

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
«Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов» (ЦЭПЛ РАН)  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
«Федеральный исследовательский центр  
«Кольский научный центр Российской академии наук» (ФИЦ КНЦ РАН)  
Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН –  
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ РАН (ИППЭС КНЦ РАН)

*На правах рукописи*



Иванова Екатерина Александровна

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ  
НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ  
ПРИ АЭРОТЕХНОГЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель  
Доктор биологических наук,  
член-корреспондент РАН, профессор  
Лукина Наталья Васильевна

Москва-Апатиты

2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

|  |    |
|--|----|
| ОГЛАВЛЕНИЕ .....   | 2  |
| ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....   | 4  |
| ГЛАВА 1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ .....   | 7  |
| 1.1. Масса и фракционный состав древесного опада.....  | 9  |
| 1.2. Особенности химического состава древесного опада .....  | 14 |
| 1.3. Разложение древесного опада в лесных экосистемах .....  | 16 |
| ГЛАВА 2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....   | 23 |
| 2.1. Общая характеристика природно-климатических условий района исследования .....   | 23 |
| 2.2. Воздушное промышленное загрязнение .....  | 29 |
| 2.3. Объекты исследования .....  | 30 |
| 2.4. Методы исследований.....  | 33 |
| ГЛАВА 3 МАССА И ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА .....  | 42 |
| В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ.....  | 42 |
| 3.1. Масса опада и отдельных фракций в фоновых условиях и при аэротехногенном<br>загрязнении .....                                     | 42 |
| 3.2. Зависимость от факторов среды и загрязнения.....  | 44 |
| 3.3. Соотношение опада и надземной биомассы как параметр состояния древостоев .....  | 46 |
| 3.4. Многолетняя динамика общей массы древесного опада и его фракций в сосновых<br>лесах на разных стадиях техногенной дигрессии ..... | 48 |
| 3.5. Сезонная изменчивость поступления древесного опада .....  | 52 |
| 3.6. Внутрибиогеоценотическая изменчивость поступления древесного опада.....   | 57 |
| Выводы .....   | 60 |
| ГЛАВА 4 ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА .....   | 62 |
| 4.1. Химический состав опада хвои сосны в фоновых условиях и при аэротехногенном<br>загрязнении .....                                  | 62 |

|  |    |
|--|----|
| 4.2. Сезонная изменчивость химического состава опада хвои сосны на разных стадиях дигрессии .....  | 66 |
| 4.3. Внутрибиогеоценотическая изменчивость химического состава опада хвои сосны на разных стадиях дигрессии .....                                | 69 |
| Выводы .....   | 72 |
| ГЛАВА 5 РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА .....  | 74 |
| 5.1. Исходный состав растительных остатков и темпы разложения древесного опада в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии .....                | 74 |
| 5.2. Изменение химического состава древесного опада в процессе разложения в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии .....                     | 80 |
| 5.3. Сравнение скорости разложения опада в ельниках и сосняках на северном пределе распространения на разных стадиях техногенной дигрессии ..... | 84 |
| Выводы .....   | 90 |
| ВЫВОДЫ .....   | 92 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....   | 94 |

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Опад древесных растений как источник органического вещества почв и элементов питания для биоты выступает в роли связующего звена между растениями верхних ярусов леса и почвой и является одним из ключевых компонентов биогеохимических циклов в лесных биогеоценозах. Комплексные исследования содержания химических элементов в опаде с учетом его количества позволяют оценить объемы их поступления в почву, предсказать скорость разложения, в процессе которого соединения элементов высвобождаются и вновь вовлекаются в биогеохимические циклы.

Большая часть исследований в России и за рубежом посвящены изучению влияния природных факторов на формирование опада и процессы его разложения, тогда как воздействие локальных источников аэротехногенного загрязнения рассматривается значительно реже. Воздушное загрязнение вызывает деградацию лесных экосистем, изменения структуры и состава древостоев, снижение их продукционной способности (Ведрова, Мухортова, 2014; Гитарский, 2005; Лукина, Никонов, 1996; Татаринцев и др., 2015; Черненко и др., 2016; Hale, Robertson, 2016 и др.). Кислотообразующие вещества и тяжелые металлы вызывают повреждения и уменьшение продолжительности жизни ассимилирующих органов хвойных деревьев (Лукина, Никонов, 1998; Ярмишко, Лянгузова, 2013; Lamppu, Huttunen, 2004), снижение активности почвенных микроорганизмов (Лукина и др., 2008; Никонов и др., 2001; Фомичева и др., 2006 и др.).

В центральной части Мурманской области с 30-х годов XX в. функционирует крупнейший в Северной Европе источник аэротехногенного загрязнения – комбинат «Североникель» (г. Мончегорск, АО «Кольская ГМК»), в атмосферных выбросах которого преобладают сернистый газ и тяжелые металлы. Изучение формирования и разложения древесного опада лесов, функционирующих на северном пределе распространения в условиях атмосферного загрязнения, внесет вклад в понимание процессов адаптации лесных экосистем, изменчивости экосистемных функций лесов в условиях комбинированного действия природных и антропогенных факторов.

**Цель работы:** выявить особенности формирования и разложения опада в сосновых лесах на северном пределе распространения, развивающихся в естественных условиях и под действием аэротехногенного загрязнения.

**Задачи исследований:**

1. Выявить закономерности изменений массы и фракционного состава древесного опада в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии с учетом внутрибиогеоценотического варьирования в сезонной и многолетней динамике;
2. Оценить изменения химического состава активной фракции опада сосновых древостоев (хвои сосны) на разных стадиях техногенной дигрессии;
3. Провести сравнительную оценку скорости разложения растительных остатков в еловых и сосновых лесах на разных стадиях техногенной дигрессии.

**Научная новизна и практическая значимость.**

На основе многолетних наблюдений выявлены изменения массы и фракционного состава древесного надземного опада в сосновых лесах на северном пределе распространения, развивающихся в естественных условиях и под действием аэротехногенного загрязнения. Выявлено влияние качества растительного опада на скорость его разложения на ранних стадиях в сосновых лесах в условиях аэротехногенного загрязнения. Оценено влияние аэротехногенного загрязнения на химический состав опада хвои сосны с учетом внутрибиогеоценотической и сезонной изменчивости. Показано, что при исследовании опада необходимо учитывать внутрибиогеоценотическое варьирование его поступления. Полученные результаты представляют интерес для развития системы мониторинга лесов и исследования динамики состояния лесных экосистем в условиях комбинированного действия природных и антропогенных факторов, в том числе изменения климата.

**Защищаемые положения:**

1. Количество и качество древесного надземного опада в сосновых лесах на северном пределе распространения, как в естественных условиях, так и при аэротехногенном загрязнении, характеризуются значительной многолетней, сезонной и внутрибиогеоценотической изменчивостью.
2. Скорость разложения растительного опада в лесах на северном пределе распространения зависит как от естественных факторов, таких как качество опада и микромозаичность лесного покрова, так и от влияния воздушного промышленного загрязнения.

**Личный вклад соискателя.** Полевые исследования, сбор материала, камеральная обработка проб, анализ и обобщение результатов осуществлялись лично соискателем или при непосредственном его участии.

**Апробация работы.** Основные результаты диссертационной работы представлены на VI Всероссийской научной конференции по лесному почвоведению с международным участием «Фундаментальные и прикладные вопросы лесного почвоведения» (г. Сыктывкар, 2015 г.); Международной школе-конференции молодых ученых «Климат и эколого-географические

проблемы российской Арктики» (г. Апатиты, 2016 г.); XIV и XVI Всероссийских (с международным участием) Ферсмановских научных сессиях (г. Апатиты, 2017, 2019 гг.); XXIX и XXXI Молодежных научных школах-конференциях, посвященных памяти члена-корреспондента АН СССР К.О. Кратца и академика РАН Ф.П. Митрофанова «Актуальные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии» (г. Петрозаводск, 2018 г.; Санкт-Петербург 2020 г.); VII Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (г. Апатиты, 2019 г.); VIII Всероссийской научной конференции с международным участием «Лесные почвы и функционирование лесных экосистем (г. Москва, 2019 г.); IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Научные основы устойчивого управления лесами» (г. Москва, 2020 г.); IX Всероссийской научной конференции с международным участием «Лесные почвы и изменение климата» (г. Москва, 2021 г.).

**Публикации.** По материалам диссертационного исследования опубликовано 15 работ, из них 3 в журнале, индексируемом в Scopus и включенном в текущий перечень ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 114 страницах машинописного текста, состоит из введения, 5 глав, 23 иллюстраций, 18 таблиц, 9 выводов. Список цитируемой литературы включает 235 источников, в том числе 101 на иностранном языке.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю Лукиной Н.В. за всестороннюю помощь, отзывчивость и понимание. Автор выражает глубокую признательность коллективу лаборатории Наземных экосистем ИППЭС ФИЦ КНЦ РАН и ЦЭПЛ РАН за помощь в проведении исследований, за поддержку и ценные советы.

## ГЛАВА 1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Согласно различным определениям, к опад (англ. «Litterfall») следует относить фракции растений (листья, хвоя, почки, побеги, ветви, сучья, плоды, шишки, семена, цветки, пыльца, кора, корни), отмершие в течение определенного времени в наземной и подземной частях сообщества за единицу времени на единицу площади биогеоценоза. Отдельно выделяют отпад (англ. «Timber fell») – отмершие и усыхающие деревья и их части (сухостой, бурелом, ветровал, валежник, пни и корни), сухие вершины и ветви, не отделившиеся от живых растений, сухие стебли трав (Быков, 1973; ГОСТ 18486-73; Дылис, 1978; Луганский и др., 2010; Мелехов, 1980; Родин и др., 1967; Стороженко, 2010; Сукачев, Дылис, 1964; Цветков, 2004).

