

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ ФИТОИНДИКАЦИИ ДЛЯ ОЦЕНКИ СВЯЗИ СОДЕРЖАНИЯ АЗОТА В РАСТЕНИЯХ С УСЛОВИЯМИ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ПОДМОСКВЬЯ)

© 2023 г. Е. В. Зубкова^{1,*}, М. Н. Стаменов^{1,**}, И. В. Припутина^{1,***}, В. И. Грабовский^{1,2,****}

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН — обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Пушкинский научный центр биологических исследований РАН”

Институтская ул., 2/2, Пушкино, Московская обл., 142290, Россия

²Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997, Россия

*e-mail: zubkova@pbcras.ru

**e-mail: stamenov@pbcras.ru

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

****e-mail: wgrab057@gmail.com

Поступила в редакцию 16.06.2022 г.

После доработки 28.09.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Выявлена связь химического состава растений с условиями их произрастания. Исследование проведено по материалам геоботанических описаний 15 пробных площадок размером 100 м² в подзоне хвойно-широколиственных лесов на юге Московской области. С применением двух методов фитоиндикации (по индикаторным видам Воробьева-Погребняка и по шкале Цыганова) получена оценка богатства почв. Определено содержание азота в органах растений, образцах лесной подстилки и почвы. Анализ данных показал наличие корреляции между типами лесорастительных условий и баллами по шкале богатства почв азотом Цыганова для условий Южного Подмосквья. Содержание азота в лесной подстилке имеет высокую достоверную связь с типами условий местообитания. Показано, что растения из местообитаний, более богатых азотом по шкале Цыганова, имеют более высокое содержание азота в листьях, стеблях и корневищах, чем растения, произрастающие в почвенных условиях с меньшим количеством азота. Проведенное исследование подтверждает правомерность использования фитоиндикационных шкал для оценки богатства почв.

Ключевые слова: тип лесорастительных условий, шкала Цыганова, травяно-кустарничковый ярус

DOI: 10.31857/S0006813623100095, **EDN:** HXKNBK

Фитоиндикация широко используется в геоботанических и экологических исследованиях в нашей стране и за рубежом для оценки условий произрастания растительных сообществ (Vorob'ev, 1953; Larin, 1953; Viktorov, 1955; Pogrebnyak, 1955; Ramenskiy et al., 1956; Kozlovskiy et al., 1959; Vinogradov, 1964; Tsatsenkin, 1967; Tsyganov, 1976, 1983; Osnovnye..., 1999; Seledets, 2000, 2011; Bekmansurov, Zhukova, 2000; Komarova et al., 2003; Korolyuk, 2007; Khanina, 2019; Barmin et al., 2010; Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1991; Didukh, Plyuta, 1994; Landolt et al., 2010; Sozinov, 2018; и др.). Метод фитоиндикации основан на экологической индивидуальности растений (Ramenskiy, 1924). Удобство метода заключается в возможности охарактеризовать абиотические и биотические условия на однородных по растительности участках с нивелированием локальных неоднородностей и

сезонных изменений. Оценка условий проводится по данным о границах толерантности по конкретному фактору всех растений, встреченных на пробной площадке. В шкалах разных авторов для растений-индикаторов приводятся балловые характеристики условий их обитания в виде перечня (Vorob'ev, 1953; Pogrebnyak, 1955), диапазона экологической амплитуды (Ramenskiy et al., 1956; Tsyganov, 1983) или оптимума (Ellenberg, 1991; Landolt, 1977). На основании списка растений для исследуемой территории выполняется интегральная оценка экологических условий. Значительный объем публикаций посвящен обзорам результатов и обсуждению методов расчета индикаторных показателей по данным геоботанических описаний (Didukh, Plyuta, 1994; Zhukova et al., 2010; Zubkova, 2011; Ipatov, 2014; Zolotova, Ivanova, 2015; Buzuk, 2018; Persson, 1981; Diekmann, 2003;

Tyler et al., 2021 и др.). Недостатком метода является в большинстве случаев отсутствие конкретных измеренных показателей, которые необходимы, например, при математическом моделировании. Работ по соотносению баллов индикации и измеренных показателей для территории России выполнено немного (Migunova, 1993; Didukh, Plyuta, 1994; Zaugol'nova et al., 1998; Barmin et al., 2010; Buzuk, 2018; Babeshina et al., 2011; и др.), поэтому ценны любые сведения, позволяющие провести сопоставление оценок, полученных методами фитоиндикации, и физико-химических показателей, отражающих состояние разных компонентов лесных биогеоценозов и измеренных традиционными методами. Лабораторией моделирования экосистем ИФХиБПП РАН проводятся исследования, направленные на анализ пространственной неоднородности экологических условий лесных сообществ (Nadporozhskaya et al., 2018; Shanin et al., 2018, 2020; Zubkova et al., 2022a, b). В статье рассматривается соотношение данных о содержании азота в органах доминирующих растений-индикаторов почвенного богатства и характеристиками почвенных условий лесных биогеоценозов.

Рассмотрены два метода фитоиндикации. Метод оценки типов лесорастительных условий, или, иначе, типов условий местообитаний (Vogob'ev, 1953; Pogrebnyak, 1955) широко применяется в лесоводстве для характеристики почвенных и гидрологических условий лесных земель, определяющих рост и продуктивность лесов (Kozlovskiy et al., 1959; Groshev et al., 1980; Normativy..., 1993; Lesoustroitel'naya..., 2008; Khanina, 2019). В геоботанике и экологии чаще используется метод оценки почвенных условий по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Pochvennye..., 2006; Zhukova et al., 2010; Pripulina et al., 2014, 2015; Buzuk, 2018; Gostev, 2020; и др.). Ранее было показано совпадение оценок тенденций изменения условий по диапазонным шкалам Д.Н. Цыганова с результатами, полученными по точечным шкалам Е. Ландольта, (Shirokikh, Martynenko, 2009; Zubkova, 2011) и Г. Элленберга (Shirokikh, Martynenko, 2009; Zubkova, 2011, 2012; Komarov, Zubkova, 2012; Pripulina et al., 2014, 2015). Для удобства работы со шкалами Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983), Л.Г. Раменского с соавторами (Ramenskiy et al., 1956), Г. Элленберга (Ellenberg, 1991) и Е. Ландольта (Landolt et al., 2010) создана и используется компьютерная программа, позволяющая быстро проводить необходимые расчеты (Zubkova et al., 2008; Grokhlina, Khanina, 2015). Таблицы с данными по шкалам Д.Н. Цыганова (Tsyganov, 1983) приводятся на сайте “Ценофонд лесов Европейской России” (Zaugol'nova, Morozova, 2006; Tsenofond, 2006).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые исследования проводились в 2018–2021 гг. на юге Московской области в хвойных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесах. Участки исследований расположены в Южном Подмоскowie на левом и правом берегах реки Оки в пределах широтного участка ее долины между городами Серпухов и Пушкино. Растительные сообщества ключевых участков 1–10 на левобережье (табл. 1) представлены сосняками бореальными (зеленомошно-лишайниковыми, зеленомошно-кустарничковыми); сосняками сложными (с липой и кленом) и липняками неморальными. В почвенном покрове им соответствуют дерново-подбуры, подзолы иллювиально-железистые и торфяно-подзолы иллювиально-гумусовые глееватые песчано-супесчаного гранулометрического состава (Nadporozhskaya et al., 2018; Pripulina et al., 2020). Растительные сообщества ключевых участков правого берега (11–15) представлены сосняками сложными и липняками неморальными (табл. 1), на серых среднесуглинистых почвах (Dmitrakov, 1979).

При закладке пробных площадок выбирались участки леса с доминированием определенных видов растений травяно-кустарничкового яруса в разных лесных сообществах однородные по условиям рельефа. Основные характеристики ключевых участков приведены в таблице 1. Для каждой пробной площадки размером 10 × 10 м было составлено геоботаническое описание (Polevaia..., 1964; Ipatov, Mirin, 2008). Латинские названия растений приводятся по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995). Латинские названия типа леса даны по “Ценофонду лесов Европейской России” (Tsenofond..., 2006).

На всех ключевых участках были отобраны образцы растений травяно-кустарничкового яруса, доминирующих в исследуемых сообществах в разные сроки вегетации. Образцы растений каждого вида отбирали целиком, включая корни и корневища, с площадок 0.25 × 0.25 м (не менее чем в трехкратной повторности). Всего отобрано 16 доминирующих видов для определения содержания азота в их органах (в скобках указано суммарное число образцов растений каждого вида): *Aegopodium podagraria* (25), *Anemonoides ranunculoides* (3), *Ajuga reptans* (3), *Asarum europaeum* (3), *Calamagrostis arundinacea* (12), *Carex pilosa* (18), *Convallaria majalis* (12), *Corydalis solida* (3), *Galeobdolon luteum* (6), *Impatiens parviflora* (6), *Mercurialis perennis* (3), *Oxalis acetosella* (14), *Pteridium aquilinum* (6), *Pulmonaria obscura* (9), *Vaccinium myrtillus* (9), *Vaccinium vitis-idaea* (6). Подземные органы отмывали в проточной воде. Фракции биомассы разбирали по органам (листья, стебли или черешки листьев, корневища, корни), высушивали в помещении до воздушно-сухого состояния, а затем в сушильном

Таблица 1. Краткая характеристика ключевых участков
Table 1. Brief description of key plots

