

КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМИРОВАНИЯ ОКОН В ПОЛОГЕ СТАРОВОЗРАСТНОГО ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА

© 2024 г. А. М. Портнов*, @, М. П. Шашков**, В. Н. Шанин*

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение федерального исследовательского центра «Пушкинский научный центр биологических исследований РАН»,
Институтская, 2, Пушкино, 142290 Россия

**Карагандинский государственный университет имени академика Е. А. Букетова,
Университетская, 28, Караганда, 100024 Казахстан

@E-mail: alekseyporntnow@gmail.com

Поступила в редакцию 14.11.2022 г.

После доработки 15.05.2023 г.

Принята к публикации 15.05.2023 г.

Проведена количественная и качественная оценка динамики образования разрывов в пологе малонарушенного старовозрастного полидоминантного широколиственного леса на постоянной пробной площади в заповеднике «Калужские засеки». По данным аэрофотосъемки леса в 2018 и 2021 гг. были получены цифровые модели высот, по которым построены схемы окон нескольких высотных классов. Полученные схемы были экспертно проанализированы с использованием ортофотопланов данных съемок и оценены площади окон. Проведено выборочное наземное обследование окон и регрессионный анализ связи относительной площади окон с видовым составом древостоя по данным первичного перечета. Показано, что фенофаза во время съемки может существенно изменять оценку площадей окон, а высота древостоя в окне не может служить надежным показателем его возраста. Также было обнаружено, что аэрофотосъемка позволяет выявить более сложную оконную структуру, чем наземные исследования.

Ключевые слова: ветровальные окна, оконная динамика, заповедник «Калужские засеки», ортофотоплан, дистанционные методы, аэрофотосъемка, цифровая модель высот

DOI: 10.31857/S1026347024010136, EDN: LKQAXW

Современная популяционная экология рассматривает разрывы в пологе древостоев (окна) как важный структурный элемент лесных экосистем. Это нашло выражение в концепциях гэп-мозаики (Watt, 1947; Коротков, 1991; McCarthy, 2001) и мозаично-циклической концепции экосистем (The mosaic-cycle concept..., 1991; Смирнова, 1998), которые предполагают, что окна являются необходимой частью цикла естественного лесовозобновления (Smirnova *et al.*, 2017; Feldman *et al.*, 2018; Ross *et al.*, 2022). Окна обеспечивают некоторым светлюбивым видам, неспособным длительное время расти под пологом, возможность возобновления, а теневыносливым – возможность выйти в первый ярус. Понимание особенностей оконной динамики необходимо для анализа пространственной неоднородности лесного покрова, являющейся ключевым фактором поддержания устойчивого функционирования лесных экосистем, сохранения их биологического разнообразия и, как следствие, способности к реализации основных экосистемных функций (Lukina *et al.*, 2021).

Использование исключительно традиционных методов наземного обследования древостоев связано с большими трудовыми и временными затратами (Condit, 1998; Gardner *et al.*, 2008), поэтому в современных исследованиях активно применяются дистанционные методы. Для этого используются данные спутниковой съемки (Bastin *et al.*, 2017; Sturm *et al.*, 2022) и аэрофотосъемки с использованием пилотируемых летательных аппаратов (Vierling *et al.*, 2008), но подобные способы имеют определенные ограничения как по стоимости, так и по характеристикам изображения (Wulder *et al.*, 2004; Loarie *et al.*, 2007; Koh, Wich, 2012; Paneque-Gálvez *et al.*, 2014). Более привлекательной альтернативой в локальных исследованиях, проводимых на относительно небольших площадях, являются БПЛА (беспилотные летательные аппараты) (Rango *et al.*, 2009; Whitehead, Hugenholtz, 2014; Whitehead *et al.*, 2014; Pajares, 2015). Они используются для того, чтобы отслеживать изменения лесного покрова (Hansen *et al.*, 2013; Nijland *et al.*, 2015), получать данные о его густоте (Crowther *et al.*, 2015), высоте полога (Simard

et al., 2011; Nijland *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2016), запасах углерода (Saatchi *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2014) и структуре растительности (Getzin *et al.*, 2012; Dandois, Ellis, 2013; Puliti *et al.*, 2015).

В качестве результата дистанционного зондирования могут рассматриваться как плотные облака точек и цифровые модели высот (Mohan *et al.*, 2017; Otero *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2022), так и растровые композитные изображения (ортофотопланы) (Li *et al.*, 2017; Branson *et al.*, 2018), для интерпретации которых зачастую привлекаются искусственные нейронные сети (Sylvain *et al.*, 2019).

В исследованиях оконной динамики применяются такие наземные методы, как трансекты (Широков, 2005), дендроэкологический анализ (Hobi *et al.*, 2015), полусферическая съемка (Jonckheere *et al.*, 2005). Из дистанционных методов применяются сканирование лидаром (Verakomma *et al.*, 2012), анализ спутниковых снимков (Barton *et al.*, 2017) и аэрофотосъемка с помощью БПЛА (Wang *et al.*, 2015; Getzin *et al.*, 2012). Было показано, что при аэрофотосъемке происходит существенно меньше пропусков окон (ложноотрицательных результатов), чем при использовании наземных методов, хотя несколько увеличивается количество ошибочно распознанных окон (ложноположительных результатов) (Fox *et al.*, 2000).

Цель данного исследования — сравнить оценку оконной динамики участка малонарушенного широколиственного леса, полученную с помощью аэрофотосъемки, с оценкой, полученной наземными методами. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи: (1) построение на основе материалов аэрофотосъемки цифровых моделей высот древесного полога на постоянной пробной площади для выделения окон; (2) выявление оконной динамики древостоя на основе анализа материалов аэрофотосъемки, полученных в разное время; (3) сравнение размеров окон, выявленных наземными и дистанционными методами; (4) выявление связи между видовым составом первого яруса древостоя 30-летней давности и суммарной площадью окон в настоящее время.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Краткая характеристика района исследований. Заповедник “Калужские засеки” находится на юго-востоке Калужской области в пределах Русской платформы, в северо-западной части Среднерусской возвышенности на водоразделе рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздра). Преобладающие высоты 150–250 м н.у.м., наивысшая точка — 275 м. Рельеф образован в основном пологохолмистым покровом ледниковой морены, эрозионный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью, состоящей из левых притоков реки Вытебеть. На территории заповедника представлены в основном

светло-серые лесные почвы, в долине р. Вытебеть — дерново-среднеподзолистые и дерново-слабоподзолистые почвы (Бобровский, Ханина, 2000).

