Vegetation of Boreal Coniferous Forests. – *Silva Fenn.* 40(2): 231–245. <https://doi.org/10.14214/sf.340>
57. *Vittoz P., Guisan A.* 2007. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. – *J. Veg. Sci.* 18(3): 413–422. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02553.x>
58. *Wiegert R.G.* 1962. The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. – *Ecology.* 43(1): 125–129. <https://doi.org/10.2307/1932047>
59. *Donitã N.* 1972. Zahl und Größe der Probeflächen bei der direkten Bestimmung der Krautschicht-Biomasse im Walde. – *Oecolog. Plantar.* 7: 85–94.
60. *Belonogova T.V.* 1973. [Biological productivity of the lower layers of vegetation of pine phytocenoses in Karelia: Abst. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. Petrozavodsk. 23 p. (In Russian)
61. *Dymina G.L.* 1976. The value of the size and shape of the registration sites in determining the production of grass in meadow communities. – *Ekologiya.* 3: 34–39. (In Russian)
62. *Ahmed J., Bonham C.D., Laycock W.A.* 1983. Comparison of techniques used for adjusting biomass estimates by double sampling. – *J. Range Manage.* 36(2): 217–221. <https://doi.org/10.2307/3898166>
63. *Hormay A.L.* 1949. Getting better records of vegetation changes with the line interception method. – *J. Range Manage.* 2(2): 67–69. <https://doi.org/10.2307/3894545>
64. *Borisova I.V., Popova T.A.* 1966. The significance of investigation of specific biomorphological features of plants for the elaboration of the methods for estimation of their biological productivity. – *Botanicheskii Zhurnal.* 51(9): 1289–1292. [http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2558&rid=pdf\\_0002549](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2558&rid=pdf_0002549) (In Russian)
65. *Hermy M.* 1988. Accuracy of visual cover assessments in predicting standing crop and environmental correlation in deciduous forests. – *Vegetatio.* 75(1–2): 57–64. <https://doi.org/10.1007/BF00044626>
66. *Bolte A., Anders S., Roloff A.* 2002. Schätzmodelle zum oberirdischen Vorrat der Waldbodenflora an Trockensubstanz-, Kohlenstoff und Makronährelementen [Assessment models for dry weight and storage of carbon and nutrients in forest ground vegetation]. – *Allg. Forst Jagdztg.* 173(4): 57–66. <https://www.sauerlaender-verlag.com/download/afjz-2002-heft-4/?wpdmdl=1819> (In German)
67. *Ignatyeva L.A.* 1965. Determination of the full productivity of the aboveground part of the herbage of a birch-aspens forest. – *Izvestiya Sib. otd. Akad. Nauk SSSR. Ser. Biology and Medicine.* 8(2): 62–67. (In Russian)
68. *Khrantsova N.F.* 1974. A statistic method of determination of grass coenoses the bioproductivity. – *Botanicheskii Zhurnal.* 59(6): 815–825. [http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3905&rid=pdf\\_0003896](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3905&rid=pdf_0003896) (In Russian)
69. *Ramenskii L.G.* 1966. [Direct and combined methods for quantifying land cover]. – *Trudy MOIP.* 27: 17–45. (In Russian)
70. *Ramenskii L.G.* 1971. [Selected works. Problems and methods of studying land cover]. Leningrad. 334 c. (In Russian)
71. *Olson B.E., Walander R.T., Beaver J.M.* 2000. Comparing nondestructive measures of forage structure and phytomass. – *Can. J. Plant Sci.* 80(3): 565–573. <https://doi.org/10.4141/P99-073>
72. *Zeng H.-Q., Liu Q.-J., Feng Z.-W., Ma Z.-Q.* 2010. Biomass equations for four shrub species in subtropical China. – *J. For Res.* 15(2): 83–90. 15: 83–90. <https://doi.org/10.1007/s10310-009-0150-8>
73. *Ipatov V.S.* 1962. On the correlation between the projective cover and the weight of herbaceous plants. – *Botanicheskii Zhurnal.* 47(7): 991–992. [http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1466&rid=pdf\\_0001457](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=1466&rid=pdf_0001457) (In Russian)
74. *Alaback P.B.* 1986. Biomass regression equations for understory plants in coastal Alaska: effects of species and sampling design on estimates. – *Northwest Sci.* 60(2): 90–103.