№	Тип леса Forest type	Характеристика древесного яруса Tree stand characteristics				Доминанты травяно-кустарничкового яруса Dominants of ground cover	Координаты Coordinates
		Формула древостоя ¹ Canopy composition ¹	Средний возраст, лет Average age, years	Высота, м Height, m	Сомкнутость крон Crown density		
1	Сосняк зеленомошно-лишайниковый <i>Pineta sylvestris hylocomioso-cladiposa</i>	10С	60–70	24–28	0.8	<i>Convallaria majalis</i> L.	N 54°52'46", E 37°31'24"
2	Сосняк кустарничково-зеленомошный <i>Pineta sylvestris fruticuloso-hylocomiosa</i>	9С1Б	60–70	28–30	0.8	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	N 54°54'10", E 37°39'56"
3	Сосняк кустарничково-зеленомошный <i>Pineta sylvestris fruticuloso-hylocomiosa</i>	9С1Б	60–70	28–30	0.8	<i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	N 54°54'09", E 37°39'57"
4	Сосняк кустарничково-зеленомошный <i>Pineta sylvestris fruticuloso-hylocomiosa</i>	10С		20–22	0.5–0.6	<i>Convallaria majalis</i>	N 54°51'08", E 37°54'47"
5	Сосняк с елью кустарничково-зеленомошный <i>Pineta sylvestris fruticuloso-hylocomiosa</i>	5С5Е	70–80	22–25	0.8	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	N 54°53'18", E 37°33'26"
6	Сосняк сложный <i>Pineta sylvestris fruticuloso-hylocomiosa</i> Сосняк сложный <i>Pineta sylvestris composita (nemoro-boroheg-bosa)</i>	4С4Б2Е+Лп	70–80	22–25	0.8	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth., <i>Convallaria majalis</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn, <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	N 54°53'19", E 37°33'48"
7	Сосняк сложный <i>Pineta sylvestris composita (nemoro-boroheg-bosa)</i>	4С3Лп2Ос1 Б ед. Д	90–120	22–25	0.7–0.8	<i>Aegopodium podagraria</i> L., <i>Asarum europaeum</i> L. <i>Carex pilosa</i> Scop., <i>Galeobdolon luteum</i> L., <i>Impatiens parviflora</i> DC., <i>Mercurialis perennis</i> L., <i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	N 54°54'6", E 37°44'3"
8	Сосняк сложный со вторым подъярусом из ели <i>Pineta sylvestris composita (nemoro-boroheg-bosa)</i>	6С3Б1Лп +Е	70–80	22–25	0.7–0.8	<i>Convallaria majalis</i> , <i>Oxalis acetosella</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i>	N 54°54'06", E 37°39'15"

Таблица 1. Окончание

№	Тип леса Forest type	Характеристика древесного яруса Tree stand characteristics				ТЛУ ² TSC ²	Доминанты травяно-кустарничкового яруса Dominants of ground cover	Координаты Coordinates
		Формула древостоя ¹ Canopy composition ¹	Средний возраст, лет Average age, years	Высота, м Height, m	Сомкнутость крон Crown density			
9	Липняк неморальный Quercus-Tilieta nemoralherbosa	–	Вырубка (5–6 лет) Felling (5–6 yrs)		–	C ₂	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i>	N 54°54'20", E 37°44'3"
10	Липняк неморальный Quercus-Tilieta nemoralherbosa	10Лп	70–80	30	0.5–0.8	C ₂	<i>Carex pilosa</i>	N 54°54'33", E 37°30'24"
11	Сосняк сложный со вторым подъярусом из ели Pineta sylvestris composita (nemoro-boroher- bosa)	5С5Б+Е	60–70	22–25	0.8	C ₂	<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Convallaria majalis</i>	N 54°49'47", E 37°38'57"
12	Сосняк сложный Pineta sylvestris composita (nemoro-boroher- bosa)	6С4Б	60–70	22–25	0.7–0.8	C ₂	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Galeob- dolon luteum</i> , <i>Oxalis ace- tosella</i> , <i>Pulmonaria obscura</i>	N 54°49'47", E 37°38'57"
13	Сосняк сложный Pineta sylvestris composita (nemoro-boroher- bosa)	5С5Б	60–70	22–25	0.7	C ₂	<i>Carex pilosa</i>	N 54°49'47", E 37°38'57"
14	Липняк неморальный Quercus-Tilieta nemoralherbosa	8Лп1Д1Б	90–110	25–27	0.8	D ₂	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub, <i>Asarum euro- paeum</i> , <i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv.	N 54°50'9", E 37°37'31"
15	Липняк неморальный Quercus-Tilieta nemoralherbosa	8Лп1Д1Б	90–110	25–27	0.7	D ₃	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Impra- tiens parviflora</i>	N 54°50'9", E 37°37'31"

Примечание. ¹Условные обозначения в формуле древостоя: С – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula* spp., Е – *Picea abies*, Лп – *Tilia cordata*, Ос – *Populus tremula*, Д – *Quercus robur*.
²Показатели типа лесорастительных условий (ТЛУ) рассчитаны на основе (Vorob'ev, 1953): Б₂ – свежая суборь, С₂ – свежий сугрудок, Д₂ – свежий груд, Д₃ – влажный груд.

Notes. ¹Symbols in canopy composition formulae: С – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula* spp., Е – *Picea abies*, Лп – *Tilia cordata*, Ос – *Populus tremula*, Д – *Quercus robur*. ²Indices in the column mean the type of forest vegetation conditions (TFVC) calculated based on Vorob'ev (1953): Б₂ – fresh fairly infertile pine site type, С₂ – fresh fairly fertile site type, Д₂ – fresh fertile site type, Д₃ – moist fertile site type (English names of TFVCs are cited according to Bondar et al., 2020).

шкафу при температуре 60°C до абсолютно сухого состояния.

Параллельно с отбором растений, на каждой пробной площадке в трехкратной повторности были отобраны образцы лесной подстилки и корнеобитаемого слоя почвы — гумусового горизонта (Ah). В лесной подстилке выделяли три подгоризонта: O1 (или L по старой классификации) — свежий или слаборазложившийся опад; O2 (или F) — растительные остатки, частично сохранившие форму; O3 (или H) — сильно трансформированная растительная масса (Bogatyrev et al., 1998, 2004). Отбор образцов для определения содержания азота проводился стандартными методами.

Определение содержания азота (массовая доля, %) в органах растений и образцах почвы и лесной подстилки выполнено методом газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-O, методика измерений № 88-17641-004-2016 (ФР.1.31.2016.23502)) в сертифицированной лаборатории Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Для всех ключевых участков на основании геоботанических описаний по индикаторным видам (Vorob'ev, 1953) был определен тип лесорастительных условий (табл. 1) и получены оценки богатства почв азотом по шкале Цыганова с использованием компьютерной программы EcoScaleWin (Grokhlina, Khanina, 2015). Оценки богатства почв азотом выполнены с учетом баллов проективного покрытия растений методом средневзвешенной середины интервала (Zubkova et al., 2008). Список растений с их балловыми характеристиками, на основании которых были выполнены оценки богатства почв участков, приводится в табл. 2.

Для оценки связи содержания азота в органах растений с его локализацией в горизонтах лесной подстилки и органоминеральной части почвы, а также с параметрами “Тип лесорастительных условий” и “Доминирующие на ключевом участке виды травяно-кустарничкового яруса” выполнен регрессионный анализ данных в среде R. Проведена оценка связи этих параметров с содержанием азота в органах растений и с балловыми оценками границ толерантности видов по фактору богатства почв азотом шкалы Цыганова. Для сравнения содержания азота в органах растений, имеющих разные границы толерантности к азоту в почве, рассчитаны средние значения содержания азота для этих групп растений. Оценку различий между выборками проверяли непараметрическим U-критерием Манна-Уитни (Mann, Whitney, 1947; Avtomaticheskii..., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание азота в органах растений

Для роста растениям требуется определенное количество азота, которое, как правило, видоспецифично. Показатели содержания азота в листьях, стеблях и корнях лесных трав и кустарничков приводятся в ряде работ (Remezov et al., 1959; Капков, 1969; Morozova, 1971; Archegova et al., 1975; Vakurov, Polyakova, 1982). В данном исследовании растительный материал был собран в трех типах лесорастительных условий по классификации Воробьева-Погребняка: В — субори (почвенные условия под сосняками на супесях с примесью таких пород как береза, ель), С — сугрудки (почвенные условия под сосняками с участием липы, клена — богаче субори, но беднее чем груды) и D — груды (наиболее богатые, в подзоне хвойно-широколиственных лесов, почвенные условия под липняками, кленовниками, дубравами на суглинках). Это позволило провести сравнительный анализ данных о содержании азота в фитомассе, в отношении видов, произрастающих в разных условиях почвенного богатства азотом (табл. 2, 3).

Жизнедеятельность доминирующих растений травяно-кустарничкового яруса вносит свой вклад в неоднородность содержания азота в почве. Растения разных жизненных форм имеют разное соотношение биомассы надземных и подземных органов, разную длительность их жизни и сроки отмирания. Эти данные учитываются при моделировании растений травяно-кустарничкового яруса (Frolov et al., 2020a, b, 2021). На ключевых участках в сосняках мозаика травяно-кустарничкового яруса создавалась следующими видами: *Vaccinium vitis-idaea* — вечнозеленый длиннокорневишный кустарничек, *Vaccinium myrtillus* — листопадный длиннокорневишный кустарничек; *Pteridium aquilinum* — длиннокорневишный папоротник, *Convallaria majalis* — длиннокорневишное травянистое растение, *Calamagrostis arundinacea* — дерновинное травянистое растение. В липняках и в сосняках с липой и кленом в травяно-кустарничковом ярусе на разных участках содоминировали виды: длиннокорневишные *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria obscura*; наземноползучие — *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*; короткокорневишный — *Anemonoides ranunculoides*; клубнеобразующий — *Corydalis solida* (Maevskiy, 2014).