Климат умеренно-континентальный с четко выраженными сезонами года. Среднегодовая температура +4.4°C, наиболее теплый месяц — июль (средняя температура +18°C), наиболее холодный — январь (средняя температура –10°C), средняя относительная влажность воздуха — 66–74%. Среднегодовое количество осадков — 662 мм (от 450 до 700 мм; максимальное количество осадков выпадает в июле, минимальное — в декабре и феврале). Снеготаяние начинается в среднем 29 марта. Преобладают западные и юго-западные ветры. Среднегодовое барометрическое давление — 746.5 мм рт. ст. (Veselov *et al.*, 2021).

Заповедник состоит из двух участков. На территории южного участка, где проводились исследования, сохранились уникальные массивы старовозрастных полидоминантных широколиственных лесов. Эти леса являются частью Заокской засечной черты, линии обороны Московского государства в XVI–XVIII вв. (Бобровский, Ханина, 2000; Бобровский, 2002). Заповедник “Калужские засеки” является одним из наименее нарушенных широколиственных восточноевропейских лесных массивов.

Постоянная пробная площадь в заповеднике “Калужские засеки” заложена на южном участке заповедника, в старовозрастном полидоминантном широколиственном лесу в 1986–1988 гг. под руководством проф. О. В. Смирновой и д.б.н. Р. В. Попадюка. Размер пробной площади составляет 10.8 га (200 × 540 м). Она имеет прямоугольную форму и разделена на 11 полос равной ширины (200 × 40 м) и полосу № 12 размером 200 × 100 м. Площадь ориентирована длинной стороной по оси север — юг с отклонением от направления на истинный север в 6 градусов к западу. Древостой имеет многоярусную структуру и сформирован *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *Acer campestre* L., *Ulmus glabra* Huds., *Fraxinus excelsior* L., *Betula* L. (идентификация до вида не проводилась) и *Populus tremula* L.

В настоящее время старейшие деревья *Q. robur* имеют возраст более 300 лет, а максимальный возраст деревьев других видов более 150 лет. Сомкнутость первого яруса древостоя составляет 60%, а среднее покрытие кустарникового яруса — 40% (Smirnova *et al.*, 2017). *Corylus avellana* (L.) H. Karst часто доминирует в кустарниковом ярусе: по оценкам, возраст кустарников превышает 200 лет, а возраст отдельных стволов — более 50 лет. *Euonymus europaeus* L., *Euonymus verrucosus* Scop., *Lonicera xylosteum* L. и *Prunus padus* L. распространены в подлеске наряду с подростом *T. cordata*, *U. glabra*, *A. campestre* и *A. platanoides*.

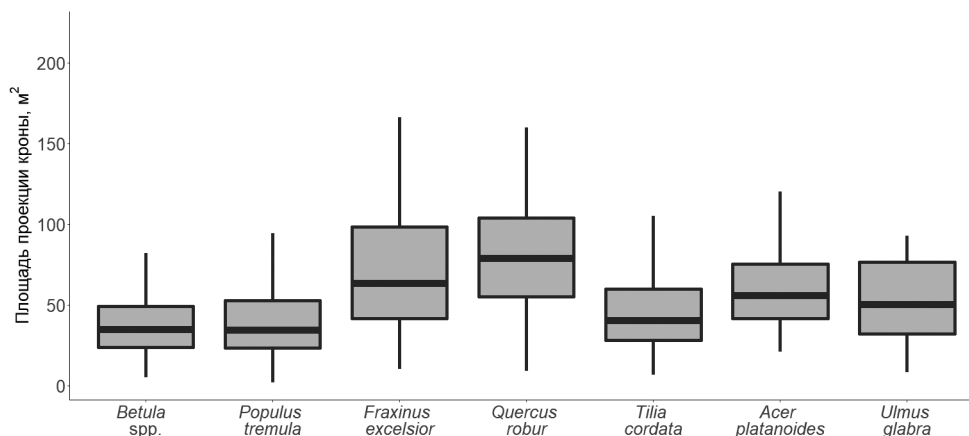


Рис 1. Площади проекций крон деревьев первого яруса разных видов по архивным данным (перечет 1986–1988 гг.). Нижняя граница бокса – 1-й квартиль, верхняя – 3-й; толстой горизонтальной линией обозначен 2-й квартиль (медианное значение); “усы” показывают размах значений.

Среднее проективное покрытие травянистого яруса составляет 65%. Наиболее распространены *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Lamium galeobdolon* (L.) L. subsp. *galeobdolon* Huds., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Rubra holostea* (L.) M. T. Sharples & E. A. Tripp, *Mercurialis perennis* L., *Milium effusum* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р. Fuchs и другие типичные неморальные виды. Также часто встречаются нитрофильные виды *Onoclea struthiopteris* (L.) Roth, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Urtica dioica* L. и *Lunaria rediviva* L. Обильно представлены эфемероиды: *Anemonoides ranunculoides* L. (Holub), *Ranunculus ficaria* L., *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl., *Gagea minima* (L.) Ker Gawl., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. & Körte, *Corydalis marschalliana* (Willd.) Pers., *Allium ursinum* L. (Shashkov et al., 2022).