Надземный опад древесных растений как источник органического вещества почв и элементов питания для биоты выступает в роли связующего звена между растениями верхних ярусов и почвой, и является одним из ключевых компонентов биогеохимических циклов в лесных биогеоценозах. За счет особенностей химического состава древесный опад способствует формированию фитогенных зон влияния деревьев, подавляет или же ускоряет рост травянистых растений, влияет на микробную активность, состав почв (Уфимцев, Егорова, 2016; Колмогорова, Уфимцев, 2018; Chavez-Vergara et al., 2014; Aponte et al., 2013; Помогайбин Е., Помогайбин А., 2018), способствует изменению состава и обилия почвенных микроорганизмов и беспозвоночных в процессе разложения (Рахлеева и др., 2011). Растительные остатки выступают также как один из главных источников низкомолекулярных органических кислот (алифатических и циклических), участвующих в циклах углерода и принимающих участие в растворении и трансформации минералов и миграции элементов (Соколова, 2020). Изъятие опада приводит к снижению биологической активности верхних горизонтов почвы, истощению леса питательными веществами, замедлению роста деревьев, снижению почвенного дыхания (Иванова и др., 2015; Sayer, 2005; Xu et al., 2013), тогда как добавление листового опада снижает амплитуду температур в почве, увеличивает доступность азота и алюминия (Loydi et al., 2013), способствует более высоким темпам производства метана (Yavitt, Williams, 2015). Внесение опада в тропических лесах увеличивает поступление азота и фосфора (Wood et al., 2009), концентрации нитратов и запасы неорганического азота в почве (Sayer, Tanner., 2010). Подстилка, формирующаяся из неразложившегося опада, действует как физический барьер для появления побегов у видов с мелкими семенами, способствует появлению и укоренению крупносемянных видов, поддерживает микроклимат, благоприятный для микроорганизмов, выступая средой их обитания (Sayer, 2005; Dupuy, Chazdon, 2008).

Количественные и качественные характеристики древесного опада в практическом плане представляют интерес для оценки уровня радиационного загрязнения (Комиссаров, Огура, 2017; Бондарева, Рубайло, 2016), пожарной опасности на основе накопления горючих материалов (Архипов, 2014; Собачкин и др., 2017), накопления тяжелых металлов древесными растениями на урбанизированных территориях (Копылова, 2012). Активно исследуется возможность использования древесного опада, преимущественно хвойного или листового, в качестве источника целлюлозы (Данилова, Степанова, 2017), сорбционного материала (Шаймарданова и др., 2017; Алексеева, Степанова, 2015; Силайчева, Степанова, 2016; Свергузова и др., 2017), кальциевого удобрения (Петроченко и др., 2015). В математических исследованиях данные о поступлении и разложении растительного опада используются для формирования модельной оценки участия опада в биологическом круговороте, связи с атмосферным  $\text{CO}_2$  и климатом (Мироненко, 2017; Brovkin et al., 2012). В частности, данные по динамике листового опада вечнозеленых тропических лесов Панамы, Французской Гвианы и Бразилии использовали для модификации глобальной модели наземной экосистемы, что позволило точнее оценить валовую первичную продуктивность (De Weirtdt et al., 2012). Особенности элементного состава опада деревьев представляет интерес для понимания закономерностей циклов элементов и почвообразования (Wood et al., 2006; Wood et al., 2009; Осипов, 2017; Meier et al., 2005; Vesterdal et al., 2012).

Параметры древесного опада изучаются преимущественно в фоновых условиях, не затронутых значительным аэротехногенным загрязнением со стороны крупных промышленных предприятий или ТЭЦ. Известно, что воздушное загрязнение вызывает деградацию лесных экосистем, изменения структуры древостоев: гибель хвойных деревьев и замену их мелколиственными породами (Черненко и др., 2016), снижение видового разнообразия и приспособленности растительного сообщества, гибель мохообразных и лишайников (Hale, Robertson, 2016; Salemaa et al., 2004), снижение углерододепонирующей способности фитомассы, (Ведрова, Мухортова, 2014). Кислотообразующие вещества и тяжелые металлы – компоненты выбросов, вызывают повреждения ассимилирующих органов хвойных древесных растений (Лукина, Никонов, 1998; Ярмишко, Лянгузова, 2013), уменьшение продолжительности жизни хвои (Lamppu, Huttunen, 2004), снижение или полное отсутствие семенной продуктивности деревьев и кустарников (Цветков В., Цветков И., 2012). Вместе с тем, в лесных экосистемах наблюдается снижение активности почвенных микроорганизмов и изменение численности микромицетов и почвенных беспозвоночных, следствием чего является замедление разложения органического вещества и увеличение мощности лесной подстилки (Ведрова, Мухортова, 2014; Лукина и др., 2008; Полянская и др., 2001; Никонов и др., 2001; Зенкова, 2000; Фомичева и др., 2006; Воробейчик, Пищулин, 2009, 2016; Nieminen et al., 1999).



Накопление Cu и Ni в лесных почвах вблизи металлургических предприятий приводит к дефициту основных катионов (обменных Ca, Mg, K) в органическом слое (Derome, Lindroos, 1998). Даже при снижении техногенной нагрузки продолжается гибель древостоя (Воробейчик и др., 2014), величина радиального прироста деревьев в зоне загрязнения остается существенно меньше контрольных и фоновых величин (Черненко и др., 2012). В окрестностях комбината «Североникель» хвойные леса, несмотря на снижение уровня выбросов, остаются в критическом состоянии (Черненко и др., 2012; Lyanguzova et al., 2018). В связи с этим, изучение процессов формирования и разложения древесного опада как одного из ключевых звеньев биогеохимических циклов представляет особый интерес для понимания динамики функционирования лесных экосистем при меняющихся техногенных нагрузках.

### ***1.1. Масса и фракционный состав древесного опада***

Количество и качество древесного опада регулируют накопление углерода, циклы элементов в лесах. В рамках Международной биологической программы проводились работы по оценке массы и фракционного состава опада в таежных лесах европейской части России (Казимиров, Морозова 1973; Забоева, 1975; Манаков, Никонов, 1981). Многочисленные долгосрочные наблюдения по объемам растительного опада в эти же годы проводились за рубежом (Bray, Gorham, 1964; Flower-Ellis, 1985; Kouki, Hokkanen, 1992).

Среди естественных факторов, влияющих на продукцию древесного опада, отмечается зависимость массы хвойного опада от географической широты: среди участков с аналогичным плодородием продуцирование опада хвои меньше на участках, расположенных севернее (Albrektson, 1988; Berg et al., 1999). Размеры и состав опада зависят от состава древостоя (Шпаковская, Рожак, 2014), годичного прироста деревьев, их возраста (Pedersen, Bille-Hansen, 1999). В частности, опад (хвоя, шишки и кора + травяная ветошь) в спелом сосняке превышал данный показатель в средневозрастном насаждении (Собачкин и др., 2017). В последние десятилетия на основе данных многолетнего мониторинга оценивались связи надземной биомассы деревьев с опадом (Lenthonen et al., 2008; Ukonmaanaho et al., 2008; Iivesniemi et al., 2009; Novák et al., 2014). Так, в сосняках северной Финляндии опад хвои сосны обыкновенной зависит от продукции и массового развития хвои, которое происходит 4-6 годами ранее (Lenthonen et al., 2008). Величина опада может зависеть от погодных условий – неблагоприятные климатические факторы, похолодания, недостаток осадков затормаживают развитие листового аппарата растений (Лиханова, 2014). Долгосрочное исследование на юго-востоке Финляндии показало положительную связь опада хвои сосны обыкновенной со средней температурой июля и высокими температурами в период с марта по апрель: высокая

температура в июле совпала с увеличением количества опада в том же и следующем году (Kouki, Hokkanen, 1992). В молодых дубовых насаждениях обнаружили положительную связь между годовым количеством опада и суммой осадков, отрицательную – с температурой летом (Novák et al., 2014). Высокий урожай семян и шишек сосны связывают с теплой погодой предыдущих лет (Некрасова, 1957).

Размеры опада проявляют видовую специфичность, а увеличение видового разнообразия приводит к росту продукции опада (Scherer-Lorenzen et al., 2007). Средний годовой опад в ельниках Финляндии был выше, чем в сосняках (Ukonmaanaho et al., 2008), на участке с культурой кедра опада поступало почти втрое больше, чем в ельнике (Решетникова, 2011). Различия в количестве опада сосны банксы (*Pinus banksiana*) и черной ели (*Picea mariana*), произрастающих вдоль Бореального лесного трансекта в северной Канаде, связывают с условиями участка (структурой почвы и дренажем) и глубиной подстилки (Preston et al., 2006).

Активная деятельность насекомых приводит к изменениям в формировании опада: в зрелых еловых насаждениях на водосборе озера Плешне (Чехия) после заражения короедом количество опада увеличилось (Koráček et al., 2015).

Фракционный состав древесного опада так же, как его общая масса, может зависеть от возраста или видового состава древостоя. В сосняках разнотравно-зеленомошных разного возраста лесостепной зоны во фракционном составе опада преобладали шишки и хвоя. В средневозрастном насаждении большую часть опада составляла хвоя (52.2%), в спелом древостое доля хвои уменьшалась до 36.7%. Возрастными отличиями древостоев объясняют и участие шишек: в опаде спелого насаждения она выше, чем в средневозрастном (Собачкин и др., 2017). В 40-летних культурах основных лесобразующих пород Сибири под кедром около 90% массы опада приходится на хвою, под сосной, лиственницей и елью – 40-50%, тогда как 20-45 % составляют ветви ( $d \leq 10$  мм). В березняке и осиннике масса опада соответственно на 70-74 % представлена листьями и на 21-29 % – ветвями (Решетникова, 2011). Высокие значения массы опада хвои, коры и ветвей могут быть обусловлены также действием опасных погодных явлений – сильными ветрами и метелями (Доклад..., 2015).