Оценки степени взаимосвязи между органом растения и содержанием в нем азота для разных видов, выполненные с использованием регрессионного анализа, показали сильную степень зависимости этих показателей ($R^2 = 0.86$), что можно объяснить определенным химическим составом тканей каждого органа. Для растений *Aegopodium*

Таблица 2. Растения-индикаторы богатства почв
Table 2. Plants-indicators of soil richness

Видовое название растения Name of plant species	Тип лесорастительных условий ¹ Type of forest vegetation conditions ¹ (Vorob'ev, 1953)	Tsyganov, 1983; Zubkova et al., 2008	
		Левая граница Left bound	Правая граница Right bound
<i>Acer platanoides</i> L.	C, D	1	9
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	C, D	7	10
<i>Ajuga reptans</i> L.	C, D	5	9
<i>Andromeda polifolia</i> L.	A, B, C*	1	5
<i>Anemonoides ranunculoides</i> (L.) Holub	D	5	10
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	C, D	7	10
<i>Asarum europaeum</i> L.	C, D	5	9
<i>Betula pendula</i> Roth	C, D	1	9
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	B, C	3	9
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	A, B, C	5	10
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill	A, B, C*	1	3
<i>Campanula persicifolia</i> L.	B, C, D	1	7
<i>Cardamine impatiens</i> L.	C, D	7	10
<i>Carex capillaris</i> L.	—	1	5
<i>Carex ericetorum</i> Pollich	A, B, C*	1	7
<i>Carex pilosa</i> Scop.	C, D	3	9
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Vorosch.) Klask.	A, B, C	1	7
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	A*, B, C, D*	4	10
<i>Convallaria majalis</i> L.	B, C, D*	3	7
<i>Corydalis bulbosa</i> (L.) DC.	—	6	10
<i>Corylus avellana</i> L.	C, D	1	9
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	B, C, D	1	7
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	C, D	1	7
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	C, D	5	9
<i>Epilobium montanum</i> L.	C, D	5	9
<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	—	3	9
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	A, B, C*	1	4
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	B, C	1	7
<i>Festuca rubra</i> L.	B, C, D	1	11
<i>Ficaria verna</i> Huds.	—	5	11
<i>Fragaria vesca</i> L.	B, C, D*	5	9
<i>Frangula alnus</i> Mill.	A, B, C, D*	1	7
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawl.	—	5	10
<i>Galeobdolon luteum</i> (L.) L.	C, D	3	9
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	C, D	3	9
<i>Genista tinctoria</i> L.	A, B, C	1	5
<i>Geum urbanum</i> L.	C, D	5	11
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	A, B, C	1	5
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	C, D	5	9

Таблица 2. Продолжение

Видовое название растения Name of plant species	Тип лесорастительных условий ¹ Type of forest vegetation conditions ¹ (Vorob'ev, 1953)	Tsyganov, 1983; Zubkova et al., 2008	
		Левая граница Left bound	Правая граница Right bound
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	—	5	9
<i>Koeleria glauca</i> (Spreng.) DC.	A, B	1	5
<i>Lamium purpureum</i> L.	C, D	1	9
<i>Lathraea squamaria</i> L.	—	5	9
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	C, D	1	9
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	C, D	1	9
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	B, C	1	7
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	B, C	3	7
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	D	1	9
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	B, C, D	1	7
<i>Melampyrum pratense</i> L.	A, B, C	1	7
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	B, C	1	5
<i>Mercurialis perennis</i> L.	D	5	10
<i>Milium effusum</i> L.	C, D	1	9
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	B, C, D	5	9
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	A, B, C	1	5
<i>Monotropa hypopitys</i> L.	A, B, C	1	7
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	C, D	3	9
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	B, C	1	5
<i>Oxalis acetosella</i> L.	C, D	5	10
<i>Paris quadrifolia</i> L.	C, D	5	9
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	B, C, D	1	9
<i>Pinus sylvestris</i> L.	A, B, C	1	9
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	C	1	9
<i>Poa nemoralis</i> L.	C, D	1	7
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	C, D	3	7
<i>Populus tremula</i> L.	B, C, D	1	10
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn ex Decken	B, C	1	7
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	C, D	5	10
<i>Quercus robur</i> L.	B, C, D	1	9
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	C, D	3	9
<i>Rubus idaeus</i> L.	C, D	5	11
<i>Rubus saxatilis</i> L.	B, C, D	3	7
<i>Rumex acetosella</i> L.	A, B, C	1	5
<i>Salix caprea</i> L.	A, B, C, D*	1	9
<i>Salix cinerea</i> L.	B, C, D	3	7
<i>Sambucus racemosa</i> L.	D	5	11
<i>Solidago virgaurea</i> L.	A, B, C, D*	3	9
<i>Sonchus arvensis</i> L.	B, C	1	11

Таблица 2. Окончание

Видовое название растения Name of plant species	Тип лесорастительных условий ¹ Type of forest vegetation conditions ¹ (Vorob'ev, 1953)	Tsyganov, 1983; Zubkova et al., 2008	
		Левая граница Left bound	Правая граница Right bound
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	A*, B, C, D	1	9
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevir.	B, C	1	7
<i>Stellaria holostea</i> L.	C, D	3	9
<i>Stellaria nemorum</i> L.	C, D	5	10
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	A, B, C	5	11
<i>Tilia cordata</i> Mill.	B, C	3	9
<i>Trientalis europaea</i> L.	A*, B, C, D*	1	5
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	D	5	10
<i>Urtica dioica</i> L.	C, D	5	11
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	A, B, C	1	7
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	A, B, C	1	7
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	A, B, C	1	5
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	B, C, D*	1	9
<i>Veronica officinalis</i> L.	A, B, C	1	7
<i>Viburnum opulus</i> L.	C, D	5	9
<i>Viola collina</i> Bess.	—	1	5
<i>Viola mirabilis</i> L.	C, D	1	9

Примечание. * — Очень редко. ¹Типы лесорастительных условий, различающиеся по богатству почв (по Vorob'ev, 1953): A — бор, B — суборь, C — сугрудок, D — груд.

Note. * — Very rare. ¹Types of forest vegetation conditions according to Vorob'ev (1953): A — infertile pine site type, B — fairly infertile pine site type, C — fairly fertile site type, D — fertile site type.

podagraria, *Ajuga reptans*, *Anemonoides ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Convallaria majalis*, *Carex pilosa*, *Corydalis solida*, *Galeobdolon luteum*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria obscura* выявленная связь высоко достоверна ($P < 0.0001$). Это может свидетельствовать об органоспецифичности этого показателя (табл. 3).

Для растений травяно-кустарничкового яруса, доминирующих в исследуемых сообществах, проверялось существование связи между правой и левой границами диапазонов толерантности шкалы Цыганова и содержанием азота в листьях растения. Регрессионный анализ показал высоко достоверную ($P < 0.0001$), но слабую связь между содержанием азота в листьях растений с баллами границ диапазонов толерантности (соответственно, $R^2 = 0.19$ и 0.16). Чтобы выявить причины этого, были проанализированы средние показатели содержания азота в листьях и других органах растений (табл. 2). Анализ данных по видам свидетельствует о разном содержании азота в листьях растений, отнесенных к одному диапазону усло-

вий по шкале Цыганова. Так, более высокие показатели содержания азота в листьях характерны для многолетних эфемероидов *Anemonoides ranunculoides* и *Corydalis solida*, длительность вегетации которых составляет 1–2 месяца до массового распускания листьев древесного полога, после чего надземная часть отмирает до следующей весны. Определение содержания азота в других органах растений также показало наличие видовых особенностей (табл. 3).

В целом у растений из более богатых азотом местообитаний содержание азота в листьях, стеблях и корневищах выше, чем у растений, встречающихся в более бедных почвенных условиях (табл. 3). Для корней строгой закономерности между содержанием азота в корнях и оценкой почвенных условий произрастания растений не обнаружено (табл. 3). Возможность расти в определенных условиях, у растений, наряду с другими факторами, связана с их потребностью в азотном питании. В свою очередь, содержание азота в органах растений определяет их вклад в биогенный

Таблица 3. Содержание азота в органах растений травяно-кустарничкового яруса — индикаторов разных условий богатства почв
Table 3. Nitrogen content in the organs of ground cover plants — indicators of different conditions of soil richness