75. *Gilliam F.S., Turrill N.L.* 1993. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. – *B. Torrey Bot. Club.* 120(4): 445–450. <https://doi.org/10.2307/2996749>
76. *Röttgermann M., Steinlein T., Beyschlag W., Dietz H.* 2000. Linear relationships between aboveground biomass and plant cover in low open herbaceous vegetation. – *J. Veg. Sci.* 11(1): 145–148. <https://doi.org/10.2307/3236786>

77. *Buzuk G.N.* 2013. The nature of the links between the projective covering and the yield of shoots of cowberries in the moss green pine forest. — *Vestnik farmatsii.* 4(62): 44–49. (In Russian)
78. *Kirmse R.D., Norton B.E.* 1985. Comparison of the reference unit method and dimensional analysis methods for two large shrubby species in the Caatinga woodlands. — *J. Range Manage.* 38(5): 425–428.  
<https://doi.org/10.2307/3899714>
79. *Jonasson S.* 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. — *Oikos.* 52(1): 101–106.  
<https://doi.org/10.2307/3565988>
80. *Bråthen K.A., Hagberg O.* 2004. More efficient estimation of plant biomass. — *J. Veg. Sci.* 15(5): 653–660.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02307.x>
81. *Rudenko E.V., Buzuk G.N., Kuzmicheva N.V.* 2016. Non-linear format of the dependency between phytomass and projective cover of *Convallaria majalis* in different environmental conditions. — *Vestnik farmatsii.* 4(74): 25–30. (In Russian)
82. *Druzhinina N.P.* 1968. [The experience of using statistical processing methods in determining the productivity of the aerial part of the grass stand]. — *Botanicheskii Zhurnal.* 58(8): 1138–1144. (In Russian)
83. *Winkworth R.E., Perry R.A., Rossetti C.O.* 1962. A comparison of methods of estimating plant cover in an arid grassland community. — *J. Range Manage.* 15(4): 194–196.  
<https://doi.org/10.2307/3895247>
84. *Krajina V.J.* 1933. Die Pflanzengesellschaften des Mlynica-Tales in den Vysoke Tatry (Hohe Tatra). Mit besonderer Berücksichtigung des ökologischen Verhältnisse. — *Bot. Centralbl. Beih. Abt. II.* 50: 774–957; 51: 1–224.
85. *Wilson J.B.* 2011. Cover plus: ways of measuring plant canopies and the terms used for them. — *J. Veg. Sci.* 22(2): 197–206.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01238.x>
86. *Buzuk G.N., Sozinov O.V.* 2014. Accounting methods of plants projective cover: comparative evaluation using phot sites. — *Izvestia of Samara Scientific Center RAS.* 16(5): 1644–1649.  
[http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2014/2014\\_5\\_1644\\_1649.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2014/2014_5_1644_1649.pdf) (In Russian)
87. *Sozinov O.V., Buzuk G.N.* 2014. Optimization of geobotanical method of points in the terms of scaling the accounting plot. — *Nauchnye vedomosti BelGU. Ser. Estestvennye nauki.* 28(17(188)): 64–69.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22411753> (In Russian)
88. *Fedorov N.I., Zhigunova S.N., Mikhailenko O.I., Samoilova L.Yu.* 2010. Methodology of estimation the efficiency of medicinal species in vegetative communities, described in the system of Brown-Blanquet ecological-floristic classification. — *Izvestia of Samara Scientific Center RAS.* 12(1(3)): 846–849.  
[http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2010/2010\\_1\\_846\\_849.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2010/2010_1_846_849.pdf) (In Russian)
89. *Kubiček F.* 1976. Growth and development of *Asperula odorata* L. in an oak-hornbeam ecosystem. — *Biologia.* 31(1): 41–53.
90. *Walter C.A., Burnham M.B., Gilliam F.S., Peterjohn W.T.* 2015. A reference-based approach for estimating leaf area and cover in the forest herbaceous layer. — *Environ. Monit. Assess.* 187(10): 657.  
<https://doi.org/10.1007/s10661-015-4878-7>
91. *Kercher S.M., Frieswyk C.B., Zedler J.B.* 2003. Effects of sampling teams and estimation methods on the assessment of plant cover. — *J. Veg. Sci.* 14(6): 899–906.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02223.x>
92. *Drew W.B.* 1944. Studies on the use of the point-quadrat method of botanical analysis of mixed pasture vegetation. — *J. Agric. Res.* 69(7): 289–298.