Процессы формирования древесного опада, его масса и фракционный состав в сезонной динамике и в зависимости от мозаичности лесного полога изучены слабо. Известно, что в елово-буковых и пихтово-елово-буковых лесах Украинских Карпат основная часть годового количества опада приходится на октябрь и ноябрь за счет увеличения в его составе хвои и листьев. При этом динамика поступления хвои имеет вид кривой с двумя пиками в начале и в конце вегетационного сезона и с минимумом в начале осени (Шпаковская, Рожак, 2014). В горелом лесу и контроле максимум поступления опада приходится на октябрь, минимум – на июль (Брянин, Абрамова, 2017). Основная масса листьев берёзы плосколистной в древостоях

хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) начинает опадать в конце второй декады сентября с максимумом в течение третьей декады сентября – первой пентады октября, а основная масса листьев рябины сибирской опадает в течение 3-4 недель – с начала второй декады сентября до конца первой декады октября (Ермакова, 2009). В ельниках средней тайги на зимне-весенний период приходится 52-58, на летний – 20-23, на осенний – 22-25% от общей массы опада (Лиханова, 2014). В 40-летних хвойных культурах Сибири масса опада летнее-осеннего периода выше, чем зимнего (Решетникова, 2011). В рамках исследования роли опада в формировании фитогенных полей деревьев на отвалах угольного разреза были выявлены различия фракционного состава подгоризонта опада L подстилки в разных зонах: под кронами преобладали хвоя и шишки, тогда как во внешней зоне подстилка почти целиком состояла из опада луговой растительности (Уфимцев, Егорова, 2016).

Пожары как антропогенный фактор приводят к значительным изменениям функционирования лесных экосистем. В постпирогенном лиственничнике в предгорьях хребта Тукуринга (Верхнее Приамурье) поступление опада надземной части растительности было снижено в 2.8 раза, по сравнению с контрольным лесом. Кроме того, фракционный состав также характеризовался различиями: в контроле наблюдалось постепенное убывание доли фракций в составе общего количества опада в ряду: листья–хвоя–ветви–трава–прочие фракции (33, 26, 21, 11, 9 % соответственно), тогда как в послепожарном древостое преобладал опад трав, а убывание доли фракций происходило в обратном порядке: трава–прочие фракции–хвоя–листья–ветви (28, 23, 22, 20, 7 % соответственно) (Брянин, Абрамова, 2017). При длительном безпожарном периоде увеличивалось соотношение ветки/хвоя в опаде за счет уменьшения опада хвои, что приводило к снижению скорости разложения (Dearden et al., 2006).

Воздушное загрязнение тяжелыми металлами и кислотообразующими веществами приводит к повреждениям ассимилирующих органов хвойных древесных растений и уменьшению продолжительности жизни хвои – дефолиация деревьев не только в фенологические сроки способствует увеличению количества опада (Lamppu, Huttunen, 2004; Nieminen, Helmisaari, 1996; Rautio et al., 1998a; Лукина, Никонов, 1998; Ярмишко, Лянгузова, 2013; Никонов и др., 2004). С повышением уровня загрязнения уменьшается число женских шишек на дереве (Ставрова, 1990), снижается доля крупных шишек, возрастает численность поврежденных и больных, уменьшается диаметр шишек и средний сырой вес (Цветков В., Цветков И., 2003). В зоне воздействия выбросов комбината «Североникель» уменьшается доля в опаде эпифитных лишайников как чувствительного к воздушному загрязнению элемента биогеоценоза. При этом наблюдаются четкие тенденции к увеличению общей массы опада за счет хвои сосны и коры, несмотря на снижение выбросов в последние десятилетия, что может

быть связано с ослаблением деревьев и преждевременным отмиранием отдельных органов (Иванова, Лукина, 2017).

В методическом аспекте изучения размеров и структуры опада имеются свои особенности. Международная программа по оценке и мониторингу воздействия загрязнения воздуха на леса (ICP Forests) разработала подробное пособие по отбору и анализу древесного опада (Ukonmaanaho et al., 2016). В других крупных работах дается анализ методов и результатов различных экспериментов в бореальных и умеренных малонарушенных лесах (Berg, McClaugherty, 2008), описываются наиболее распространенные и специфические методы (экологические, химические, микробиологические и др.) всестороннего исследования процессов разложения растительного опада (Methods..., 2005). Изучение литературных источников показало, что методы полевых исследований значительно варьируют в зависимости от климатических особенностей местности, состава древостоев и задач исследования.

В ряде современных работ представлены уже известные и проверенные методики отбора древесного опада. Наиболее часто в качестве опадоуловителей используются ящики (преимущественно с сетчатым дном для отвода воды) и собирающие воронки, расположенные в 1-1.5 м над землей. Для отбора материала непосредственно с поверхности земли применяют шаблоны различной площади (Таблица 1.1). Кроме того, иногда опад собирают с поверхности и без использования шаблона – с учетных площадок (Колмогорова, Уфимцев, 2018; Уфимцев, Егорова, 2016; Болдескул и др., 2015). Preston et al. (2006) одновременно использовали разные конструкции для сбора опада: пластиковые емкости диаметром 27.3 см и высотой 30 см с сетчатым дном и квадратные сетки 1 м<sup>2</sup>, уложенные на подстилку, для захвата веток.

Пространственная вариабельность поступления древесного опада на поверхность почвы рассматривается довольно редко. Встречаются варианты размещения оборудования систематически, но без указания деталей (Ukonmaanaho et al., 2008); в случайном порядке (Боев и др., 2018; Novák et al., 2014; Dearden et al., 2006); равномерно по площадке (Юсупов и др., 1995; Stojnić et al., 2019); по диагоналям на участках (Albrektson, 1988); по прямой на расстоянии 10 м друг от друга (Michoropoulos et al., 2020); в две линии (Ермакова, 2009; Meier et al., 2005); равномерной сеткой на площадке (Jonczak, Parzych, 2014); в разных частях склона (Бессонова и др., 2017; Wood et al., 2006). Детальное исследование влияния структуры древостоя выражается в распределении оборудования по типам парцелл (Лукина, Никонов, 1996), в подкروновых и межкروновых пространствах древостоев (Иванова, Лукина, 2017). Цандекова О.Л. (2018), исследуя динамику накопления золы в опаде клёна ясенелистного, проводила отбор образцов на учетных площадках в различных условиях сомкнутости крон с учетом зон влияния деревьев: в несомкнутых древостоях и в древостоях с сомкнутостью крон 50-60% опад отбирали в подкроновой и прикроновой зонах, а в древостое с сомкнутостью крон

100% – в приствольной и межкроновой зонах. Сходным образом в исследовании химического состава опада сосны обыкновенной пробы отбирали в подкроновых, прикроновых (межкроновых) и внешних зонах на пробных площадях в редкостойных (рединах), среднесомкнутых и высокосомкнутых древостоях (Колмогорова, Уфимцев, 2018).

Таблица 1.1 – Примеры наиболее часто используемых типов оборудования для сбора древесного опада

| Конструкция | Размеры                | Примеры работ   |
|-------------|------------------------|---|
| Ящик        | 0.98 м <sup>2</sup>    | Базилевич и др., 1978; Брянин, Абрамова, 2017; Абрамова и др., 2018   |
|             | 1 м <sup>2</sup>       | Родин и др., 1967; Ермакова, 2009; Боев и др., 2018   |
|             | 50 на 50 см            | Лиханова, 2014; Осипов, 2017; Юсупов и др., 1995  |
|             | 80 на 80 см            | Koráček et al., 2010  |
| Воронка     | 0.2-0.5 м <sup>2</sup> | Ukonmaanaho et al., 2008; Kouki, Hokkanen, 1992; Jonczak, Parzych, 2014; Berg et al., 1999; Stojnić et al., 2019; Иванова, Лукина, 2017 |
| Шаблон      | 0.031 м <sup>2</sup>   | Решетникова, 2011; Ведрова, Решетникова, 2014   |
|             | 100 на 100 см          | Бессонова и др., 2017   |
|             | 0.25 м <sup>2</sup>    | Nakazato et al., 2021   |

Периодичность отбора материала зависит во многом от климатической зоны, в которой проводится исследование и может производиться ежемесячно/каждые 2 недели в теплый период, и однократно за зимний (Брянин, Абрамова, 2017; Юсупов и др., 1995; Ukonmaanaho et al., 2008; Ľupek et al., 2015; Lenthonen et al., 2008); ежемесячно в течение вегетационного периода без отбора проб за зимний период (Шпаковская, Рожак, 2014); каждые две недели (Wood et al., 2009); только весной и осенью (Лиханова, 2014; Novák et al., 2014; Иванова, Лукина, 2017); трижды в год: весной, в конце лета и осенью (Koráček et al., 2010); или же однократно осенью (Болдескул и др., 2015; Боев и др., 2018). В тропических лесах периоды отбора могли исчисляться днями (De Weirtd et al., 2012). В масштабных работах, охватывающих участки, расположенные в различных климатических условиях, периодичность отбора проб может варьировать от 3 до 12 раз в год в зависимости от местонахождения участка (Berg, Meentemeyer, 2001; Berg et al., 1999).