При первичном учете в 1986–1988 гг. на пробной площади были учтены и картографированы все деревья с диаметром ствола > 5 см на высоте 1.3 м, а также отдельные кусты *C. avellana*. Учет производился независимо от жизненного статуса: мертвые деревья, как стоящие, так и упавшие, также учитывались. Для каждого дерева определяли вид, жизненный статус (высокая, нормальная, пониженная, низкая жизненность, погибшее сухостойное, пеня, упавшее), онтогенетическое состояние. Измеряли диаметр ствола, выборочно измеряли некоторые другие характеристики (Smirnova et al., 2017). Для каждого дерева были определены локальные декартовы координаты с помощью двух измерительных лент. Одна лента натягивалась параллельно границе полосы, а вторая – перпендикулярно первой по направлению к дереву. Таким образом, после учета радиуса ствола были получены относительные координаты каждого дерева в системе, точкой отсчета которой служит северо-западный угол постоянной пробной площади.

В 2016–2018 гг. проведен повторный пересчет под руководством проф. М. В. Бобровского. В этом перечете для каждого учетного дерева отмечали жизненный статус (живое или мертвое), у живых деревьев измеряли диаметр ствола. В пересчет были добавлены новые деревья, достигшие диаметра ствола на уровне груди 5 см (Shashkov et al., 2022); из-за сложностей с идентификацией кустов *C. avellana* и общим объемом работы этот вид в пересчет включен не был.

Анализ материалов аэрофотосъемки. Окнами называются разрывы в пологие спелого древостоя, возникшие в результате вывала деревьев первого яруса. Для анализа площади ветровальных окон и их распределения по высотным классам использовали два ортофотоплана, полученных на основе материалов аэрофотосъемки при помощи квадрокоптера (30 апреля 2018 г. и 4 июня 2021 г.). Определение размеров ветровальных окон по данным аэрофотосъемки осуществляли в несколько шагов. Сначала по полученным фотографиям в программе Agisoft Metashape (Agisoft LLC, 2021) строили плотные облака точек и цифровые модели поверхности (Digital elevation model, DEM).

На следующем этапе обработки данных определяли оптимальное разрешение DEM. Для этого анализировали число окон, выделенных при разном разрешении модели (30, 50, 75, 100 см/пиксель). Учитывали общее число выделенных окон, размер самого большого окна и число окон площадью до 25 м². Последнее значение использовали как порог шума в модели, разрывы в пологие меньшей площади интерпретировали как артефакты. Значение в 25 м² было определено экспертно, исходя из распределения размеров крон деревьев, измеренных при закладке постоянной пробной площади (рис. 1). Такое значение соответствует

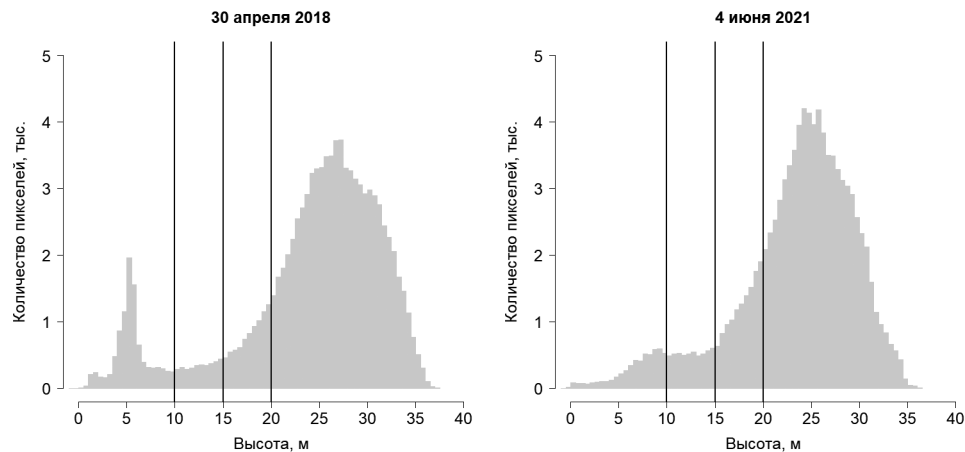


Рис 2. Гистограммы распределения нормированных высот пикселей для двух разновременных съемок. Вертикальными линиями показаны пороговые значения высоты для выделения разных классов окон.

минимальной площади проекции кроны для большинства видов рассматриваемых деревьев первого яруса древостоя. В результате вычислительных экспериментов оптимальное разрешение файла DEM оценено в 30 см/пиксель. Такое разрешение не снижает существенно качество изображения, по сравнению с более подробными разрешениями, но при этом значительно сокращает число артефактов обработки.

Далее полученные DEM с разрешением 30 см/пиксель обрабатывали в программе QGIS (QGIS development team, 2021) с помощью “Калькулятора растров”. Сначала нормировали высоты пикселей: из высоты каждого пикселя вычитали минимальную высоту DEM, таким образом высоты переводили из системы отсчета, связанной с уровнем моря, в локальную. Затем строили и анализировали гистограммы распределения высот для выделения пороговых значений высоты для разных классов древесной растительности (полога леса и окон разной стадии зарастания).

Одним из критериев закрытия окна является достижение деревьями в окне 2/3 высоты полога (Tyrrell, Crow, 1994). В нашем случае средняя высота полога составляет около 30 м. Поскольку

закрытое окно становится трудно выделить, мы приняли высоту 20 м как минимальную высоту полога и не рассматривали участки древостоя высотой более 20 м как окна. Участки древостоя высотой 0–20 м были разделены нами на 3 класса согласно наблюдаемым на гистограммах кластерам (рис. 2). Высотный класс 0–10 м соответствует слабо заросшим окнам и создает в левой части гистограммы хорошо заметный пик. Класс 10–15 м соответствует частично заросшим окнам. Из гистограммы распределения высот пикселей видно, что в пределах этого класса деревья разной высоты встречаются с одинаковой частотой, что, вероятно, связано с интенсивной конкуренцией между деревьями в процессе выхода в полог. Классу 15–20 м соответствуют окна на поздних стадиях зарастания, в которых самые высокие деревья уже начинают доминировать над другими и скрывают последние при аэрофотосъемке.