Вид Species	Диапазон Nt- шкалы Цыганова Tsyganov's Nt-scale range	Тип лесорастительных условий Types of forest vegetation conditions			Содержание азота (%) в органах растений Nitrogen content (%) in plant organs					
		Корни Roots		D	Корневище Rhizome		Стебель (черешок) Stem (petiole)		Листья Leaves	
		Среднее Average	Ст.откл. s.d.		Среднее Average	Ст.откл. s.d.	Среднее Average	Ст.откл. s.d.	Среднее Average	Ст.откл. s.d.
<i>Vaccinium vitis- idaea</i>	1–5	1.27	0.14		0.72	0.09	0.83	0.03	1.00	0.06
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1–7	1.19	0.15	X	0.49	0.07	0.83	0.13	1.69	0.32
<i>Pteridium aquili- num</i>	1–7	0.57	0.05	X	0.67	0.08	0.65	0.16	1.75	0.34
<i>Convallaria majalis</i>	3–7	1.23	0.05	X	1.27	0.28	1.27	0.10	2.39	0.24
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3–9	0.92	0.23	X	1.23	0.26	0.78	0.20	1.79	0.38
<i>Carex pilosa</i>	3–9	1.08	0.26	X	1.41	0.39	—	—	2.50	0.40
<i>Ajuga reptans</i>	5–9	1.65	0.20	X	1.44	0.15	—	—	2.59	0.10
<i>Asarum europaeum</i>	5–9	2.40	0.33	X	—	—	2.16	0.14	2.87	0.47
<i>Impatiens parvi- flora</i>	5–9	2.07	0.11	X	—	—	2.25	0.32	3.78	0.49
<i>Anemone ranunculoides</i>	5–10	1.72	0.26	X	1.47	0.10	2.24	0.01	4.70	0.29
<i>Oxalis acetosella</i>	5–10	1.17	0.07	X	1.23	0.18	1.00	0.10	2.21	0.32
<i>Pulmonaria obscura</i>	5–10	1.06	0.16	X	1.37	0.28	1.75	0.30	3.00	0.46
<i>Aegopodium podagraria</i>	7–10	1.50	0.27	X	1.97	0.30	1.93	0.66	3.16	0.90
<i>Corydalis solida</i>	7–10	—	—	X	1.83	0.02	3.10	0.00	4.90	0.08

Примечание. Тип лесорастительных условий: В — суборь, С — супрудок, D — груд. Знак “X” — показывает, в каком типе лесорастительных условий встречается растение.
Note. Types of forest vegetation conditions according to Vorob'ev (1953): B — fairly infertile pine site type, C — fairly fertile site type, D — fertile site type. The “X” sign indicates in which type of forest growing conditions the plant occurs; s.d. — standard deviation.

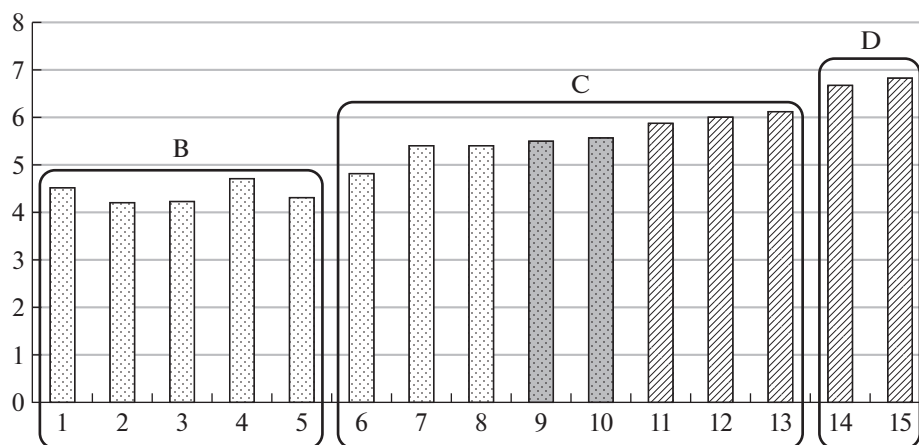


Рис. 1. Оценка условий богатства почв по шкале Цыганова. По оси абсцисс — ключевые участки исследований (табл. 1), по оси ординат — балловая оценка по шкале богатства почв азотом Цыганова. Рамками выделены типы лесорастительных условий по шкале Воробьева-Погребняка. Точками показаны участки с песчаными и супесчаными почвами, штриховкой — участки с суглинистыми почвами. Сосновые леса — белый цвет фона, липовые леса — серый.

Fig. 1. Assessment of soil richness conditions on the Tsyganov's scale. X-axis: key sites of the study (Table 1); Y-axis: point values on the Tsyganov's scale of soil richness in nitrogen. The types of forest vegetation conditions on the Vorobyov-Pogrebnyak's scale are highlighted by frames. Dotted columns — plots on sandy and sandy loam soils, hatched columns — plots on loamy soils. Pine forests — white background color, linden forests — gray color.

круговорот азота через поступление его в почву при отмирании листьев и других органов, что подтверждает высоко достоверная сильная связь вида растения с содержанием азота в верхних горизонтах лесной подстилки ($P < 0.0001$; $R^2 = 0.68$), сформированной поверхностными фракциями опада.

Оценка эдафических условий

Полученные оценки богатства почв по индикаторным видам Воробьева-Погребняка и шкале богатства почв азотом Цыганова показали совпадение оценок на качественном уровне (рис. 1). Градация условий по шкале Цыганова более детальная, так как эта шкала включает диапазоны от 1 до 11 баллов. Для сосняков зеленомошных и зеленомошно-кустарничковых (ключевые участки 1–5) почвенные условия определены по шкале Цыганова как “промежуточные от очень бедных до бедных азотом почв”. Несколько богаче почвенные условия в сосняках с участием липы (ключевые участки 6–8) и липняках на песчаных почвах (ключевые участки 9–10), где они оцениваются как “бедные азотом почвы”. Наиболее богатые из исследуемых почв — в липняках на суглинках (ключевые участки 14–15), условия которых соответствуют диапазону “от бедных к достаточно обеспеченным азотом почвам”. При этом в сложных сосняках с липой на песчаных и супесчаных почвах (ключевые участки 6–8) балл почвенного богатства ниже, чем в сосняках на суглинистых почвах (ключевые участки 11–13). Аналогично, липняки на супесчаных почвах (ключевые участки 9

и 10) имеют меньший балл богатства азотом, чем липняки на суглинистых почвах (ключевые участки 14 и 15) (рис. 1). Это объясняется участием в травяно-кустарничковом ярусе лесов на суглинках большего числа растений богатых местобитаний.

Сравнительный анализ результатов оценок по шкале Цыганова и группам типов лесорастительных условий выявил следующее: для В (субори) соответствует диапазон богатства почв азотом от 4.2 до 4.5 балла шкалы Цыганова, что характеризует почвенные условия как промежуточные между очень бедными и бедными; типу лесорастительных условий С (сугрудки) — от 4.8 до 5.8 балла — от бедных до промежуточных условий к достаточно обеспеченным азотом почвам; типу лесорастительных условий D (груды) — выше 5.8 балла, достаточно обеспеченные азотом почвы.

Регрессионный анализ данных содержания азота в горизонтах лесной подстилки (O1, O2, O3) и гумусовом горизонте почв (Ah) показал сильную ($R^2 = 0.78$) и высоко достоверную ($P < 0.0001$) связь содержания азота и его локализации в профиле лесных почв. Также показана сильная ($R^2 = 0.72$) высоко достоверная связь ($P < 0.0001$) содержания почвенного азота с типом лесорастительных условий. Для типов лесорастительных условий В и С показана связь с содержанием азота во всех слоях лесной подстилки (O1, O2, O3); для типа лесорастительных условий D — со слоем подстилки O1; для гумусового горизонта связи с типами лесорастительных условий не выявлены.

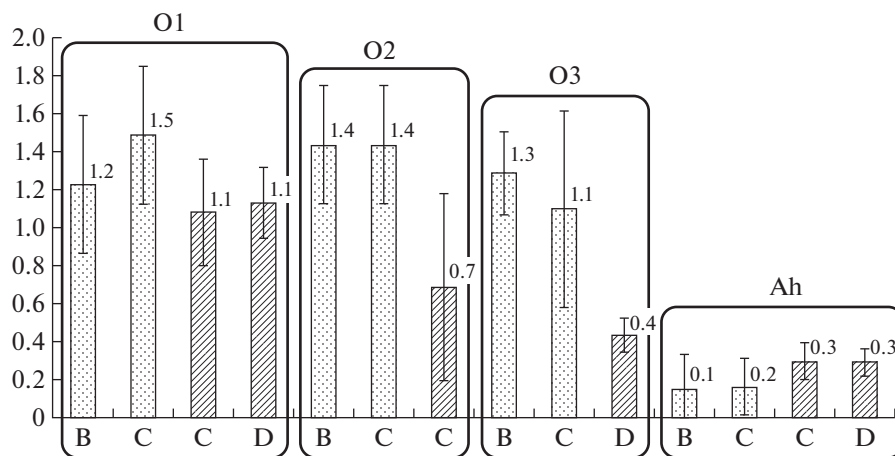


Рис. 2. Содержание азота в почве разных типов лесорастительных условий (средние значения и стандартное отклонение): В – суборь, С – сугрудок, D – груд. По оси абсцисс: O1, O2, O3 – слои лесной подстилки, Ah – верхний гумусовый горизонт минеральной почвы. Точками показаны участки с песчаными и супесчаными почвами, штриховкой – участки с суглинистыми почвами. По оси ординат – валовое содержание азота (массовая доля, %). На диаграмме приводятся планки погрешностей стандартного отклонения значений содержания азота.

Fig. 2. Nitrogen content in soils of different types of forest vegetation conditions (mean values and standard deviation): B – fairly infertile pine site type, C – fairly fertile site type, D – fertile site type. X-axis: O1, O2, O3 – forest litter layers, Ah – upper humus horizon of mineral soil. Dotted columns – plots on sandy and sandy loam soils, hatched columns – plots on loamy soils. Y-axis – gross nitrogen content (mass fraction, %). The chart shows error bars of standard deviation of nitrogen content values.

Данные о содержании азота в лесной подстилке и гумусовом горизонте в почвах разных типов лесорастительных условий представлены на рисунке 2. Так как тип лесорастительных условий С соответствовал ключевым участкам на супесчаных и суглинистых почвах, а анализ условий по шкале Цыганова показал их различие, при расчетах эти данные рассматривались отдельно. Более высокие средние значения содержания общего азота получены для всех горизонтов лесной подстилки песчаных почв по сравнению с подстилками суглинистых почв. В гумусовом горизонте, напротив, более высокое содержание азота получено для суглинистых почв.