С целью изучения фракционного состава древесного опада, в зависимости от задач исследования в опаде могли выделяться лишь две части: хвоя и смешанная фракция, состоящая из всех остальных собранных компонентов (семена, шишки, кора и т. д.) (Berg et al., 1999; Berg, Meentemeyer, 2001). Опад также делили на фракции: зеленая, многолетняя хвоя и оставшиеся фракции, увеличивая при этом число периодов отбора (Ukonmaanaho et al., 2008). При отборе материала с поверхности земли, кроме хвои/листьев, коры, веток и шишек могли выделяться такие фракции как: опад карликовых кустарников, крупный древесный опад, моховой опад, лишайники, травы (Hilli, 2013; Решетникова, 2011; Юсупов и др., 1995; Preston et al., 2006; Собачкин и др., 2017; и др.). Встречаются и работы, в которых описывается еще более тщательный учет фракций древесного опада, с выделением плодов, почек, семян и серёжек и других фракций (Шпаковская, Рожак, 2014; Ермакова, 2009; Иванова, Лукина, 2017).

Исследования количественных характеристик опада чаще всего посвящены довольно короткому периоду наблюдения – до 4-5 лет, но встречаются и многолетние исследования. В работе Turek et al. (2015) использованы данные, полученные в рамках международной программы по оценке и мониторингу воздействия загрязнения воздуха на леса ICP Forests с 1996 по 2011 год и исследования финского научно-исследовательского института леса (Metla) с 1960 по 2010 год. Lenthonen et al. (2008) изучали временные ряды для опада хвои, прироста деревьев, опада микростробил (мужских пыльцевых шишек) и суточные данные по погоде за 43 года, с 1961 по 2004 гг. На юго-востоке Финляндии опад хвои сосны обыкновенной отбирали на протяжении 24 лет (1962-1986 гг.) (Kouki, Hokkanen, 1992). Длительные наблюдения за параметрами древесного опада представляют ценность для понимания функционирования лесных экосистем в ответ на изменения климата.

## ***1.2. Особенности химического состава древесного опада***

Химический состав свежего древесного опада определяет его качество для организмов-деструкторов, а соответственно, влияет на скорость разложения и изменение химического состава растительных остатков в процессе минерализации. Так, в работе Н.В. Лихановой (2014) показано, что наиболее интенсивно разлагался опад листьев берёзы, показатель C:N которого составлял 35-38, тогда как для хвои ели и сосны этот показатель изменялся от 38 до 43, ветвей древесных растений – от 43 до 60, коры – от 105 до 142. Низкое содержание азота и фосфора в хвое приводит к увеличению соотношения C:N, повышающему шанс иммобилизации азота на ранних стадиях разложения (Symonds et al., 2013).

Как количественные характеристики, так и химический состав растительных остатков, зависят от различных факторов. Выявлено, что концентрации Mg, N и K уменьшались с

увеличением возраста древостоя насаждений бука (Trap et al., 2013). В искусственном насаждении робинии обыкновенной поступление N, K, Mg, P с опадом было выше в нижней трети изучаемого склона балки Войсковое (Бессонова и др., 2017). Концентрация Ca в опаде хвой и листьев была отрицательно связана с годовым количеством осадков, вероятно из-за вымывания дождем и тающим снегом (Berg et al., 2017).

В многочисленных работах показано, что содержание элементов в опаде зависит от древесной породы (Aponte et al., 2013; Боев и др., 2018; Jonczak, Parzych, 2014; Neumann et al., 2018; Becker et al., 2018; Ukonmaanaho et al., 2008; Preston et al., 2006). Хвоя ели обыкновенной (*Picea abies*) и сосны скрученной (*Pinus contorta*) содержат больше кальция, чем хвоя сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Кроме того, концентрации Ca в свежем опаде были положительно связаны с концентрациями P, K и Mg: в целом для видов сосны (*Pinus contorta* и *Pinus sylvestris*) содержание Ca – с концентрациями Mg и Mn, для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) отдельно – с содержанием магния (Berg et al., 2017). В ненарушенных 40-летних культурах Сибири соотношение углерода и азота в опаде кедра составило 101, сосны – 98, лиственницы и ели – 87, березы – 76 и осины – 118 (Решетникова, 2011).

Фауна также привносит изменения в химический состав растительных остатков. В хвое, опадающей после усыхания леса вследствие поражения леса короедом, на 1-3 год концентрация N увеличилась, а соотношения C:N и C:P уменьшились, что указывает на разложение эндوفитами уже на деревьях. Концентрации Mg, K и P при этом увеличились в общем опаде из-за увеличения доли опада рябины (Koráček et al., 2015).

Сезонные и пространственные особенности химического состава опада как в России, так и за рубежом, изучены довольно слабо. Опад лиственницы, отобранный весной, был на 10% обогащен N, и на 40% обеднен Ca по сравнению с опадом, отобранным осенью. Изменения соотношений лигнин:N, C:N и C:P по прошествии зимнего сезона свидетельствовали о начале разложения опада (Чульдиене, 2017). По другим данным, содержание азота в общем опаде сосны в условиях породного отвала равномерно возрастало в течение вегетационного периода (Колмогорова, Уфимцев, 2018). В лесах Финляндии наблюдалось два основных периода поступления C и N с опадом сосны обыкновенной в почву: май-октябрь и ноябрь-апрель, причем в первый период поступление было выше с максимумом в сентябре (Portillo-Estrada et al., 2013). В сосняках Польши показано, что содержание Mn, Zn и Ni в опаде хвой сосны в 2007 году было выше осенью, тогда как в 2009 – весной (Jonczak, Parzych, 2014). В условиях породного отвала (на рекультивированных территориях размещения вскрышных пород угольного разреза) содержание общего фосфора в опаде сосны обыкновенной достигало максимума в подкروновых и прикroновых зонах сомкнутых насаждений (Колмогорова, Уфимцев, 2018). В опаде *Acer negundo* наибольшее накопление зольного компонента

происходит в подкроновой и прикроновой зонах у одиночных деревьев в несомкнутых древостоях по сравнению с другими группами деревьев и с контролем (Цандекова, 2018).

Резкие изменения в функционировании лесных экосистем, вызванные антропогенными факторами, существенно влияют на химический состав древесного опада. В постпирогенном лиственничнике в предгорьях хребта Тукуринга в опаде преобладают органические остатки, обогащенные азотом, но бедные углеродом. В хвое лиственницы на контрольной ПП соотношение C:N приближается к 170, в насаждении, нарушенном пожаром, этот показатель не превышает 110 (Брянин, Абрамова, 2017).

Атмосферное загрязнение приводит к нарушению процессов ретранслокации элементов внутри деревьев (Лукина, Никонов 1996, 1998; Ярмишко, Лянгузова, 2013; Тарханов, 2009; Kiikkilä, 2003; Vacek et al., 2016; Nieminen, Helmisaari, 1996; Сухарева, Лукина, 2014; Steinnes et al., 2000; Rautio et al., 1998b). В зоне воздействия Средне-Уральского медеплавильного завода по сравнению с контрольной зоной с опадом хвои сосны поступало больше Ca (Юсупов и др., 1995). Длительное влияние кислотных осадков и насыщение азотом в еловых лесах Чехии вызвало снижение концентраций Ca, Mg и Mn и соотношений Ca:Al и Mg:Al, увеличение содержания N и соотношения N:Mg в опаде (Koráček et al., 2010). В зоне действия комбината «Североникель» зафиксировано ухудшение качества растительного материала: повышение содержания тяжелых металлов Ni и Cu, и снижения содержания Ca, Mn, K, Mg (Иванова и др., 2019; Lukina et al., 2017) в свежем опаде, накопление Mg и K в хвойном опаде теплого периода, свидетельствующее о нарушении процессов ретранслокации элементов внутри деревьев (Иванова и др., 2022). В опаде листьев березы повышалось содержание лигнина при приближении к комбинату (Артемкина, 2018).

### ***1.3. Разложение древесного опада в лесных экосистемах***

Оценка процессов разложения растительного опада находит отражение в многочисленных работах со всего мира. На скорость потерь массы растительных остатков и изменение их химического состава оказывают влияние различные факторы: состав древесной и другой растительности, почвенные и погодные условия, активность микроорганизмов и др. (Рисунок 1.1). Современная концепция заключается в том, что ведущим фактором регионального масштаба считается климат, локального – качество опада, в то время как деятельность организмов-деструкторов регулируется климатом и качеством опада (Bradford et al., 2016).



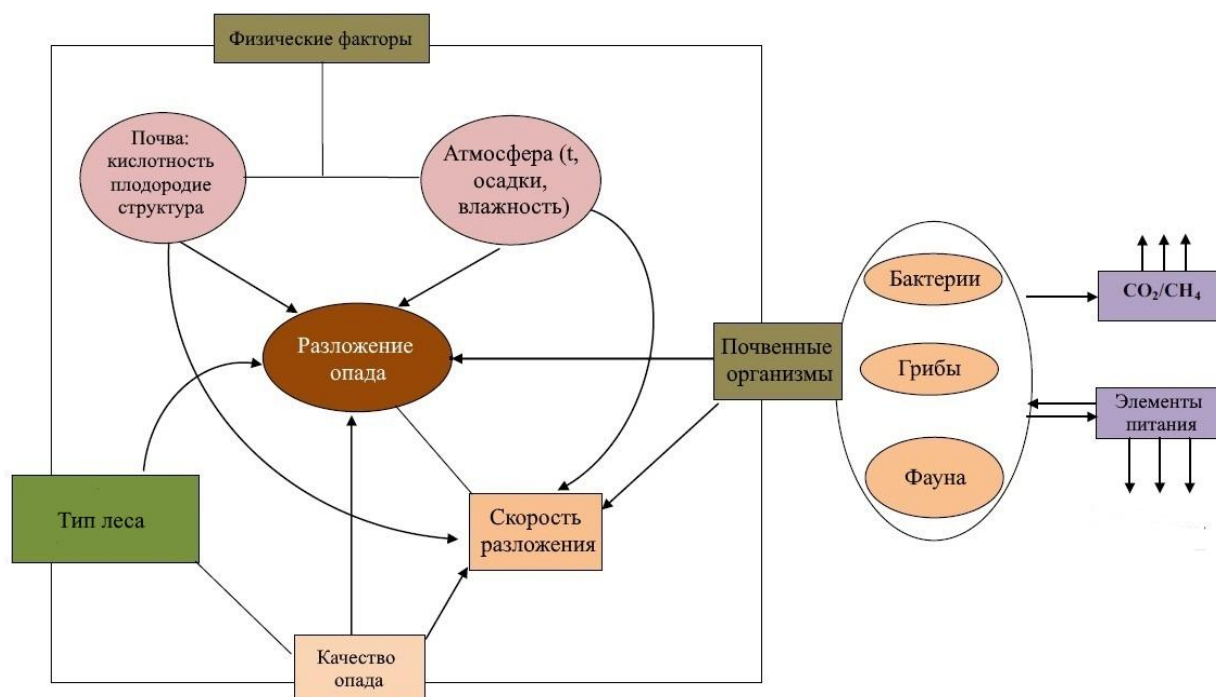


Рисунок 1.1 – Факторы, влияющие на процессы разложения опада (по Krishna, Mohan, 2017 с изменениями)