Затем DEM разбивали на классы в соответствии с определенными по гистограммам пороговыми значениями высоты. Для оценки оконной динамики древостоев за 3 года для каждого срока съемки рассчитывали общие площади окон, выделенных в каждом классе (табл. 1). Для выявления окон, образовавшихся за трехлетний период, из векторного слоя с окнами, детектированными по съемке от 4 июня 2021 г., вычитали слои, полученные по съемке от 30 апреля 2018 г. Далее экспертно анализировали полученный слой с использованием разновременных ортофотопланов. В ходе этого анализа по ортофотопланам визуально оценивали принадлежность полигонов к новым окнам (по присутствию на самом позднем снимке лежащих деревьев) или же к артефактам обработки. По результатам анализа оценивали общее число окон, образовавшихся за 3 года. Построена схема

Таблица 1. Площади окон разных классов, оцененные по моделям высот

Дата съемки	Площади выделенных по высоте классов, м ²			Общая площадь, м ²
	< 10 м	10–15 м	15–20 м	
30.04.2018	19374.1	2547.3	10780.2	32701.6
04.06.2021	5428.3	4285.2	11958.8	21672.3

пробной площади с разделением территории на 3 класса: новые окна (образовавшиеся за период 2018–2021 гг.), окна, образовавшиеся до 2018 г., и полог леса (рис. 3б).

Кроме того, мы провели регрессионный анализ зависимости суммарной площади окон высотного класса до 10 метров в каждой полосе от видового состава первого яруса древостоя тех же полос (по данным перечета 1986–1988 гг.). Высотный класс 15–20 м был исключен нами из регрессионного анализа.

Наземные полевые обследования. Кроме того, на постоянной пробной площади проведено выборочное картографирование окон наземными методами для определения формы и размера. В качестве опорной точки для измерений внутри ветровального окна выбирали ориентир. Обычно для этого выбиралось одно из учетных деревьев. В случае отсутствия поблизости от геометрического центра окна стоящих деревьев использовали визуально различимый на ортофотоплане крупный валеж с записанными координатами. Далее от данной опорной точки производили измерение расстояний до границ окна по 8 магнитным азимутам (от 0 до 360°, с шагом в 45°), получая таким образом полярные координаты (азимут – расстояние) вершин соответствующего полигона. Границы окна определялись нами экспертно, по границам проекций крон деревьев первого яруса. После этого внутри окна измеряли высоты и записывали номера (в случае отсутствия номеров записывали ориентиры, позволяющие установить расположение) предположительно самых заметных на аэрофотоснимках деревьев. Расстояния до границ окон и высоты деревьев измерялись с помощью лазерного дальномера-угломера Laser Technology TruPulse 360B. Всего картографировано 11 окон разного размера, возраста и состава подраста (подлеска). Более подробно методика описана в предшествующей работе (Портнов и др., 2021).

Площади окон, выделенных наземным методом и с помощью аэрофотосъемки, сравнивались путем сопоставления площадей соответствующих им полигонов в программе QGIS. Для окон, измеренных наземным методом, полигоны строились путем перевода полярных координат в прямоугольные. Для географической привязки использовали координаты опорной точки. Для окон, выявленных с помощью анализа материалов аэрофотосъемки, использовались полигоны, выделенные с помощью анализа DEM. Следует отметить, что одному наземному окну на DEM могли соответствовать оконные полигоны нескольких высотных классов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Древостой на постоянной пробной площади неоднороден и имеет сложную как вертикальную, так

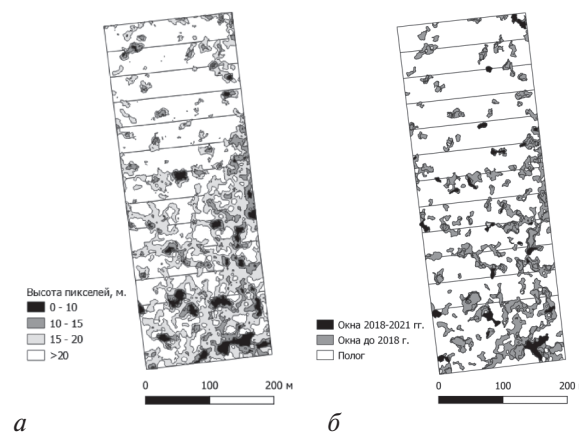


Рис. 3. План постоянной пробной площади на 4 июня 2021 года с разделением территории на полог леса (высота > 20 м) и окна возобновления разных классов высоты (а); план постоянной пробной площади с разделением древесной растительности на 3 класса (б).

и горизонтальную структуру, что характерно для древостоев, которые развиваются естественным путём в течение нескольких поколений жизни деревьев.

На рис. 3а представлен план постоянной пробной площади, построенный по данным аэрофотосъемки в июне 2021 г., с разделением территории на полог леса и окна возобновления разной давности, выделенных на основе выбранных пороговых значений высоты.

Оценка динамики изменения площади полога леса и разрывов в пологе (окон и парцелл возобновления) на основе аэрофотосъемки. В зависимости от времени съемки варьирует как общая площадь, так и площади отдельных классов. Общая площадь окон на пробной площади оценивается в среднем в $25187.0 \pm 5514.7 \text{ м}^2$, что составляет удельную площадь окон в $2332.1 \pm 510.6 \text{ м}^2 \text{ га}^{-1}$, или 18.2–28.4% от общей площади. Высокая вариация оцененных площадей связана прежде всего с разными фенофазами во время проведения съемки. В июне (съемка 2021 г.), после распускания листьев, большая часть выделенной “оконной” площади приходится на класс 15–20 м, а в апреле (съемка 2018 г.), когда листва в значительной степени отсутствует, на класс < 10 м.

Основываясь на полученных результатах, можно заключить, что для выделения окон с помощью данной методики следует использовать материалы аэрофотосъемки в период полного распускания листьев, т.е. от поздней весны до конца лета. Для корректного сравнения количества окон в разные годы необходимо использовать серию снимков, полученных в один и тот же сезон (желательно

летний). В работе (Barton *et al.*, 2017), где дистанционными методами исследовались разрывы полога в дубовых и буковых лесах, отмечается также, что имеет значения высота солнца над горизонтом в момент проведения съемки: при малой высоте наблюдается затенение периферийных участков крон деревьев, мешающее точно оценить форму окон. В то же время, когда солнце находится высоко над горизонтом, могут не обнаруживаться более мелкие окна неправильной формы.