93. *Greig-Smith P.* 1967. Quantitative plant ecology. Transl. from Engl. Moscow. 359 p. (In Russian)
94. *Bonham C.D., Clark D.L.* 2005. Quantification of plant cover estimates. — *Grassl. Sci.* 51(2): 129–137.  
<https://doi.org/10.1111/j.1744-697X.2005.00018.x>
95. *Hanley T.A.* 1978. A Comparison of the Line-Interception and Quadrat Estimation Methods of Determining Shrub Canopy Coverage. — *J. Range Manage.* 31(1): 60–62.  
<https://doi.org/10.2307/3897638>
96. *Gorin V.I., Savkuna S.N.* 1990. On the correlation between the projective cover and the mass of herbaceous plants. — *Botanicheskii Zhurnal.* 75(1): 111–115. (In Russian)
97. *Dietz H., Steinlein T.* 1996. Determination of plant species cover by means of image analysis. — *J. Veg. Sci.* 7(1): 131–136.  
<https://doi.org/10.2307/3236426>
98. *Floyd D.A., Anderson J.E.* 1987. A comparison of three methods for estimating plant cover. — *J. Ecol.* 75(1): 221–228.  
<https://doi.org/10.2307/2260547>
99. *Ganguli A.C., Vermeire L.T., Mitchell R.B., Wallace M.C.* 2000. Comparison of four nondestructive techniques for estimating standing crop in shortgrass plains. — *Agron. J.* 92(6): 1211–1215.  
<https://doi.org/10.2134/agronj2000.9261211x>

100. Johnson P.S., Johnson C.L., West N.E. 1988. Estimation of phytomass for ungrazed crested wheatgrass plants using allometric equations. – J. Range Manage. 41(5): 421–425.  
<https://doi.org/10.2307/3899582>
101. Frank D.A., McNaughton S.J. 1990. Aboveground biomass estimation with the canopy intercept method: a plant growth form caveat. – Oikos 57: 57–90.  
<https://doi.org/10.2307/3565736>
102. Kosykh N.P., Koronatotva N.G., Naumova N., Titlyanova A.A. 2008. Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia. – Wetl. Ecol. Manag. 16(2): 139–153.  
<https://doi.org/10.1007/s11273-007-9061-7>
103. Kiljdiushevsky I.D. 1970. A tentative method of estimating the phytomass of moss *Thuidium recognitum* (HEDW.) LINDB. Based on its height and cover. – Botanicheskii Zhurnal. 55(9): 1316–1319.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2977&rid=pdf\\_0002968](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2977&rid=pdf_0002968) (In Russian)
104. Uspenskaya I.M. 1966. The determination of the mass of moss carpet in three types of broad-leaved spruce forests in connection with their parcellar structure. – Botanicheskii Zhurnal. 51(12): 1706–1708.  
[http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2619&rid=pdf\\_0002610](http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=2619&rid=pdf_0002610) (In Russian)
105. Vanha-Majamaa I., Salemaa M., Tuominen S., Mikkola K. 2000. Digitized photographs in vegetation analysis – a comparison of cover estimates. – Appl. Veg. Sci. 3(1): 89–94.  
<https://doi.org/10.2307/1478922>
106. Richardson M.D., Karcher D.E., Purcell L.C. 2001. Quantifying Turfgrass Cover Using Digital Image Analysis. – Crop Sci. 41(6): 1884–1888.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1884>
107. Tomasel F.G., Paruelo J.M., Abras G., Ballarin V., Moler E. 2001. A chromaticity-based technique for estimation of above-ground plant biomass. – Appl. Veg. Sci. 4(2): 207–212.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2001.tb00489.x>
108. Seefeldt S.S., Booth D.T. 2006. Measuring Plant Cover in Sagebrush Steppe Rangelands: A Comparison of Methods. – Environ. Manage. 37(5): 703–711.  
<https://doi.org/10.1007/s00267-005-0016-6>
109. Booth D.T., Cox S.E., Meikle T., Zuuring H.R. 2008. Ground-cover measurements: assessing correlation among aerial and ground-based methods. – Environ. Manage. 42(6): 1091–1100.  
<https://doi.org/10.1007/s00267-008-9110-x>
110. Gallegos Torell Å., Glimskär A. 2009. Computer-aided calibration for visual estimation of vegetation cover. – J. Veg. Sci. 20(6): 973–983.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01111.x>
111. Weltz M.A., Ritchie J.C., Fox H.D. 1994. Comparison of laser and field measurements of vegetation height and canopy cover. – Water Resour. Res. 30(5): 1311–1319.  