Одним из основных факторов, влияющих на скорость разложения, является деятельность почвенной биоты: беспозвоночных, микроорганизмов и грибов (Воробьева, Наумова, 2009). Разложение опада в самом поверхностном горизонте почвы связывают с преобладанием сапротрофных грибов и отсутствием микоризных грибов (Högberg et al., 2017). Однако влияние оказывает также и более крупная почвенная фауна. Slade, Riutta (2012) показали, что 22-41% общей потери массы листового опада приходилось на макрофауну. Дождевые черви увеличивали потерю массы опада для видов с более низким содержанием C:N (Belote, Jones, 2009). В лабораторном эксперименте высокие концентрации Cd, влияя на активность дождевых червей, ингибируют разложение листового опада и приводят к снижению плодородия почвы (Liu et al., 2020).

Минерализация древесного опада зависит от гидротермических условий почв (Кузнецов, 2010; Кузнецов, Осипов, 2011); положительно связана со средней годовой температурой и годовым количеством осадков (Pausas, 1997; Portillo-Estrada et al., 2016; Albrektson, 1988). На средиземноморских участках разложение стареющей хвои сосны обыкновенной происходило быстрее, чем в континентальных лесах Пиреней, там же наблюдалось более резкое снижение скорости разложения при прореживании древостоев (Blanco et al., 2011). В исследовании влияния высоты над уровнем моря на разложение растительных остатков выявлено, что эти процессы зависят не столько от высоты над уровнем моря, сколько от сочетания конкретных

условий, таких как температура, осадки, различные типы лесной подстилки и различные трофические взаимодействия между растениями и микробным сообществом (Marian et al., 2017). Скорость разложения тонких древесных остатков (веток разного диаметра) в масштабном исследовании с участками, расположенными по климатическому градиенту от Северной Финляндии до Центральной Эстонии, увеличивалась с севера на юг (Vavrova et al., 2009).

Поскольку фракционный и химический состав опада зависят от видового состава древостоя, то и процесс его разложения имеет соответствующие особенности. Показано, что динамика содержания элементов при разложении опада на горе Везувий у четырех различных видов сосны (*Pinus pinea*, *P. laricio*, *P. sylvestris* и *P. nigra*) в основном регулируется их исходным содержанием. Так, опад *P. nigra*, самый богатый азотом, высвобождал N во время разложения. Калий накапливался в опаде *P. sylvestris*, а Mn в опаде *P. nigra* и *P. pinea*, у которых наблюдались наименьшие начальные концентрации K и Mn, соответственно (De Marco et al., 2007). Опад хвои ели, характеризующийся более высоким содержанием элементов питания и более узкими отношениями C:N и лигнин:N, разлагался заметно быстрее, чем хвои сосны, при этом опад листьев берёзы повислой (*Betula pendula*) в сосновых лесах, с более низким соотношением N:P, разлагался быстрее по сравнению с опадом берёзы пушистой (*B. pubescens*) в ельниках (Иванова и др., 2019). В прибрежных лесах Британской Колумбии опад виноградного клёна с более высокими концентрациями N, P, Ca, Mg, K, Fe и Zn разлагался значительно быстрее, чем опад хвойных (Ogden, Schmidt, 1997). Однако же скорость деструкции чистой целлюлозы выше в ельниках-пихтарниках по сравнению с березняками (Воробейчик, Пищулин, 2011). Лиственные растения из подчиненных ярусов с резко контрастирующими характеристиками питания и водоотдачи по сравнению с доминирующими вечнозелеными растениями значительно влияют на разложение подстилки на уровне сообщества, несмотря на их небольшое количество (Guo et al., 2020).

Ряд экспериментов в разных типах наземных экосистем показал, что процесс разложения зависит от фракционного состава поступающего опада (Бобкова, 2000; Fang et al., 2015). В ненарушенных древостоях 40-летних культур Сибири в годичном цикле разложения максимальной потерей массы характеризуются насаждения древесных видов, ежегодно сбрасывающих листву (хвою): лиственница, осина и берёза (Решетникова, 2011; Ведрова, Решетникова, 2014).

Во многих работах показано влияние исходного качества опада, определяемого концентрациями элементов питания, тяжелых металлов, соотношениями элементов (Berg, 2000; Zhang et al., 2008; Wardle et al., 2003; Berg, McClaugherty, 2008; Rahman et al., 2013; Tu et al., 2014; Lukina et al., 2017; Иванова и др., 2019; De Marco et al., 2007). Опад с более высоким

содержанием азота разлагается быстрее, чем с низкими концентрациями азота и высокими концентрациями лигнина (Wardle et al., 2003). Соответственно этому, стехиометрические отношения C:N и лигнин:N в растительных остатках оказывают значительное влияние на разложение: чем эти отношения уже, тем скорость разложения выше (Berg, McClaugherty, 2008; Lukina et al., 2017; Иванова и др., 2019). На ранних этапах разложения азот оказывает стимулирующее действие, а на более поздних, напротив, ингибирует скорость разложения, при этом существенное положительное воздействие оказывают Ca и Mn (Berg, 2000; Berg, Meentemeyer, 2002; Berg, 2014; Davey et al., 2007). Некоторые авторы рассматривали избыточное поступление одного из элементов, чаще всего, азота. Tu et al. (2014) выяснили, что высокое поступление азота снижает темпы разложения, а масса неразложившегося опада тесно связана с остаточным лигнином во время процесса разложения. На ранних стадиях разложения питательные вещества, такие как азот и фосфор, и водорастворимые органические соединения оказывают наибольшие эффекты, тогда как на более поздних стадиях лигнин является основным детерминантом динамики разложения (Rahman et al., 2013). Внесение минерального азота или смешивание опада разного качества, то есть с разным соотношением C:N и содержанием N, увеличивало интенсивность минерализации бедных азотом фракций опада и ингибировало выделение CO<sub>2</sub> при разложении опада с высоким содержанием азота (Bonanomi et al., 2014; Ларионова и др., 2017). В условиях инкубационного эксперимента хлорид и сульфат натрия проявляли ингибирующий эффект на биоту, участвующую в деструкции опада берёзы, и, напротив, при обработке опада растворами солей железа наблюдалось увеличение минерализационной активности биоты (Смирнова и др., 2017).

В процессе минерализации растительного материала наблюдаются изменения химического состава. Опад хвои сосны и ели на начальных стадиях разложения (до 165 сут.) выделяет монотерпеновые углеводороды в газовой фазе со скоростью, сопоставимой с выбросами из живой хвои этих деревьев (Isidorov et al., 2010). В ненарушенных древостоях 40-летних культур Сибири по мере разложения растительных остатков содержание углерода, P и K в них уменьшается, а концентрация Mg увеличивается (Решетникова, 2011). Изменения в содержании элементов могут быть связаны между собой. На высокогорных участках Канады, от субарктического до прохладно-умеренного, в процессе разложения опада ассимилирующих органов деревьев N обычно удерживался в разлагающемся опаде до тех пор, пока не оставалось около 50% исходного C. Пиковое содержание N в подстилке наблюдалось на уровне от 72 до 99% от исходного C, с отношениями C:N от 37 до 71. Скорость потери фосфора обратно коррелировала с исходной концентрацией фосфора в опаде, которая варьировала от 0.02 до 0.13%. Наблюдалась тенденция к более высокому удержанию азота и фосфора при разложении в опаде на участках с более низким соотношением C:N и N:P, соответственно (Moore et al.,

2006). По мере разложения листового/хвойного опада показано увеличение концентрации Са, часто за которым следовало снижение, при этом максимальные концентрации кальция положительно связаны с содержанием марганца и отрицательно – с азотом, что может оказывать прямое влияние на скорость деструкции (Berg et al., 2017).

Сезонные и пространственные особенности разложения в свою очередь во многом зависят от активности почвенных деструкторов и влияния деревьев: в зимний период процесс сильно замедляется (Воробьева, Наумова, 2009). Потери массы опада в ельниках и сосняках были выше между крон деревьев по сравнению с подкроновыми пространствами (Lukina et al., 2017; Иванова и др., 2019), но скорость деструкции чистой целлюлозы выше в ельниках-пихтарниках и березняках под кронами деревьев по сравнению с окнами в древостое (Воробейчик, Пищулин, 2011).