Результаты детектирования новых окон на основе разновременных моделей высот и ортофотопланов показали, что с 2018 по 2021 г. в результате падения деревьев в пологе леса образовалось 25 новых окон. Сопоставление с результатами детектирования по модели высот показало, что новые окна относились к разным высотным классам (до 10 м, 10–15 м и 15–20 м). Данное предположение подтверждается результатами наземных обследований окон. Так, высота растущих в окнах деревьев составляет от 1.5 до 23.7 м (высотой более 20 м обладают отдельные деревья внутри окна). Этот результат показывает, что высота древесной растительности внутри окна не является индикатором его возраста. Вероятно, в ряде случаев окна высотных классов 10–15 и 15–20 метров являются не окнами в поздней стадии зарастания, а сформированы вторым ярусом древостоя, не затронутым при вывале деревьев верхнего яруса. Кроме того, во многих окнах с древесной растительностью высотой до 10 м обнаружено значительное количество *C. avellana*, которая формирует в подлеске свой “квазиполог”, препятствующий возобновлению древостоя и удерживающий окно в данном классе в течение длительного времени (возможно, десятилетия). В работе (Verakomta *et al.*, 2012), посвященной канадским хвойным лесам, указывается, что небольшие разрывы в пологе могут смыкаться в течение относительно небольшого срока (около 73% площади малых окон (размером 5–10 м²) закрылось в течение пяти лет), в то время как большие окна имеют тенденцию сохранять площадь в течение длительного времени или даже расширяться и менять форму за счёт последующих вывалов деревьев по границам окон.

Выяснено, что аэрофотосъемка позволяет выявить значительно более сложную структуру окон, чем наземные исследования. На цифровой модели высот (рис. 3а) видно, что окна часто переходят одно в другое через узкие перешейки, имеют небольшие вкрапления окон другого высотного класса. Участки древостоя в классе высот 15–20 м объединяются в масштабную лабиринтоподобную структуру, охватывающую практически всю южную половину постоянной пробной площади. Несколько картографированных нами окон находятся в пределах подобной структуры без возможности выделения четких границ, и точная оценка

их площади по материалам аэрофотосъемки не представляется возможной. В большинстве остальных случаев для оценки площади окон из расчета приходится исключить участки древостоя высотой 15–20 м.

В исследовании многоярусного разновозрастного букового леса (Hobi *et al.*, 2015) разрывы полога, картографированные с помощью дистанционных методов, также лишь частично совпали с результатами, полученными в ходе наземной инвентаризации. Авторы отмечают, что выявленные наземными методами окна чаще относились к крупным размерным классам, чем при использовании дистанционных методов. Авторы объясняют это, во-первых, различиями в методах выделения окон (при использовании наземных методов они считали окном древостой высотой не более 1/3 от высоты полога, а при использовании дистанционных методов — только те участки, где непосредственно видна поверхность) и, во-вторых, тенденцией небольших окон образовывать кластеры, из-за чего выборка наземных обследований могла оказаться нерепрезентативной.

Вероятно, участки древостоя высотного класса 15–20 м более продуктивно рассматривать как часть полога. По результатам предварительного регрессионного анализа мы сочли окна высотного класса 10–15 м вносящими искажения в получаемые результаты. Мы предполагаем, что это вызвано тем, что значительная часть этих окон уже существовала на момент первичного передела (1986–1988).

Наилучшее соответствие показала модель линейной регрессии $S = -12.878n_{Bs} + 1034.397$, где S — общая удельная площадь окон высотного класса < 10 м (м² га⁻¹); n_{Bs} — количество деревьев (шт. га⁻¹) *Betula* spp. ($p = 0.00182$). Значение коэффициента детерминации (R^2) составляет 0.603. Однако мы предполагаем, что данная зависимость отражает лишь особенности пространственной структуры пробной площади и не имеет биологической интерпретации.

Полученные путем анализа результатов аэрофотосъемки площади окон составляют в среднем 97% от значений, полученных при наземной съемке, но с существенным разбросом (от 45 до 169%). Значительные отклонения в меньшую сторону являются, на наш взгляд, результатом исключения при анализе участков с высотой полога 15–20 м, в то время как отклонения в большую сторону — результатом неправильного определения границ окна при наземной съемке.

Минимальный размер окон может значительно варьировать в зависимости от характеристик древостоя. В обзоре (McCarthy, 2001) средний размер окон в широколиственных лесах умеренного пояса оценивается в пределах 28–239 м². В работе

(Комаров, 2021) минимальный размер окна выбран равным 20 м² как соответствующий средней площади проекций крон *T. cordata* и *P. abies* в условиях Подмосквы. Таким образом, выбранная нами оценка минимальной площади окна хорошо согласуется с оценками, выбранными другими исследователями. Средняя площадь окон, выделенных нами с помощью дистанционных методов, составляет около 106 м².

Возможным источником погрешности в оценке площадей окон является исключение полигонов из анализа на основании одной только их площади. Вероятно, для получения более точных результатов следует учитывать также форму полигона. Для этого можно использовать индекс сложности формы окна (GSCI), определяемый как отношение периметра окна к периметру круглого окна той же площади (Koukoulas, Blackburn, 2004). Таким образом, полигоны с меньшими значениями данного индекса (т.е. имеющие близкую к кругу форму) с высокой вероятностью являются окнами, в то время как полигоны с более высоким значением GSCI, даже если их площадь превышает выбранное нами пороговое значение в 25 м², скорее всего, соответствуют межкрупным пространствам. Также применяются и другие критерии сложности формы окна, основанные на его фрактальной размерности (Getzin *et al.*, 2012).