Проверка данных для супесчаных и суглинистых почв типа лесорастительных условий С с помощью U-критерия Манна-Уитни показала значимость различий между этими почвами в содержании азота в горизонтах подстилки O1 и O2 и в гумусовом горизонте Ah. Проверка с помощью U-критерия Манна-Уитни показала, что для типов лесорастительных условий В и С на песках различия в содержании азота между слоями лесной подстилки не значимы. Также не обнаружена значимая разница между пробами гумусового горизонта почв на песках для этих типов лесорастительных условий. Это согласуется с ранее полученными данными об отсутствии значимых различий в содержании азота в лесных подстилках под чернично-брусничными парцеллами в сосняках кустарничковых (тип лесорастительных условий В) и сосняках сложных (тип С) (Zubkova et al., 2022b).

Для анализа содержания азота в разных лесорастительных условиях выполнены статистические расчеты по слоям подстилки (O1, O2, O3) и в гумусовом горизонте почвы (Ah). Коэффициент вариации показал однородность (с разной степенью рассеивания) для слоев подстилки: O1 и O2 (кроме С на суглинке) и гумусового горизонта почвы (кроме С на песках). Одновременно с этим в типах лесорастительных условий В и С выявлена большая неоднородность верхнего гумусового слоя минеральной почвы (стандартное отклонение значений 0.19 и 0.15) по сравнению с неоднородностью в типе лесорастительных условий D (стандартное отклонение 0.07), что, по нашему мнению, является отражением неравномерности процессов подзолообразования, идущих в почвах под сосняками.

Нас интересовал вопрос – есть ли связь содержания азота в лесной подстилке и гумусовом горизонте почвы с доминирующими видами растений в травяно-кустарничковом ярусе на ключевых участках. Регрессионный анализ данных выявил сильную ($R^2 = 0.78$) высоко достоверную ($P < 0.0001$) связь содержания азота в верхних горизонтах подстилки (O1, O2) с обилием растений *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Carex pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Mercurialis perennis*, *Pteridium aquilinum*, *Pulmonaria obscura*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, а для *Aegopodium podagraria* – со слоем подстилки O1 ($P < 0.001$). Также выявлена высоко достоверная связь ($P < 0.0001$) содержания азота в горизонте O3 лесной подстилки и *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pteridium*

aquilinum, *Oxalis acetosella*, *Mercurialis perennis* и достоверная связь ($P < 0.001$) для *Calamagrostis arundinacea*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило сравнить данные фитоиндикации с результатами определения содержания азота в доминирующих растениях травяно-кустарничкового яруса, горизонтах лесной подстилки и гумусовом горизонте почв в лесных сообществах, типичных для Южного Подмоскovie. Согласно полученным данным, у растений из более богатых азотом местообитаний содержание азота в листьях, стеблях и корневищах выше, чем у растений, произрастающих на почвах, менее богатых азотом. Выявлена статистически значимая связь между содержанием азота в растениях и баллами богатства почв азотом по шкале Цыганова, а также типами лесорастительных условий и содержанием азота в почве.

Анализ показал, что растения: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus* могут доминировать в травяно-кустарничковом ярусе на песчаных и супесчаных почвах со средними значениями содержания азота в гумусовом горизонте почв 0.15–0.16%; а виды *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Anemonoides ranunculoides*, *Carex pilosa*, *Corydalis solida*, *Galeobdolon luteum*, *Oxalis acetosella*, *Pulmonaria obscura* встречаются с высоким обилием преимущественно на суглинистых и на богатых супесчаных почвах с содержанием азота 0.29–0.3%.

Для лесов Южного Подмоскovie параллельные оценки богатства почв по индикаторным видам Воробьева-Погребняка и шкале богатства почв азотом Цыганова показали их совпадение на качественном уровне, что позволило установить соотношения между типами лесорастительных условий и баллами шкалы Цыганова.

Проведенное исследование подтверждает обоснованность использования методов фитоиндикации для сравнительной оценки почвенных условий и дополняет некоторые представления о фитоиндикационных шкалах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят к.б.н. П.В. Фролова и А.Б. Шечкова, оказавших помощь в сборе и обработке материала. Исследование выполнено в рамках темы государственного задания Федерального исследовательского центра “Пушинский научный центр биологических исследований Российской академии наук” (№ 122040.500037-6). Определение содержания азота в образцах растений и почв выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (Проект № 18-14-00362).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Archeгова et al.] Арчегова И.Б., Заболоцкая Т.Г., Конonenko А.В., Русанова Г.В., Слобода А.В., Юдинцева И.И. 1975. Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера. Л. 130 с.
- [Automaticcheskiy...] Автоматический расчет U-критерия Манна–Уитни. Электронный ресурс. <https://www.psychol-ok.ru/statistics/mann-whitney/> (дата обращения 12.04.2022).
- [Babeshina et al.] Бабешина Л.Г., Рогова Н.С., Рыжакoва Н.К., Зверев А.А., Меркулов В.Г. 2011. Корреляционная зависимость между содержанием химических элементов в сфагновых мхах и их экологическими оптимумами по трофности и увлажнению. — Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2 (14): 122–131.
- [Barmin et al.] Бармин А.Н., Иолин М.М., Шарова И.С., Старичкова К.А., Сорокин А.Н., Николайчук Л.Ф., Голуб В.Б. 2010. Использование шкал Л.Г. Раменского и ДСА-ординации для индикации изменений условий среды в Волго-Ахтубинской пойме. — Изв. Самарского науч. Центра РАН. 11. 1 (4): 577–582.
- [Bekmansurov, Zhukova] Бекмансуров М.В., Жукова Л.А. 2000. Индикационные возможности видов растений и экологические шкалы. — Полевой экологический практикум. Уч. пособие. Ч. 1. Йошкар-Ола. С. 58–67.
- [Bogatyyev et al.] Богатырев Л.Г., Свентицкий И.А., Шарафутдинов Р.Н., Степанов А.Л. 1998. Лесные подстилки и диагностика современной направленности гумусообразования в различных природных зонах. — Почвоведение. 7: 864–875.
- [Bogatyyev et al.] Богатырев Л.Г., Демин В.В., Матышак Г.В., Сапожникова В.А. 2004. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок. — Лесоведение. 4: 17–29.
- Bondar O., Rumiantsev M., Tkach L., Obolonyk I. 2020. Prevailing forest types in the river catchments within the Left-Bank Forest-Steppe zone, Ukraine — Folia Forestalia Polonica, A, 62 (2): 100–113. <https://doi.org/10.2478/ffp-2020-0011>
- [Buzuk] Бузук Г.Н. 2018. Фитоиндикация с применением экологических шкал и регрессионного анализа: сравнение методов расчета. — Вестник фармации. 4 (82): 38–43.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- [Didukh, Plyuta] Дідух Я.П., Плюта П.Г. 1994. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ. 280 с.
- Diekmann M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology — a review. — Basic Appl. Ecol. 4: 493–506.
- [Dmitrakov] Дмитраков Л.М. 1979. Почвенный покров биосферных пикетов Пушинского Биосферного стационара. — В кн.: Экосистемы Южного Подмоскovie. М. С. 70–77.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. — Scr. Geobot. 18: 1–248.