Управление лесами может изменять скорость разложения и круговорота элементов. В буковых и еловых лесах, характеризующихся высокой интенсивностью лесопользования, наблюдались более высокие скорости разложения опада и высвобождения большинства элементов питания, чем в неуправляемых лиственных лесах (Purahong et al., 2014). На плантации китайской сосны (*Pinus tabulaeformis* Carriere) N при разложении опада накапливался до тех пор, пока не достигалось отношение кислотно-негидролизующих остатков к азоту в пределах 57-69. При этом прореживание ускоряло разложение бедного азотом опада, а также увеличивало аккумуляцию азота (Chen et al., 2014). На 4-6-летних вырубках после сплошнолесосечной рубки ельников средней тайги за первый год наибольшая скорость деструкции наблюдалась у листьев березы, тогда как для хвои ели и сосны увеличение темпов разложения наблюдалось на второй год эксперимента. Компоненты древесного опада, относящиеся к неактивной фракции (ветви, кора, шишки), разлагались очень медленно (Лиханова, 2014). В поспирогенном лиственничнике (через 12 лет после пожара) на начальных этапах деструкции опада, как и в контрольном, максимальные потери наблюдались в первые 75 дней эксперимента, а скорость разложения в исследуемых лесных экосистемах убывала в ряду: трава–листья–хвоя–ветви (Абрамова и др., 2018).

Наибольшие изменения в процессы деструкции опада приносит фактор воздушного промышленного загрязнения. В зоне воздействия аэротехногенных выбросов медеплавильного завода в древостоях южной тайги доля слабо разложившихся валежных стволов была увеличена по сравнению с фоновой территорией, что свидетельствовало о сильном торможении деструкции древесных остатков (Бергман, Воробейчик, 2017). Загрязнение почвы тяжелыми металлами (Cu, Pb, Cd, Zn) снизило скорость деструкции целлюлозы в ельниках-пихтарниках и березняках в 2.7-5.4 раза (Воробейчик, Пищулин, 2011). Применение дендрохронологического датирования и экспоненциальной модели разложения позволило определить, что загрязнение

привело к снижению константы скорости разложения древесины на 16-60% (Dulya et al., 2019). В зоне воздействия медно-никелевого завода в Садбери (Онтарио) наблюдалось снижение скорости разложения опада (Freedman, Hutchinson, 1980). Там же в период значительного сокращения выбросов продолжало наблюдаться снижение скорости разложения опада листьев белой березы (*Betula papyrifera* Marshall), было зафиксировано увеличение содержания Cu и Ni в опаде в процессе разложения, что свидетельствовало о том, что поступление в атмосферу Cu и Ni с плавильных заводов в Садбери на момент проведения эксперимента в 1999-2001 гг. оставалось достаточно высокими, чтобы отрицательно влиять на процессы деструкции (Johnson, Hale, 2004). Опад хвои сосны обыкновенной в 0.5 км от медеплавильного завода Оутукумпу в регионе Харьявалта на юго-западе Финляндии отличался самыми низкими темпами потери массы – 28.1%, тогда как в фоне они составили за все время 37.9%. Кроме того, в зоне воздействия выбросов наблюдалось накопление меди и никеля, и уменьшение соотношения C:N за все время (McEnroe, Helmisaari, 2001). В Бельгии на песчаных почвах, загрязненных металлами, наблюдали изменение химического состава в процессе разложения: образцы с изначально низким содержанием металлов обогащались Cd и Zn, а для образцов с высоким наблюдались потери металлов (Van Nevel et al., 2014). Вблизи комбината «Североникель» было выявлено снижение темпов деструкции листьев березы (Kozlov, Zvereva, 2015), в еловых и сосновых лесах отмечалось снижение скорости разложения опада, связанное со снижением его качества: повышенным исходным содержанием тяжелых металлов Ni и Cu, низким содержанием элементов питания и расширением соотношения лигнин:N, C:N в опаде. Кроме того, в процессе разложения растительные остатки в ельниках и сосняках более интенсивно по сравнению с фоном теряли Ca, Mn, K и Mg и накапливали лигнин, Al, Fe, Ni и Cu (Lukina et al., 2017; Иванова и др., 2019).

Изучение процессов разложения опада преимущественно проводят на основе полевых экспериментов по инкубированию растительных образцов активных фракций опада (хвоя/листья) непосредственно в лесах на периоды от 2-3 (Рахлеева и др., 2011; Лиханова, 2014) до 4-6 лет (Symonds et al., 2013; Moore et al., 2006). Встречаются и работы, охватывающие всего один сезон (Абрамова и др., 2018). Периодичность отбора проб варьирует в зависимости от задач исследования, климатических особенностей местности. При более подробном рассмотрении первоначальных стадий разложения, интервалы составляли от нескольких дней до месяца (Абрамова и др., 2018; Wood et al., 2009; De Marco et al., 2007). Для общей оценки потерь массы опада и изменения его химических параметров периоды составляли от нескольких месяцев (Рахлеева и др., 2011) и полугодия (Aponte et al., 2013) до года.

В описываемых инкубационных экспериментах для закладки проб опада на разложение используются сетчатые мешочки из химически инертного материала: нейлона (Рахлеева и др.,

2011), пластика (Wood et al., 2009), капрона (Лиханова, 2014), стекловолокна (Ogden, Schmidt, 1997), полипропилена (Moore et al., 2006) с различной величиной отверстий, которая зависела от размера растительных остатков. Например, листовой опад дуба, берёзы, робинии, осины и сосны помещали в мешочки с размером ячеек 1.5 на 1.5 мм, а для опада дугласовой пихты мешочки имели размер ячейки 1 на 0.6 мм, чтобы избежать потерь образцов (Van Nevel et al., 2014). В исследованиях, касающихся участия беспозвоночных в разложении опада, возможно использование комбинированного варианта, когда в нижней части мешочка используют сетку с более мелкими ячейками (0.5-1 мм), а в верхней – с более крупными (0.2-1 см), для доступа биоты (Рахлеева и др., 2011; Wood et al., 2009; Slade, Riutta, 2012). Кроме тканевых мешочков встречаются упоминания использования контейнеров (De Marco et al., 2007).

Пространственные особенности разложения опада и изменения его химического состава также мало изучены, как его количественные характеристики. Примером изучения зон влияния деревьев можно считать работу Воробейчика Е.Л. и Пищулина П.Г. (2011), в которой изучалось разложение чистой целлюлозы в приствольных участках (на расстоянии 0.2-0.4 м от ствола), в середине проекции кроны (1.2-1.8 м), в окне древостоя (3.8-5.3 м) и с противоположной от окна стороны под сомкнутым пологом леса (2-3 м от ствола). Влияние структуры древостоя также оценивалось при расположении образцов в подкروновых и межкروновых пространствах ельников и сосняков (Lukina et al., 2017, Иванова и др., 2019).

Таким образом, в последние десятилетия активно исследовались факторы, влияющие на процессы формирования и разложения растительного опада с учетом продуцирующих его видов. При этом работы, посвященные изучению древесного опада в условиях воздействия локальных источников воздушного загрязнения, а также особенностям пространственной и сезонной изменчивости формирования и разложения опада, немногочисленны. Такие исследования важны для понимания процессов адаптации лесных экосистем к изменениям климата, изменчивости экосистемных функций лесов в условиях комбинированного действия природных и антропогенных факторов, в том числе атмосферного загрязнения.

## ГЛАВА 2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мурманская область расположена на северо-западе европейской части России. На юго-западе область граничит с Республикой Карелия, а на западе и северо-западе – с Финляндией и Норвегией. Омывается Баренцевым и Белым морями. Почти вся территория лежит севернее Полярного круга и располагается преимущественно на Кольском полуострове. Общая площадь области составляет 144.9 тыс. км<sup>2</sup>. Протяженность с запада на восток – около 550 км, с севера на юг – 400 км (Доклад..., 2021).

### *2.1. Общая характеристика природно-климатических условий района исследования*

#### *Климат*

Согласно климатическому районированию Б.П. Алисова (1954), территория Мурманской области относится к Атлантическому району Арктики. Мягкий климат Мурманской области, арктически-умеренный морской, формируется под влиянием интенсивной циклонической деятельности, приводящей к притоку теплых воздушных масс со стороны тёплого течения Гольфстрим (Доклад..., 2021; Хромов, Петросянц, 2001). Ветры в регионе зимой преобладают южные и юго-западные, летом – северные и северо-западные (Алисов, 1956).

Полуденная высота солнца в регионе изменяется от 0 до 20° зимой и до 40-45° летом (Лукина и др., 2008). Характерно наличие полярного дня в мае-июне и полярной ночи в декабре-январе (Доклад..., 2021). Среднегодовые температуры воздуха на территории Мурманской области варьируют от -3.7 до +1.2°C, поверхности почвы – от -5 до +1°C. Продолжительность безморозного периода по метеостанциям региона варьирует от 50 до 118 дней (Евсеева, Бут, 1988). Самым теплым месяцем является июль, а самым холодным – январь или февраль (Лукина и др., 2008). За период 1991-2010 гг. наблюдается изменение характеристик термического режима в регионе в сторону увеличения средних годовых температур (Демин, 2012). Вегетационный сезон короткий – 107-130 дней со среднесуточной температурой воздуха выше +5°C. Период активных температур воздуха (выше +10°C) приходится на летний период и составляет 59-85 дней (Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2008). Относительная влажность воздуха составляет 76-88%, количество осадков – 436-1066 мм год<sup>-1</sup> (Евсеева, Бут, 1988), на равнинной территории региона выпадает 500-600 мм атмосферных осадков (Лукина и др., 2008). Наибольшее количество осадков выпадает в летние месяцы: месячные суммы составляют 60-70 мм, преобладают осадки длительные, но не интенсивные (Алисов, 1956). Количество выпадающих осадков превышает их испаряемость примерно в 1.4-

1.6 раза, поэтому территория полуострова испытывает избыточное увлажнение и относится к области с холодным гумидным (влажным) климатом (Кольская энциклопедия, 2008). На фоне общего избыточного увлажнения период биологической активности разделяется на засушливый весенне-летний – коэффициент увлажнения 0.6-0.7 (май-июль) и избыточно влажный летне-осенний – коэффициент увлажнения 1.1-2.3 (август-октябрь). Во влажные и умеренные по увлажнению годы песчаные подзолистые Al-Fe-гумусовые почвы содержат достаточное количество влаги для растений. Однако в экстремально сухие и теплые годы эти почвы сильно иссушаются (Семко, 1982). Зимой высота снежного покрова достигает 32-91 см, число дней со снежным покровом – 183-270 дней (Евсеева, Бут, 1988). Мягкая зима и довольно большая высота снежного покрова способствуют отсутствию вечной мерзлоты на территории региона и незначительному промерзанию лесных почв до 50-100 см (Семко, 1982; Лукина и др., 2008).