К сожалению, наличие всего одной пробной площади для исследований накладывает определенные ограничения на сделанные выводы, однако в данном случае ключевым является сочетание двух факторов: уникальности объекта исследования (старовозрастной малонарушенный полидоминантный многоярусный широколиственный лес) и количества собранных данных (два перечета древостоя за 30-летний период, картографирование местоположения деревьев, серия разносезонных ортофотопланов). Найти опубликованные данные или провести аналогичные наблюдения на других объектах, удовлетворяющих обоим условиям, и провести сравнение с ними в данный момент не представляется возможным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основываясь на полученных результатах, мы можем заключить, что в сложном многоярусном древостое детектирование окон возможно на основе моделей высот, но для выделения недавно возникших разрывов в пологе необходим анализ серии разновременных моделей и ортофотопланов, так как степень зарастания окна не является корректным показателем его возраста и, соответственно, может вводить в заблуждение относительно истинной оконной динамики.

Кроме того, мы обнаружили, что понятие границ окна в контексте аэрофотосъемки является

более размытым, чем при наземной съемке, что затрудняет сопоставление размеров окон, выделенных с помощью разных методов. Также мы пришли к выводу, что окна с высотой древостоя 15–20 м в исследованном нами древостое продуктивнее рассматривать как часть полога и что для получения наилучших результатов следует проводить аэрофотосъемку в период полного распускания листьев.

Сравнение разносезонных ортофотопланов позволило нам выявить сложные явления оконной динамики на постоянной пробной площади: обнажающие второй ярус вывалы и зарастающие *C. avellana* окна. Применение данного подхода к другим древостоям позволит уточнить наши представления об оконной динамике в лесных экосистемах разных типов, обеспечивая сопоставимость результатов исследований за счет стандартизации методов. Количественный учет оконной динамики позволит улучшить текущую оценку и прогноз реализации лесами экосистемных функций, включая поддержание биологического разнообразия и депонирование углерода, что важно для планирования охраны (для защитных и резервных лесов) или устойчивого и неистощительного лесопользования (в случае эксплуатационных лесов).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам, оказавшим помощь в сборе и обработке экспериментальных данных: к.б.н. Н.В. Ивановой, к.б.н. П.В. Фроловой, к.г.н. С.С. Быховцу, Е.С. Дину.

Работа Портнова А.М. выполнена в рамках темы государственного задания ФИЦ ПНЦБИ РАН (регистрационный № 122111000095-8).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Заповедник “Калужские засеки” // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольной. М.: Научный мир, 2000. С. 104–124.
- Бобровский М.В. Козельские засеки (эколого-исторический очерк). Калуга: Изд-во Н. Бочкаревой, 2002. 92 с.
- Комаров А.В., Ершов Д.В., Тихонова Е.В. Информативность спектральных и морфометрических признаков оконной структуры полого древостоя на основе спутниковых данных // Лесоведение. 2021. № 3. С. 227–239.
<https://doi.org/10.31857/S0024114821030074>

- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. № 8. С. 7–20.
- Портнов А.М., Быховец С.С., Дин Е.С., Иванова Н.В., Фролов П.В., Шанин В.Н., Шапков М.П. Количественная оценка размеров окон в пологе старовозрастного широколиственного леса наземными и дистанционными методами // Материалы Седьмой Национальной научной конференции с международным участием “Математическое моделирование в экологии”. Пушино: ИФХиБПП РАН – ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2021. С. 99–102.
- Смирнова О.В. Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. № 2. С. 148–165.
- Широков А.И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // Лесоведение. 2005. № 1. С. 19–27.
- Barton I., Király G., Czimmer K., Hollaus M., Pfeifer N. Treefall gap mapping using Sentinel-2 images // Forests. 2017. Vol. 8. No 11. ID426. <https://doi.org/10.3390/f8110426>
- Bastin J.F., Berrahmouni N., Grainger A., Maniatis D., Mollicone D., Moore R., Patriarca C., Picard N., Sparrow B., Abraham E.M., Aloui K., Atesoglu A., Attore F., Bassüllü Ç., Bey A., Garzuglia M., García-Montoro L.G., Groot N., Guerin G., Laestadius L., Lowe A.J., Mamane B., Marchi G., Patterson P., Rezende M., Ricci S., Salcedo I., Diaz A.S.-P., Stolle F., Surappaeva V., Castro R. The extent of forest in dryland biomes // Science. 2017. Vol. 356. No 6338. P. 635–638. <https://doi.org/10.1126/science.aam6527>
- Branson S., Wegner J.D., Hall D., Lang N., Schindler K., Perona P. From Google Maps to a fine-grained catalog of street trees // ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 2018. Vol. 135. P. 13–30. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2017.11.008>
- Chen Q., Gao T., Zhu J., Wu F., Li X., Lu D., Yu F. Individual tree segmentation and tree height estimation using leaf-off and leaf-on UAV–LiDAR data in dense deciduous forests // Remote Sensing. 2022. Vol. 14. No 12. ID2787. <https://doi.org/10.3390/rs14122787>
- Condit R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Berlin: Springer, 1998. 211 p.
- Crowther T.W., Glick H.B., Covey K.R., Bettigole C., Maynard D.S., Thomas S.M., Smith J.R., Hintler G., Duguid M.C., Amatulli G., Tuanmu M.N., Jetz W., Salas C., Stam C., Piotta D., Tavani R., Green S., Bruce G., Williams S.J., Wiser S.K., Huber M.O., Hengeveld G.M., Nabuurs G.J., Tikhonova E., Borchardt P., Li C.F., Powrie L.W., Fischer M., Hemp A., Homeier J., Cho P., Vibrans A.C., Umunay P.M., Piao S.L., Rowe C.W., Ashton M.S., Crane P.R., Bradford M.A. Mapping tree density at a global scale // Nature. 2015. Vol. 525. P. 201–205. <https://doi.org/10.1038/nature14967>
- Dandois J.P., Ellis E.C. High spatial resolution three-dimensional mapping of vegetation spectral dynamics using computer vision // Remote Sensing of Environment. 2013. Vol. 136. P. 259–276. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.04.005>
- Feldmann E., Drößler L., Hauck M., Kucbel S., Pichler V., Leuschner C. Canopy gap dynamics and tree understory release in a virgin beech forest, Slovakian Carpathians // Forest Ecology and Management. 2018. Vol. 415–416. P. 38–6. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.022>
- Fox T.J., Knutson M.G., Hines R.K. Mapping forest canopy gaps using air-photo interpretation and ground surveys // Wildlife Society Bulletin. 2000. Vol. 28. No 4. P. 882–889. <https://doi.org/10.2307/3783843>
- Gardner T.A., Barlow J., Araujo I.S., Avila-Pires T.C., Bonaldo A.B., Costa J.E., Esposito M.C., Ferreira L.V., Hawes J., Hernandez M.I.M., Hoogmoed M.S., Leite R.N., Lo-Man-Hung N.F., Malcolm J.R., Martins M.B., Mestre L.A.M., Miranda-Santos R., Overal W.L., Parry L., Peters S.L., Ribeiro M.A., da Silva M.N.F., Motta C.D.S., Peres C.A. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests // Ecology Letters. 2008. Vol. 11. No 2. P. 139–150. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01133.x>
- Getzin S., Wiegand K., Schöning I. Assessing biodiversity in forests using very high-resolution images and unmanned aerial vehicles // Methods in Ecology and Evolution. 2012. Vol. 3. No 2. P. 397–404. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00158.x>
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C.O., Townshend J.R.G. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change // Science. 2013. Vol. 342. No 6160. P. 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Hobi M.L., Ginzler C., Commarmot B., Bugmann H. Gap pattern of the largest primeval beech forest of Europe revealed by remote sensing // Ecosphere. 2015. Vol. 6. No 5. P. 1–15. <https://doi.org/10.1890/ES14-00390.1>
- Jonckheere I., Nackaerts K., Muys B., Coppin P. Assessment of automatic gap fraction estimation of forests from digital hemispherical photography // Agricultural and Forest Meteorology. 2005. Vol. 132. No 1–2. P. 96–114. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.06.003>
- Koh L.P., Wich S.A. Dawn of drone ecology: low-cost autonomous aerial vehicles for conservation // Tropical Conservation Science. 2012. Vol. 5. No 2. P. 121–132. <https://doi.org/10.1177/194008291200500202>
- Koukoulas S., Blackburn G.A. Quantifying the spatial properties of forest canopy gaps using LiDAR imagery