<https://doi.org/10.1029/93WR03067>
112. Kellomäki S. 1974. On the Relation between Biomass and Coverage in Ground Vegetation of Forest Stand. – Silva Fenn. 8(1): 20–46.  
<https://doi.org/10.14214/sf.a14739>
113. Muukkonen P., Mäkipää R. 2006. Empirical biomass models of understorey vegetation in boreal forests according to stand and site attributes. – Boreal Environ. Res. 11: 355–369.  
<http://www.borenav.net/BER/archive/pdfs/ber11/ber11-355.pdf>
114. StatView: StatView reference. 1999. Cary, NC, USA. 528 p.
115. Aune E.I., Kubíček F., Moen A., Øien D.-I. 1996. Biomass studies in semi-natural ecosystems influenced by scything at the Sølendet Nature Reserve, Central Norway. III. Tall herb birch forest. – Ekológia (Bratislava). 15(3): 307–320.
116. Rabotnov T.A. 1963. [To the methodology of experiments in meadows]. – Vestnik sel'skohozyajstvennoj nauki. 6: 56–68. (In Russian)
117. Malinovsky K.A., Rabotnov T.A. 1974. [Study of meadow biogeocenoses]. – In: [Program and methods of the biogeocoenological studies]. Moscow. P. 318–331. (In Russian)
118. Zhulidova T.V., Kashin A.S. 2006. [Some morphological features and resource potential of *Helichrysum arenarium* (L.) Moench in connection with growing conditions]. – Byull. Bot. Sada. Saratovskogo Gos. Universiteta. 5(1): 98–104.  
[https://bbs.sgu.ru/system/files\\_force/2017/03/ilovepdf\\_merged-10-98-104.pdf?download=1](https://bbs.sgu.ru/system/files_force/2017/03/ilovepdf_merged-10-98-104.pdf?download=1) (In Russian)
119. Tausch R.J., Tueller P.T. 1990. Foliage biomass and cover relationships between tree- and shrub-dominated communities in pinyon-juniper woodlands. – Great Basin Naturalist. 50(2): 121–134. Article 4.  
<https://scholarsarchive.byu.edu/gbn/vol50/iss2/4>
120. Ipomets M.A. 1976. [Sphagnum cover productivity on the example of the Goose bog]. – In: Trudy Pechoro-Ilychskogo Gosudarstvennogo zapovednika. V. 13. Syktyvkar. P. 40–57. (In Russian)

121. *Maznaya E.A.* 2001. [Influence of industrial emissions on the state and structure of coenopopulations of *Vaccinium myrtillus* L. and *V. vitis-idaea* L. (Kola Peninsula)]. – *Rastitelnye resursy*. 37(3): 3–12. (In Russian)
122. *Poschlod P., Kleyer M., Jackel A.K., Dannemann A., Tackenberg O.* 2003. BIOPOP – a database of plant traits and internet application for nature conservation. – *Folia Geobot.* 38(3): 263–271.  
<https://doi.org/10.1007/BF02803198>
123. *Joubert A.J., Myburgh W.J.* 2014. A comparison of three dry matter forage production methods used in South Africa. – *Int. J. Ecology*. Article ID 314939  
<https://doi.org/10.1155/2014/314939>
124. *Utkin A.I., Ermolova L.S., Utkina I.A.* 2008. [Surface area of forest plants: essence, parameters, use]. Moscow. 292 p. (In Russian)
125. *Zhukova L.A.* 1998. [Methods for assessing the intrapopulation biodiversity of herbaceous plants in forest ecosystems]. – In: [Proceedings of the Regional scientific and practical conf.: Modern methods of forest resources inventorying and rational use]. Yoshkar-Ola. P. 71–73. (In Russian)
126. *Tackenberg O.* 2007. A new method for non-destructive measurement of biomass, growth rates, vertical biomass distribution and dry matter content based on digital image analysis. – *Ann. Bot.* 99(4): 777–783.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm009>
127. *Lukina N.V., Isaev N.S., Khryshen' A.M., Onuchin A.A., Sirin A.A., Gagarin Yu.N., Bartalyov S.A.* 2015. Research priorities in forest science – the basis for sustainable forest management. – *Lesovedeniye*. (4): 243–254. (In Russian)  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23906214>