Данные метеостанций, расположенных вблизи объектов исследования за период 2000-2017 гг. в фоновых условиях (станция Кандалакша WMO ID=22217), на территории дефолирующих лесов (станция Апатитовая WMO ID=22213) и вблизи техногенных редколесий (станция Мончегорск WMO ID=22212) представлены на рисунке 2.1.

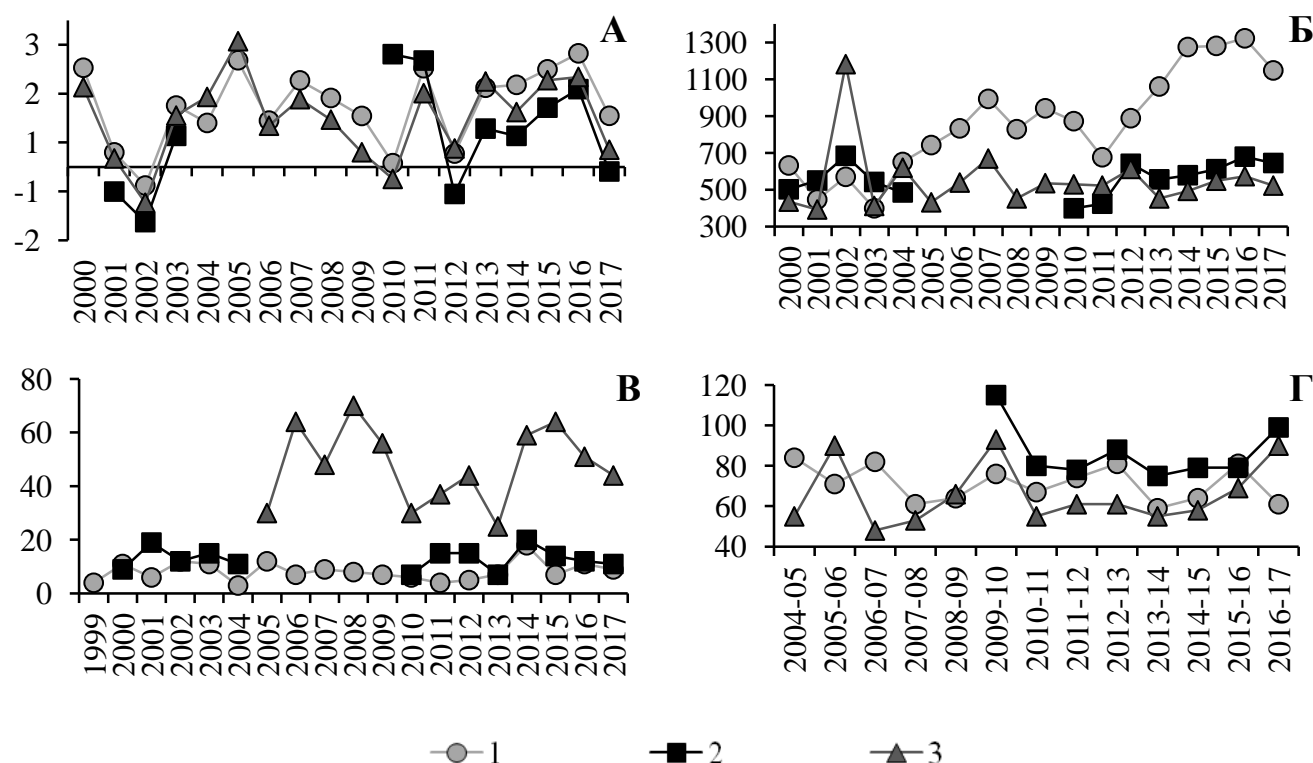


Рисунок 2.1 – Погодные показатели за период 2000-2017 гг. на метеостанциях в зоне исследований: 1 – Кандалакша (WMO ID 22217) – для фоновых условий, 2 – Апатитовая (WMO ID 22213) – для дефолирующих лесов; 3 – Мончегорск (WMO ID 22212) – для техногенных редколесий; А – среднегодовая температура, °С; Б – годовая сумма осадков, мм; В – случаи штормовых ветров, дней год<sup>-1</sup>; Г – максимальная высота снежного покрова, см



### ***Рельеф***

Мурманская область занимает северо-восточную часть Балтийского щита, представляющего собой выступ кристаллического фундамента Русской платформы (Атлас..., 1971). В геологическом основании преобладают породы архея и протерозоя: гранитоиды, магматиты, гнейсы, породы зеленокаменных поясов (кварциты, метаконгломераты, метавулканиты), габбро-анортозиты (Тельнова и др., 2012). Подчиненно присутствуют интрузивные породы и осадочно-вулканогенные слабоизмененные образования палеозоя. Почти повсеместно эти комплексы перекрыты тонким покровом рыхлых отложений четвертичной системы, представленные преимущественно ледниковыми и водно-ледниковыми образованиями, связанными с покровными оледенениями плейстоценового времени (Атлас..., 1971). Отложения последнего (валдайского) оледенения покрывают почти всю территорию области, за исключением узкой полосы на Мурманском берегу, а также вершин горных массивов, где встречаются лишь валуны. Толща валдайской морены делится на две части, соответствующие первой и второй стадиям оледенения; межстадиальные слои сложены марино-гляциальными и озерно-ледниковыми отложениями. Наиболее молодыми отложениями являются отложения пойменного и руслового аллювия, эоловых песков и современных озер (Атлас..., 1971).

В рельефе преобладают цокольные увалистые и сильно расчленённые равнины древнего пенеplена выс. 150-300 м, несущие черты денудационной обработки покровными ледниками позднего плейстоцена. Обширные равнины, осложнённые скальными денудационными и денудационно-тектоническими грядами, с участками озов и зандров, расположены на юго-востоке и на северо-востоке (Тельнова и др., 2012).

Высота горных образований и возвышенностей снижается с запада на восток. Рельеф западной части Мурманской области преимущественно гористый. Наиболее обширные горные образования расположены в срединной части области и представляют собой юго-восточную ветвь обширного Скандинавского нагорья: Сариселянтури, Сальные-, Волчьи-, Чуна-, Мончетундры. В центральной части области возвышаются Хибинские и Ловозерские горы с высотами до 900-1200 м (Цветков, 2002). Уплотнённые вершины массивов наследуют черты древней денудационной равнины (пенеplена). Самые высокие горы несут следы покровных и горнодолинных ледников (Тельнова и др., 2012). Многие массивы расчленены равнинами или заняты сложными системами рек, озер, заболоченных низменностей. Местами равнина усложнена отдельными глыбовыми горами, а также моренными грядами. Несколько обширных цепей невысоких горных образований с высотами 400-500 м расположены также в северной половине Кольского полуострова и на юге области (Цветков, 2002).

### ***Почвы***

Основными почвообразующими породами на территории региона являются ледниковые отложения в виде основной морены – сильно завалуненные пески и супеси, реже валунные суглинки; хорошо отсортированные, слоистые флювиогляциальные отложения – перемытые послеледниковыми водами пески, перемешанные с гравием и мелкой галькой; элювиально-делювиальные отложения, являющиеся продуктами выветривания горных пород (гранитогнейсов, гнейсов, кристаллических сланцев). Наибольшее распространение имеют ледниковые отложения – моренные и водно-ледниковые, по механическому составу – песчаные и супесчаные (Белов, Барановская, 1969). Преобладают иллювиально-гумусовые подзолистые почвы, которые, в зависимости от условий образования и водного режима, подразделяются на подтипы, приуроченные к разным элементам рельефа (Переверзев, 2004).

В пределах лесной зоны Кольского полуострова на песчаных породах сформировались альфегумусовые подзолы с типичным для них профилем: O–E–BHF(BF, BH)–C. Иллювиально-железистые подзолы (Carbic Podzols, WRB) занимают более сухие местоположения под кустарничковыми, кустарничково-лишайниковыми и лишайниковыми сосняками (Федорец, Бахмет, 2016). Эти почвы имеют наименьшие запасы органического вещества, простой, короткий профиль, низкое содержание азота и гумуса в минеральных горизонтах, реакция среды, обычно, кислая (Белов, Барановская, 1969; Чертов, Меньшикова, 1983). В более увлажненных местоположениях развиты иллювиально-гумусовые подзолы (Rustic Podzols, WRB), они занимают разные позиции по рельефу и степени увлажнения. Эти почвы распространены как в подзоне березовых редколесий, так и в подзоне северотаежных еловых и сосновых лесов (Федорец, Бахмет, 2016). Для иллювиально-гумусовых подзолов характерны сильноокислая реакция и низкая насыщенность основаниями верхних горизонтов, несмотря на богатство почвообразующих пород первичными минералами (Атлас..., 1971).