- and GIS // *International Journal of Remote Sensing*. 2004. Vol. 25. No. 15. P. 3049–3072.
<https://doi.org/10.1080/01431160310001657786>
- Li W., Fu H., Yu L., Cracknell A. Deep learning based oil palm tree detection and counting for high-resolution remote sensing images // *Remote Sensing*. 2017. Vol. 9. No 1. ID22.
<https://doi.org/10.3390/rs9010022>
- Loarie S.R., Joppa L.N., Pimm S.L. Satellites miss environmental priorities // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22. No 12. P. 630–632.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.08.018>
- Lukina N.V., Geraskina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Tebenkova D.N., Gornova M.V. Biodiversity and climate-regulating functions of forests: current issues and research prospects // *Forest Science Issues*. 2021. Vol. 4. No 1. P. 1–60.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202141k-60>
- McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forest // *Environmental Reviews*. 2001. Vol. 9. No 1. P. 1–59.
<https://doi.org/10.1139/a00-012>
- Mohan M., Silva C.A., Klauber G., Jat P., Catts G., Cardil A., Hudak A.T., Dia M. Individual tree detection from Unmanned Aerial Vehicle (UAV) derived canopy height model in an open canopy mixed conifer forest // *Forests*. 2017. Vol. 8. No 9. ID340.
<https://doi.org/10.3390/f8090340>
- Nijland W., Coops N.C., Macdonald E.S., Nielsen S.E., Bater C.W., Stadt J.J. Comparing patterns in forest stand structure following variable harvests using airborne laser scanning data // *Forest Ecology and Management*. 2015. Vol. 354. P. 272–280.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.005>
- Otero V., Van De Kerchove R., Satyanarayana B., Martínez-Espinosa C., Fisol M.A.B., Ibrahim M.R.B., Sulong I., Mohd-Lokman H., Lucas R., Dahdouh-Guebas F. Managing mangrove forests from the sky: forest inventory using field data and unmanned aerial vehicle (UAV) imagery in the Matang Mangrove Forest Reserve, peninsular Malaysia // *Forest Ecology and Management*. 2018. Vol. 411. P. 35–45.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.049>
- Pajares G. Overview and current status of remote sensing applications based on unmanned aerial vehicles (UAVs) // *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. 2015. Vol. 81. No 4. P. 281–330.
<https://doi.org/10.14358/PERS.81.4.281>
- Paneque-Gálvez J., McCall M., Napoletano B., Wich S., Koh L. Small drones for community-based forest monitoring: an assessment of their feasibility and potential in tropical areas // *Forests*. 2014. Vol. 5. No 6. P. 1481–1507.
<https://doi.org/10.3390/f5061481>
- Puliti S., Orka H.O., Gobakken T., Naesset E. Inventory of small forest areas using an Unmanned Aerial System // *Remote Sensing*. 2015. Vol. 7. No 8. P. 9632–9654.
<https://doi.org/10.3390/rs70809632>
- Rango A., Laliberte A., Herrick J.E., Winters C., Havstad K., Steele C., Browning D. Unmanned aerial vehicle-based remote sensing for rangeland assessment, monitoring, and management // *Journal of Applied Remote Sensing*. 2009. Vol. 3. No 1. ID033542.
<https://doi.org/10.1117/1.3216822>
- Ross C.W., Loudermilk E.L., Skowronski N., Pokswinski S., Hiers J.K., O'Brien J. LiDAR voxel-size optimization for canopy gap estimation // *Remote Sensing*. 2022. Vol. 14. No 5. ID1054.
<https://doi.org/10.3390/rs14051054>
- Saatchi S.S., Harris N.L., Brown S., Lefsky M., Mitchard E.T., Salas W., Zutta B.R., Buermann W., Lewis S.L., Hagen S., Petrova S., White L., Silman M., Morel A. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. Vol. 108. No 24. P. 9899–9904.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1019576108>
- Shashkov M.P., Bobrovsky M.V., Shanin V.N., Khanina L.G., Grabarnik P. Ya., Stamenov M.N., Ivanova N.V. Data on 30-year stand dynamics in an old-growth broad-leaved forest in the Kaluzhskie Zaseki State Nature Reserve, Russia // *Nature Conservation Research*. 2022. Vol. 7 (Suppl. 1). P. 24–37.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2022.013>
- Simard M., Pinto N., Fisher J.B., Baccini A. Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar // *Journal of Geophysical Research*. 2011. Vol. 116. No G4. ID G04021.
<https://doi.org/10.1029/2011JG001708>
- Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G., Braslavskaya T. Yu., Starodubtseva E.A., Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Smirnov V.E., Ivanova N.V. Nemoral Forests // O.V. Smirnova, M.V. Bobrovsky, L.G. Khanina (Eds.): *European Russian forests: Their current state and features of their history. Plant and Vegetation 15*. Dordrecht: Springer, 2017. P. 333–476.
https://doi.org/10.1007/978-94-024-1172-0_5
- Sturm J., Santos M.J., Schmid B., Damm A. Satellite data reveal differential responses of Swiss forests to unprecedented 2018 drought // *Global Change Biology*. 2022. Vol. 28. No 9. P. 2956–2978.
<https://doi.org/10.1111/gcb.16136>
- Sylvain J.-D., Drolet G., Brown N. Mapping dead forest cover using a deep convolutional neural network and digital aerial photography // *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*. 2019. Vol. 156. P. 14–26.
<https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2019.07.010>
- The mosaic-cycle concept of ecosystem / ed. by H. Remmert. Berlin, Heidelberg, NewYork: Springer-Verlag, 1991. 168 p.
- Tyrrell L.E., Crow T.R. Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age //