- 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., Shanin V., Zubkova E.V., Salemaa M., Mäkipää R., Grabarnik P. 2021. Predicting biomass of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) using rank distribution and root-to-shoot ratio models. – *Plant Ecol.* <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01199-1>
- [Gostev] Гостев В.В. 2020. Фитоиндикация экологического режима на выработанном песчаном карьере. – В кн.: Белозерские чтения. Материалы Всероссийской (с международным участием) научно-практической конф., посвященной 120-летию со дня рождения ученого-флориста П.И. Белозерова. Кострома. С. 67–72.
- [Grokhlina, Khanina] Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. 2015. О компьютерной обработке геоботанических описаний по экологическим шкалам. – В кн.: Материалы IV национальной науч. конф. с междунар. участием. Математическое моделирование в экологии, 18–22 мая 2015 г. Пушкино. С. 63–64.
- [Groshev et al.] Грошев Б.И., Сеницын С.Г., Мороз П.И., Сеперович И.П. 1980. Лесотаксационный справочник. 2-е изд., перераб. М. 288 с.
- [Ipatov] Ипатов В.С. 2014. Использование шкал Раменского и Цыганова для экологической оценки растительных сообществ. – *Бот. журн.* 99 (4): 476–482.
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. СПб. 71 с.
- [Karpov] Карпов В.Г. 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. 335 с.
- [Khanina] Ханина Л.Г. 2019. Классификация типов лесорастительных условий по индикаторным видам Воробьева-Погребняка база данных и опыт анализа лесотаксационных данных. – *Вопр. лесн. науки.* 2 (4): 1–30.
- [Komarov, Zubkova] Комаров А.С., Зубкова Е.В. 2012. Динамика распределения экологических ниш в сообществах лесных растений при сукцессии. – *Математическая биология и биоинформатика.* 7 (1): 152–161.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Тимошенкова Е.В., Прохоренко Н.Б., Ащепкова Л.Я., Яковлева А.Н., Судаков Ю.Н., Селедец В.П. 2003. Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока. Владивосток. 277 с.
- [Kogolyuk] Королюк А.Ю. 2007. Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях. – В кн.: Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск. С. 176–197.
- [Kozlovskiy et al.] Козловский Б.А., Малахов А.Я., Панащенко К.А., Перн А.К. 1959. Справочник лесоустроителя. М.–Л. С. 148–150.
- Landolt E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora.* – Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 64: 1–208.
- Landolt E., Beat Bäumler A., Erhardt O., Hegg F., Klötzli Walter, Lämmli M., Nobis, Rudmann-Maurer K., Schweingruber F., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgemuth T. 2010. *Flora indicativa. – Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen.* Bern. S. 378.
- [Larin] Ларин И.В. 1953. Определение почв и сельскохозяйственных угодий по растительному покрову. М. 124 с.
- [Lesoustroitel'naya...] Лесоустроительная инструкция. Приложение к Приказу МПР РФ от 6 февраля 2008 N31. 2008. <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/12061628/> (дата обращения 31.03.2022).
- [Maevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 635 с.
- Mann H.B., Whitney D.R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. – *Annals of Mathematical Statistics.* 18: 50–60.
- [Migunova] Мигунова Е.С. 1993. Леса и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей). М. 364 с.
- [Morozova] Морозова Р.М. 1971. Химический состав растений еловых и березовых лесов Карелии. – В кн.: Лесные растительные ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск. С. 57–66.
- [Nadporozhskaya et al.] Надпорожская М.А., Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Чертов О.Г. 2018. Соподчиненность почвенных условий и растительных сообществ в сосняках как следствие действия комплекса факторов. – *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* 2: 122–138.
- [Normativy...] Нормативы для таксации лесов центрального и южного районов европейской части Российской Федерации (справочник). 1993. М. 418 с.
- [Osnovnye...] Основные положения организации и развития лесного хозяйства Московской области. 1999. М. С. 97–98.
- Persson S. 1981. Ecological Indicator Values as an Aid in the Interpretation of Ordination Diagrams. – *J. Ecology.* 69 (1): 71–84.
- [Pochvennyye...] Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. 2006. М. 568 с.
- [Pogrebnyak] Погребняк П.С. 1955. Основы лесной типологии. Киев: 456 с.
- [Polevaaya...] Полевая геоботаника. 1964. М.–Л. 535 с.
- [Priputina et al.] Припутина И.В., Зубкова Е.В., Комаров А.С. 2015. Ретроспективная оценка динамики обеспеченности почв азотом сосновых лесов ближнего Подмосковья по данным фитоиндикации. – *Лесоведение.* 3: 172–181.
- [Priputina et al.] Припутина И.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н., Мякшина Т.Н., Грабарник П.Я. 2020. Распределение органического вещества и азота в дерново-подбурх Приокско-Террасного заповедника и его связь со структурой лесных фи-

- тоценозов. — Почвоведение. 8: 921–933.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X20080122>
- [Priputina I., Zubkova E., Shanin V., Smirnov V., Komarov A. 2014. Evidence of plant biodiversity changes as a result of nitrogen deposition in permanent pine forest plots in central Russia. — *Ecoscience*. 21 (3–4): 286–300.
- [Ramenskiy] Раменский Л.Г. 1971 (1924). Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения. — Вестн. опытного дела Средне-Черноземной обл. Январь-февраль. Воронеж. С. 37–73; по изд. 1924 г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. С. 5–33.
- [Ramenskiy et al.] Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. 472 с.
- [Remezov et al.] Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М. 284 с.
- [Seledets] Селедец В.П. 2000. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток. 248 с.
- [Seledets] Селедец В.П. 2011. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток. 386 с.
- [Shanin et al.] Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Грабарник П.Я. 2018. Исследование структуры древостоев и микроклиматических условий под пологом леса на постоянной пробной площади в Приокско-Тerrasном заповеднике. — Труды Приокско-Тerrasного заповедника. 7: 72–85.
- Shanin V., Grabarnik P., Shashkov M., Ivanova N., Bykhovets S., Frolov P., Stamenov M. 2020. Crown asymmetry and niche segregation as an adaptation of trees to competition for light: conclusions from simulation experiments in mixed boreal stands. — *Mathematical and Computational Forestry and Natural-Resource Sciences*. 12 (1): 26–49.
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B. 2009. Comparison of different ecological scales with respect to efficiency in assessing ecological conditions in forests of the Southern Ural Region. — *Russian Journal of Ecology*. 40 (7): 457–465.
- [Sozinov] Созинов О.В. 2018. Фитоиндикация в ботаническом ресурсоведении: качественные и количественные характеристики лекарственных растений на эколого-ценотических градиентах: Дис. ... докт. СПб. 268 с.
- [Tsatsenkin] Цаценкин И.А. 1967. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе. 226 с.
- [Tsenofond] Ценофонд. 2006. <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm> (дата обращения 31.03.2022).
- [Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1976. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М. 60 с.
- [Tsyganov] Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 196 с.
- Tyler T., Herbertsson L., Olofsson J., Olsson P.A. 2021. Ecological indicator and traits values for Swedish vascular plants. — *Ecological Indicators*. 120: 1–13.
- [Vakurov, Polyakova] Вакуров А.Д., Полякова А.Ф. 1982. Круговорот азота и минеральных элементов в низкопродуктивных ельниках северной тайги. — В кн.: Круговорот химических веществ в лесу. М. С. 20–43.
- [Viktorov] Викторов С.В. 1955. Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях. М. 227 с.
- [Vinogradov] Виноградов Б.В. 1964. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М. 328 с.
- [Vorob'ev] Воробьев Д.В. 1953. Типы лесов европейской части СССР. Киев. 452 с.
- [Zaugol'nova, Morozova] Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. 2006. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации. — *Лесоведение*. 1: 34–48.
- [Zaugol'nova et al.] Заугольнова Л.Б., Быховец С.С., Барин О.Г., Барина М.А. 1998. Верификация балловых оценок местообитаний по некоторым параметрам среды. — *Лесоведение*. 5: 48–58.
- [Zhukova et al.] Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола. 368 с.
- [Zolotova, Ivanova] Золотова Е.С., Иванова Н.С. 2015. Использование шкал Д.Н. Цыганова для анализа экологического пространства типов леса Среднего Урала. — *Фундаментальные исследования*. 2–23: 5114–5119.
- [Zubkova] Зубкова Е.В. 2011. О некоторых особенностях диапазоновых экологических шкал растений Д.Н. Цыганова. — *Изв. Самарского науч. центра РАН*. 13 (5): 48–53.
- [Zubkova] Зубкова Е.В. 2012. Долговременная динамика видов лесных растений с различной шириной экологических ниш на постоянной пробной площади в сосняке с дубом и липой в Воронежском заповеднике. — *Изв. Самарского науч. центра РАН*. 14 (5): 49–55.
- [Zubkova et al.] Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А. 2008. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin: Уч. пособие. Йошкар-Ола. 96 с.
- [Zubkova et al.] Зубкова Е.В., Быховец С.С., Стаменов М.Н., Фролов П.В. 2022а. Оценка световых условий под пологом для моделирования напочвенного покрова и возобновления деревьев. — В кн.: Седьмая национальная науч. конф. с междунар. участием “Математическое моделирование в экологии” (ЭКОМАТМОД-2021) 11.11.2021, Пушкино (Московская обл.). Пушкино. С. 40–42.
- [Zubkova et al.] Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Надпорожская М.А., Фролова Г.Г. 2022б. Мозаичность ценопопуляций черники и брусники и динамика органического вещества почвы в сосняках Южного Подмосковья. — *Лесоведение*. 1: 34–46.

USE OF PHYTO-INDICATION METHODS IN ASSESSMENT OF RELATIONSHIP OF NITROGEN CONTENT IN PLANTS WITH THEIR GROWING CONDITIONS (ON THE EXAMPLE OF FORESTS IN THE SOUTHERN MOSCOW REGION)

E. V. Zubkova^{a,#}, M. N. Stamenov^{a,##}, I. V. Priputina^{a,###}, and V. I. Grabovsky^{a,b,####}

^a*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino Center for Biological Research of RAS
Institutskaya Str., 2, Pushchino, Moscow Region, 142290, Russia*

^b*Center for Forest Ecology and Productivity of RAS
Profsoyuznaya Str., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997, Russia*

[#]*e-mail: zubkova@pbcras.ru*

^{##}*e-mail: stamenov@pbcras.ru*

^{###}*e-mail: priputina@pbcras.ru*

^{####}*e-mail: wgrabo57@gmail.com*

The relationship of the chemical composition of plants with conditions of their growth and their contribution to soil nitrogen during dying is revealed. The study was based on the materials of geobotanical relevés of 15 forest plots in the subzone of coniferous-deciduous forests in the south of the Moscow Region. Two methods of phytoindication were used. The type of habitat conditions was determined according to the Vorobyov-Pogrebnyak's indicator species. The point values of soil nitrogen richness were calculated according to the Tsyganov's scale. The nitrogen content in plant organs, samples of forest litter and soil was determined using gas chromatography. The analysis of the data showed a correlation between the types of forest vegetation conditions and the points on the Tsyganov's nitrogen richness scale for the conditions of the southern Moscow Region. The nitrogen content in the forest litter has a high reliable relationship with the types of habitat conditions. It is shown that plants from the habitats which are richer in nitrogen according to the Tsyganov's nitrogen richness scale have a higher nitrogen content in leaves, stems and rhizomes than plants growing in poorer soil conditions. The conducted study has shown the validity of using phytoindication scales for the assessment of soil conditions.