- Ecology. 1994. Vol. 75. No 2. P. 370–386.
<https://doi.org/10.2307/1939541>
- Vepakomma U. Spatial contiguity and continuity of canopy gaps in mixed wood boreal forests: Persistence, expansion, shrinkage and displacement // *Journal of Ecology*. 2012. Vol. 100. No 5. 1257–1268.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01996.x>
- Veselov V.M., Pribylskaya I.R., Mirzeabasov O.A. World Data Center (RIHMI-WDC), Roshydromet. 2021.
<http://aisori-m.meteo.ru/waisori>
- Vierling K.T., Vierling L.A., Gould W.A., Martinuzzi S., Clawges R.M. LiDAR: shedding new light on habitat characterization and modeling // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2008. Vol. 6. No 2. P. 90–98.
<https://doi.org/10.1890/070001>
- Wang Z., Waser L.T., Ginzler C. A novel method to assess short-term forest cover changes based on digital surface models from image-based point clouds // *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 2015. Vol. 88. No 4. P. 429–440.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpv012>
- Watt A.S. Pattern and process in the plant community // *Journal of Ecology*. 1947. Vol. 35. No 1–2. P. 1–22.
- Whitehead K., Hugenholtz C.H. Remote sensing of the environment with small unmanned aircraft systems (UASs), part 1: a review of progress and challenges // *Journal of Unmanned Vehicle Systems*. 2014. Vol. 2. No 3. P. 69–85.
<https://doi.org/10.1139/juvs-2014-0006>
- Whitehead K., Hugenholtz C.H., Myshak S., Brown O., Le-Clair A., Tamminga A., Barchyn T.E., Moorman B., Eaton B. Remote sensing of the environment with small unmanned aircraft systems (UASs), part 2: scientific and commercial applications // *Journal of Unmanned Vehicle Systems*. 2014. Vol. 2. No 3. P. 86–102.
<https://doi.org/10.1139/juvs-2014-0007>
- Wulder M.A., Hall R.J., Coops N.C., Franklin S.E. High spatial resolution remotely sensed data for ecosystem characterization // *BioScience*. 2004. Vol. 54. No 6. P. 511–521.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0511:HSRRSD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0511:HSRRSD]2.0.CO;2)
- Zhang J., Huang S., Hogg E.H., Lieffers V., Qin Y., He F. Estimating spatial variation in Alberta forest biomass from a combination of forest inventory and remote sensing data // *Biogeosciences*. 2014. Vol. 11. No 10. P. 2793–2808.
<https://doi.org/10.5194/bg-11-2793-2014>
- Zhang J., Nielsen S.E., Mao L.F., Chen S.B., Svenning J.-C. Regional and historical factors supplement current climate in shaping global forest canopy height // *Journal of Ecology*. 2016. Vol. 104. No 2. P. 469–478.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12510>

Comprehensive analysis of gap formation in the canopy of an old-growth broadleaved forest

A. M. Portnov^{1, #}, M. P. Shashkov², V. M. Shanin¹

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of RAS – separate subdivision PSCBR RAS, Institutskaya, 2, Pushchino, 142290 Russia*

²*Karaganda Buketov University, Universitetskaya, 28, Karaganda, 100024 Kazakhstan*

[#]*e-mail: alekseyporntnow@gmail.com*

We performed a quantitative and qualitative assessment of the dynamics of gap formation in the canopy of intact old-growth polydominant broadleaved forest in a permanent sample area in the Kaluga Zaseki Nature Reserve. Digital elevation models were obtained from aerial survey data of the forest in 2018 and 2021, from which gap diagrams of several elevation classes were constructed. The resulting schematics were expertly analyzed using orthophotomosaic survey data and gap areas were estimated. We conducted a sample ground survey of gaps and regression analysis of the relationship between relative gap area and stand species composition from the primary enumeration data. It was shown that the phenophase at the time of the survey can significantly change the estimate of gap areas, and the height of the stand in the gap cannot serve as a reliable indicator of its age. It was also found that aerial photography reveals a more complex gap structure than ground-based surveys.

Keywords: windthrow gaps, gap dynamics, Kaluga Zaseki Nature Reserve, orthophotomosaic, remote sensing methods, aerial photography, digital elevation model