Keywords: type of forest vegetation conditions, Tsyganov's scale, ground cover

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank their colleagues who assisted in the collection of the material. The study was supported financially by the Russian Science Foundation (project no. 18-14-00362). The analysis of the results of the research was performed according to State Assignment no. 122040.500037-6 of the Federal Research Center of Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

- Archegova I.B., Zabolotskaya T.G., Kononenko A.B., Rusanova G.V., Sloboda A.B., Yudinseva I.I. 1975. Produktivnost' i krugovorot elementov v fitotsenozakh Severa [Productivity and circulation of elements in the phytocenoses of the North.]. Leningrad. 130 p. (In Russ.).
- Avtomaticheskii raschet U-kriteriya Manna-Uitni [Automatic calculation of the Mann-Whitney U-test]. 2007. [\(https://www.psychol-ok.ru/statistics/mann-whitney/\(data obrashcheniya 12.04.2022\)\)](https://www.psychol-ok.ru/statistics/mann-whitney/(data obrashcheniya 12.04.2022)) (In Russ.).
- Babeshina L.G., Rogova N.S., Ryzhakova N.K., Zverev A.A., Merkulov V.G. 2011. Correlation dependence between content of chemical elements in sphagnum mosses and their ecological optima for soil fertility and soil moisture factors. — Vestn. Tomskogo. gos. un-ta. Biologiya. 2 (14): 122–131 (In Russ.).
- Barmin A.N., Iolin M.M., Sharova I.S., Starichkova K.A., Sorokin A.N., Nikolaychuk L.F., Golub V.B. 2010. Using Ramenskiy indicator values and DCA-ordination for indication of environment change in the Volga-Aktuba flood-plain. — Izv. Samarskogo nauch. Tsentra RAN. 11. 1 (4): 577–582 (In Russ.).
- Bekmansurov M.V., Zhukova L.A. 2000. Indikatsionnye vozmozhnosti vidov rasteniy i ekologicheskie shkaly. Polevoy ekologicheskii praktikum. Uchebnoe posobie [Indicative capabilities of plant species and ecological scales / Field environmental workshop. Study guide.]. 1. Yoshkar-Ola. P. 58–67 (In Russ.).
- Bogatyrev L.G., Demin V.V., Matyshak G.V., Sapozhnikova V.A. 2004. On some theoretical aspects of forest litter research. — Lesovedenie. 4: 17–29 (In Russ.).
- Bogatyrev L.G., Sventitskiy I.A., Sharafutdinov R.N., Stepanov A.L. 1998. Lesnye podstilki i diagnostika sovremennoy napravlenosti gumusobrazovaniya v razlichnykh prirodnnykh zonakh [Forest litter and diagnostics of the modern orientation of humus formation in various natural zones]. — Pochvovedenie. 7: 864–875 (In Russ.).

- Bondar O., Rumiantsev M., Tkach L., Obolonyk I. 2020. Prevailing forest types in the river catchments within the Left-Bank Forest-Steppe zone, Ukraine — *Folia Forestalia Polonica*, A, 62 (2): 100–113. <https://doi.org/10.2478/ffp-2020-0011>
- Buzuk G.N. 2018. Fitoindikatsiya s primeneniem ekologicheskikh shkal i regressionnogo analiza: sravnenie metodik rascheta [Phytoindication using ecological scales and regression analysis: comparison of calculation methods]. — *Vestnik farmatsii*. 4 (82): 38–43 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Didukh Ya.P., Plyuta P.G. 1994. Fitoindikatsiya ekologicheskikh faktoriv [Phyto-indication of environmental factors]. Kiiiv. 280 p. (In Ukr.).
- Diekmann M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology — a review. — *Basic Appl. Ecol.* 4: 493–506 (In Russ.).
- Dmitrakov L.M. 1979. Pochvennyy pokrov biosfernykh piketov Pushchinskogo Biosfernogo statsionara [The soil cover of the biosphere pickets of the Pushchinskaya Biosphere Station]. — In: *Ekosistemy Yuzhnogo Podmoskov'ya*. Moscow. P. 70–77 (In Russ.).
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. — *Scr. Geobot.* 18: 1–248.
- 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: 125–139. <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: 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>
- Frolov P., Shanin V., Zubkova E.V., Salemaa M., Mäkipää R., Grabarnik P. 2021. Predicting biomass of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) using rank distribution and root-to-shoot ratio models. — *Plant Ecol.* (2021). P. 131–140. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01199-1>
- Gostev V.V. 2020. Phyto-indication of the ecological regime at the developed sand pit. — In: *Velozerskie chteniya m-ly Vserossiyskoy (s mezhdunarodnym uchastiem) nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 120-letiyu so dnya rozhdeniya uchenogo-florista P.I. Belozerova*. Kostroma. P. 67–72 (In Russ.).
- Grokhlin T.I., Khanina L.G. 2015. About computer processing of geobotanical descriptions according to ecological scales. — In: *Materialy Chetvertoy Natsional'noy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnam uchastiem Matematicheskoe modelirovanie v ekologii*, 18–22 maya 2015 r. Pushchino. P. 63–64.
- Groshev B.I., Sinityn S.G., Moroz P.I., Seperovich I.P. 1980. *Lesotaksatsionnyy spravochnik*. 2-e izd., pererab. [Forest tax reference guide. 2nd ed., reprint.]. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S. 2014. Use of Ramensky's and Tsyganov's scales for ecological estimation of plant communities. — *Bot. Zhurn.* 99 (4): 476–482 (In Russ.).
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. *Opisanie fitotsenoza: Metodicheskie rekomendatsii* [Description of phytocenosis: Methodological recommendations]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- Karpov V.G. 1969. *Eksperimental'naya fitotsenologiya temnokhvoynoy taygi* [Experimental phytocenology of the dark coniferous taiga]. Leningrad. 335 p.
- Khanina L.G. 2019. Classification of forest sites by the Vorobyov-Pogrebnyak's species indicator tables: database and experience of analysis of forest inventory data. — *Vopr. lesn. nauki*. 2 (4): 1–30 (In Russ.).
- Komarov A.S., Zubkova Ye.V. 2012. Dinamika raspredeleniya ekologicheskikh nish v soobshchestvakh lesnykh rasteniy pri suksessii [Dynamics of distribution of ecological niches in forest plant communities during succession]. — *Matem. Biol. i Bioinformatika*. 7 (1): 152–161 (In Russ.).
- Komarova T.A., Timoshchenkova Ye.V., Prokhorenko N.B., Ashchepkova L.Ya., Yakovleva A.N., Sudakov Yu.N., Seledets V.P. 2003. *Regional'nye ekologicheskie shkaly dlya lesnoy rastitel'nosti Dal'nego Vostoka* [Regional ecological scales for forest vegetation of the Far East]. Vladivostok. 277 p. (In Russ.).
- Korolyuk A.Yu. 2007. Ispol'zovanie ekologicheskikh shkal v geobotanicheskikh issledovaniyakh [The use of ecological scales in geobotanical research]. — In: *Aktual'nye problemy geobotaniki. III Vserossiyskaya shkola-konferentsiya. Lektsii*. Petrozavodsk. P. 176–197 (In Russ.).
- Kozlovskiy B.A., Malakhov A.Ya., Panashchenko K.A., Pern A.K. 1959. *Spravochnik lesoustroitel'ya* [Forest Planner's Handbook]. Moscow, Leningrad. P. 148–150 (In Russ.).
- Landolt E. 1977. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 64. 1–208.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmli W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgemuth T. 2010. *Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. Bern. 378 p.
- Larin I.V. 1953. *Opredelenie pochvy i sel'skokhozyaystvennykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu* [Determination of soils and agricultural lands by vegetation cover]. Moscow. 124 p. (In Russ.).
- Lesoustroitel'naya instruksiya. Prilozhenie k Prikazu MPR RF ot 6 fevralya 2008 N31 [Forest management instructions. Appendix to the Order of the MPR of the Russian Federation dated February 6, 2008 N31]. 2008. <https://www.garant.ru/prod-ucts/ipo/prime/doc/12061628/> (data obrashcheniya 31.03.2022) (In Russ.).
- Maevskiy P.F. 2014. *Flora sredney polosy Yevropeyskoy chasti Rossii* [Flora of the middle zone of the European part of Russia]. 11-e izd. Moscow. 635 p. (In Russ.).

- Mann H.B., Whitney D.R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. — *Annals of Mathematical Statistics*. 18: 50–60.
- Migunova Ye.S. 1993. Lesa i lesnye zemli (kolichestvennaya otsenka vzaimosvyazey) [Forests and forest lands (quantitative assessment of interrelations)]. Moscow. 364 p. (In Russ.).
- Morozova R.M. 1971. Khimicheskii sostav rasteniy elovykh i berezovykh lesov Karelii [Chemical composition of plants of spruce and birch forests of Karelia]. — In: *Lesnye rastitel'nye resursy Yuzhnoy Karelii*. Petrozavodsk. P. 57–66 (In Russ.).
- Nadporozhskaya M.A., Zubkova Ye.V., Frolov P.V., Bykhovets S.S., Chertov O.G. 2018. Sopotchinennost' pochvennykh usloviy i rastitel'nykh soobshchestv v sosnyakh kak sledstvie deystviya kompleksa faktorov [Factors of soil and ground vegetation formation in pine forests]. — *Vestn. TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya*. 2: 122–138 (In Russ.).
- Normativy dlya taksatsii lesov tsentral'nogo i yuzhnogo rayonov Evropeyskoy chasti Rossiyskoy Federatsii (spravochnik) [Forest management instructions for the central and southern regions of the European part of the Russian Federation (handbook)]. 1993. Moscow. 418 p. (In Russ.).
- Osnovnye polozheniya organizatsii i razvitiya lesnogo khozyaystva Moskovskoy oblasti [The main provisions of the organization and development of forestry in the Moscow region]. 1999. Moscow. P. 97–98 (In Russ.).
- Persson S. 1981. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. — *Journal of Ecology*. 69 (1): 71–84.
- Pochvennye protsessy i prostranstvennovremennaya organizatsiya pochv [Soil processes and spatial-temporal organization of soils]. 2006. Moscow. 568 p. (In Russ.).
- Pogrebnyak P.S. 1955. Osnovy lesnoy tipologii [Fundamentals of forest typology]. Kiev. 456 p. (In Russ.).
- Polevaya geobotanika [Field geobotany]. 1964. Moscow – Leningrad. 535 p. (In Russ.).
- Priputina I.V., Zubkova E.V., Komarov A.S. 2015. Dynamics of nitrogen availability of pine forests of Moscow Vicinities based on Phytoindication: a retrospective assessment. — *Lesovedenie*. 3: 172–181 (In Russ.).
- Priputina I., Zubkova E., Shanin V., Smirnov V., Komarov A. 2014. Evidence of plant biodiversity changes as a result of nitrogen deposition in permanent pine forest plots in central Russia. — *Ecoscience*. 21 (3–4): 286–300.
- Priputina I.V., Frolova G.G., Shanin V.N., Myakshina T.N., Grabarnik P.Ya. 2020. Spatial distribution of organic matter and nitrogen in the entic podzols of the Prioksko-terrasnyi reserve and its relationship with the structure of forest phytocenoses. — *Pochvovedenie*. 8: 921–933 (In Russ.). <https://doi.org/1031857/S0032180X20080122>
- Ramenskiy L.G. 1924. Osnovnye zakonomernosti rastitel'nogo pokrova i metody ikh izucheniya (Na osnovanii geobotanicheskikh issledovaniy v Voronezhskoiy gub.) [The main patterns of vegetation cover and their study (Based on geobotanical studies in the Voronezh Province.)]. — *Vestn. opytного dela Sredne-Chernozemnoy obl. Voronezh*. P. 37–73 (In Russ.).
- Ramenskiy L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipov N.A. 1956. *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu* [Ecological assessment of forage lands by vegetation cover]. Moscow. 472 p. (In Russ.).
- Remezov N.P., Bykova L.N., Smirnova K.M. 1959. *Potrebleniye i krugovorot azota i zol'nykh elementov v lesakh Evropeyskoy chasti SSSR* [Consumption and circulation of nitrogen and ash elements in the forests of the European part of the USSR]. Moscow. 284 p. (In Russ.).
- Seledets V.P. 2000. *Metod ekologicheskikh shkal v botanicheskikh issledovaniyakh na Dal'nem Vostoke Rossii* [The method of ecological scales in botanical research in the Russian Far East]. Vladivostok. 248 p. (In Russ.).
- Seledets V.P. 2011. *Ekologicheskaya otsenka territorii Dal'nego Vostoka Rossii po rastitel'nomu pokrovu*. Vladivostok [Ecological assessment of the territory of the Russian Far East in terms of vegetation cover]. 386 p. (In Russ.).
- Shanin V.N., Shashkov M.P., Ivanova N.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya. 2018. *Issledovanie struktury drevostoev i mikroklimaticheskikh usloviy pod pologom lesa na postoyannoy probnoy ploshchadi v Prioksko-Terrasnom zapovednike* [Study of the structure of forest stands and microclimatic conditions under the forest canopy on a permanent trial plot in the Prioksko-Terrasny Reserve]. — *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika*. 7: 72–85 (In Russ.).
- Shanin V., Grabarnik P., Shashkov M., Ivanova N., Bykhovets S., Frolov P., Stamenov M. 2020. Crown asymmetry and niche segregation as an adaptation of trees to competition for light: conclusions from simulation experiments in mixed boreal stands. — *Mathematical and Computational Forestry and Natural-Resource Sciences*. 12 (1): 26–49.
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B. 2009. Comparison of different ecological scales with respect to efficiency in assessing ecological conditions in forests of the Southern Ural Region. — *Russian Journal of Ecology*. 40 (7): 457–465.
- Sozinov O.V. 2018. *Fitoindikatsiya v botanicheskom resursovedenii: kachestvennyye i kolichestvennyye kharakteristiki lekarstvennykh rasteniy na ekologo-tse-noticheskikh gradientakh* [Phytoindication in botanical resource science: qualitative and quantitative characteristics of medicinal plants on ecological and cenotic gradients]: Diss. ... Doct. Sci St. Petersburg. 268 p. (In Russ.).
- Tsatsenkin I.A. 1967. *Ekologicheskie shkaly dlya rasteniy pastbishch i senokosov gornyykh i ravninnykh rayonov Sredney Azii, Altaya i Uralskogo Kraya* [Ecological scales for plants of pastures and hayfields in mountain and plain regions of Central Asia, Altai and the Urals.]. Dushanbe. 226 p. (In Russ.).
- Tsenofond [Cenofond]. 2006. <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm> (data obrashcheniya 31.03.2022). (In Russ.).
- Tsyganov D.N. 1976. *Ekomorfy flory khvoynno-shirokolistvennykh lesov* [Ecomorphs of the flora of coniferous-deciduous forests.]. Moscow. 60 p. (In Russ.).
- Tsyganov D.N. 1983. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynno-shirokolistvennykh lesov*

- [Phyto-indication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests.]. Moscow. 196 s. (In Russ.).
- Tyler T., Herbertsson L., Olofsson J., Olsson P.A. 2021. Ecological indicator and traits values for Swedish vascular plants. — *Ecological Indicators*. 120: 1–13.
- Vakurov A.D., Polyakova A.F. 1982. Krugovorot azota i mineral'nykh elementov v nizkoproduktivnykh yel'nikakh severnoy taygi [Circulation of nitrogen and mineral elements in low-yielding spruce forests of the Northern taiga]. — In: *Krugovorot khimicheskikh veshchestv v lesu*. Moscow. P. 20–43 (In Russ.).
- Viktorov S.V. 1955. Ispol'zovanie geobotanicheskogo metoda pri geologicheskikh i gidrogeologicheskikh issledovaniyakh [The use of the geobotanical method in geological and hydrogeological studies]. Moscow. 227 p. (In Russ.).
- Vinogradov B.V. 1964. Rastitel'nye indikatory i ikh ispol'zovanie pri izuchenii prirodnikh resursov [Plant indicators and their application in the study of natural resources]. Moscow. 328 p. (In Russ.).
- Vorob'ev D.V. 1953. Tipy lesov Yevropeyskoy chasti SSSR [Types of forests of the European part of the USSR]. Kiev. 452 p. (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B., Morozova O.V. 2006. Typology and classification of forests of European Russia: methodological approaches and possibilities of their implementation. — *Lesovedenie*. 1: 34–48 (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B., Bykhovets S.S., Barinov O.G., Barinova M.A. 1998. Verification of habitat scores for some environmental parameters. — *Lesovedenie*. 5: 48–58 (In Russ.).
- Zhukova L.A., Dorogova Yu.A., Turmukhametova N.V., Gavrilova M.N., Polyanskaya T.A. 2010. Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants. Yoshkar-Ola. 368 p. (In Russ.).
- Zolotova Ye.S., Ivanova N.S. 2015. Ispol'zovanie shkal D.N. Tsyganova dlya analiza ekologicheskogo prostanstva tipov lesa Srednego Urala [The use of D.N. Tsyganov's scales for the analysis of the ecological space of forest types in the Middle Urals]. — *Fundamental'nye issledovaniya*. 2–23: 5114–5119 (In Russ.).
- Zubkova Ye.V. 2011. Some peculiarities of Tsyganov's interval indicator values of plant species. — *Izv. Samarsk. nauchnogo tsentra RAN*. 13(5): 48–53 (In Russ.).
- Zubkova Ye.V. 2012. Long-term dynamics of species of forest plants with different width of ecological niches at permanent plot in pine forest with oaks and lime in Voronezh nature reserve. — *Izv. Samarsk. nauchnogo tsentra RAN*. 14(5): 49–55 (In Russ.).
- Zubkova Ye.V., Khanina L.G., Grokhлина T.I., Dorogova Yu.A. 2008. Komp'yuternaya obrabotka geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam s pomoshch'yu programmy EcoScaleWin: Uchebnoe posobie [Computer processing of geobotanical descriptions on ecological scales using the program EcoScaleWin: Textbook]. Yoshkar-Ola. 96 p. (In Russ.).
- Zubkova Ye.V., Bykhovets S.S., Stamenov M.N., Frolov P.V. 2022a. Otsenka svetovykh usloviy pod pologom dlya modelirovaniya napochvennogo pokrova i vuzobnovleniya derev'ev [Assessment of illumination conditions under the canopy for modeling of ground layer vegetation and tree renewal]. — In: *Sed'maya natsional'naya nauchnaya konferentsiya s mezhdunarodnym uchastiem "Matematicheskoe modelirovanie v ekologii" (EKOMATMOD-2021) 11.11.2021, Pushchino (Moskovskaya obl.)*. Pushchino. P. 40–42 (In Russ.).
- Zubkova Ye.V., Frolov P.V., Bykhovets S.S., Nadporozhskaya M.A., Frolova G.G. 2022b. Mosaic structure of blueberry and lingonberry cenopopulations and the dynamics of soil organic matter in the Southern Moscow Region pine forests. — *Lesovedenie*. 1: 34–46 (In Russ.).