### ***Растительность***

Мурманская область к физико-географической провинции Фенноскандии с хорошо выраженной широтной зональностью. Ландшафты тундры сменяются с севера на юг лесотундрой и северотаежными бореальными ландшафтами. Современная флора Мурманской области насчитывает более 1100 видов высших растений (10 – плауновидных и полушниковых, 8 – хвощевидных, 30 – папоротниковидных, 9 – хвойных, 21 семейство и 267 видов однодольных, 60 семейств и 800 видов двудольных), около 450 видов мхов и 300 видов лишайников. Главную ландшафтообразующую роль играют деревья и кустарники, в напочвенном покрове – мхи и лишайники (Кольская энциклопедия, 2008).

Лесная зона, включая лесотундру, занимает около 80% площади Мурманской области, лесами занято около 23% территории (Кольская энциклопедия, 2008). На долю древостоев с

преобладанием сосны приходится 43%, ели – 29%, берёзы – 28%. Около 60% лесов области отнесены к категории защитных (Тельнова и др., 2012). Леса области в основном состоят из ели, сосны и берёзы; ель преобладает на востоке и севере, а сосна – на западе и юге. Елово-берёзовые леса представлены моховыми зеленомошными, лишайниково-зеленомошными и лишайниковыми типами, сосново-берёзовые – преимущественно лишайниковым типом. Кустарниковый ярус почти не выражен, встречаются можжевельник и карликовая берёза (Атлас..., 1971).

Согласно литературным данным (Ганичева и др., 2004), на фоновой части территории исследования фитоценозы ельников кустарничково-зеленомошных и сосняков кустарничково-лишайниковых практически не подвержены действию техногенного фактора. Еловые леса слагаются небольшим числом видов: 3 древесных, 1 кустарников, 4 кустарничков, 16 злаков и трав, 15 мохообразных и 15 лишайников. В слабо выраженном подлеске встречаются кусты можжевельника, подрост ели и берёзы, молодые деревца рябины. Травяно-кустарничковый ярус имеет невысокое покрытие (60%), среди кустарничков преобладают черника (*Vaccinium myrtillus*), встречается брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) и линнея (*Linnaea borealis*), из трав – луговик извилистый (*Avenella flexuosa*), иголокучник (*Gymnocarpium dryopteris*). Проективное покрытие мхов – 80%, доминируют плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*) и гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*). Лишайники сгруппированы небольшими куртинками родов *Cladonia* и *Cladina*. В сосняках зафиксировано 3 вида деревьев, 2 кустарников, 5 кустарничков, 2 трав, 9 мохообразных, 17 лишайников. В древесном ярусе помимо сосны нередко участие ели и берёзы. В подлеске встречаются единичные кусты можжевельника (*Juniperus sibirica*) и ивы (*Salix phylicifolia*). Травяно-кустарничковый ярус общим покрытием 5% сформирован вороникой (*Empetrum hermaphroditum*), черникой (*Vaccinium myrtillus*), брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*) и вереском (*Calluna vulgaris*). Мохово-лишайниковый ярус проективным покрытием 80% состоит из мохообразных плевроциума Шребера (*Pleurozium schreberi*), дикранума извилистостебельного (*Dicranum congestum*) и печеночников, встречаются куртинки *Hylocomium splendens*. Покрытие лишайниками – 30%, доминирует кладония звездчатая (*Cladonia stellaris*) и кладония оленья (*Cladina rangiferina*) (Ганичева и др., 2004).

Под воздействием воздушного промышленного загрязнения в дефолилирующих ельниках луговиково-кустарничковых наблюдается снижение видового разнообразия вдвое по сравнению с фоном, доминируют 3 древесных вида, 5 кустарничков, 1 травянистый, 3 лишайника, 3 мохообразных (Ганичева и др., 2004). Возрастает коэффициент дефолиации ели: тогда как в фоновых условиях максимальный возраст хвои достигает 11-13 лет, то здесь не превышает 7 лет. Из кустарничков наибольшее распространение получают вороника (*Empetrum hermaphroditum*) и луговик извилистый (*Avenella flexuosa*). Среди мохообразных и лишайников

– растений с атмосферной стратегией питания – наблюдается выпадение значительного количества видов. Из мохообразных обнаруживаются *Pleurozium schreberi* и *Dicranum congestum*, не формирующие сплошной покров (Лукина, Черненкова, 2008). В сосняках луговиково-кустарничковых деревья характеризуются высокой степенью дефолиации (Лукина, Черненкова, 2008). Обнаруживается 4 древесных вида, 3 кустарника, 5 кустарничков, 2 злаков и трав (луговик извилистый и грушанка малая), 2 мохообразных и 3 вида лишайников. В древостое, кроме сосны, представлены ель, берёза и осина. Из кустарничков преобладают вороника и брусника; черника, голубика (*Vaccinium corymbosum*) и багульник (*Ledum palustre* L.) встречаются в примеси. Мох *Pleurozium schreberi* формирует отдельные пятна, лишайники *Cladonia rangiferina* и *Cladonia deformis* – угнетены, сплошной покров лишайников рода *Cladonia* прерывается пустошами, колонизируемыми луговиком извилистым.

На стадии техногенных редколесий выделяют елово-березово-вороничные редколесья и сосново-березовые кустарничковые редколесья. В еловом вороничном редколесье наблюдается всего 4 древесных вида, 3 вида кустарников, 6 кустарничков, 2 трав, 1 представитель мохообразных и 1 лишайник. Возрастает участие березы в составе древостоя (Ганичева и др., 2004). У елей отмечается снижение жизненного состояния, разреженность кроны, суховеершинность, сокращение прироста побегов и продолжительности жизни хвои до 5 лет, возраст хвои сосны не превышает 2-3 лет. Вороника, занимающая до 70% общей площади, является доминантом среди кустарничков, брусника формирует микрогруппировки в приствольных микроразонах берёз, участие черники незначительно. Луговик извилистый (до 15 % от всей площади) является субдоминантом напочвенного покрова, увеличиваются участки, не покрытые растительностью (10 % от общей площади). Мохообразные представлены видом *Pohlia nutans*, лишайники – *Cetraria islandica* (Лукина, Черненкова, 2008). В сосновых кустарничковых редколесьях растительное сообщество слагают 3 вида деревьев, 1 кустарник, 5 кустарничков, 4 травянистых и злаковых вида. В древесном ярусе встречается небольшая примесь ели и березы. Максимальный возраст хвои сосны не превышает 3 лет (Ганичева и др., 2004), тогда как в ненарушенных сосновых лесах хвоя функционирует 5-6 лет, иногда до 9-10 лет (Цветков 2002, Цветков, 1976, 1978; Цветков, Никонов, 1985). В травяно-кустарничковом ярусе черника формирует значительную фитомассу, конкурируя с вороникой. Встречаются пятна толокнянки и вереска, характерно разрастание луговика извилистого. Мохообразные и лишайники полностью выпадают из состава напочвенного покрова под действием воздушного загрязнения (Лукина, Черненкова, 2008).

## 2.2. Воздушное промышленное загрязнение

Крупнейший источник воздушного промышленного загрязнения в центральной части Мурманской области – комбинат «Североникель» (АО «Кольская ГМК», г. Мончегорск), функционирующий с 1934 г. Объемы производства никеля и меди в 2017 году достигли 157 и 80,8 тыс. т, соответственно (Годовой отчет..., 2018). Основными поллютантами при переработке медно-никелевых руд являются сернистый газ и полиметаллическая пыль, содержащая тяжелые металлы: никель, медь, кобальт. В 70-е годы прошлого столетия годовые выбросы сернистого газа на комбинате достигали 240-270 тыс. т, в 1990-е годы в результате экономического кризиса и благодаря мероприятиям по оптимизации производства произошло снижение выбросов вредных веществ по Мончегорской площадке Кольской горно-металлургической компании (Рисунок 2.2-2.4) (Цветков В., Цветков И., 2012). По состоянию на 2014 г. объем валовых выбросов сернистого ангидрида АО «Кольская ГМК» по площадке Мончегорск составлял уже 33,5 тыс. т год<sup>-1</sup> (данные АО «Кольская ГМК»).

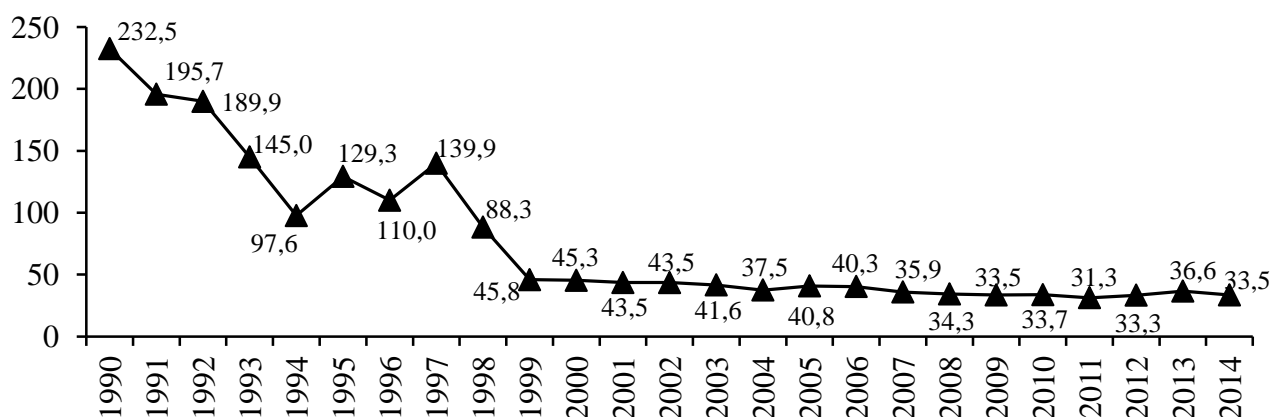


Рисунок 2.2 – Динамика объема выбросов SO<sub>2</sub>, тыс. т год<sup>-1</sup> (по данным АО КГМК)

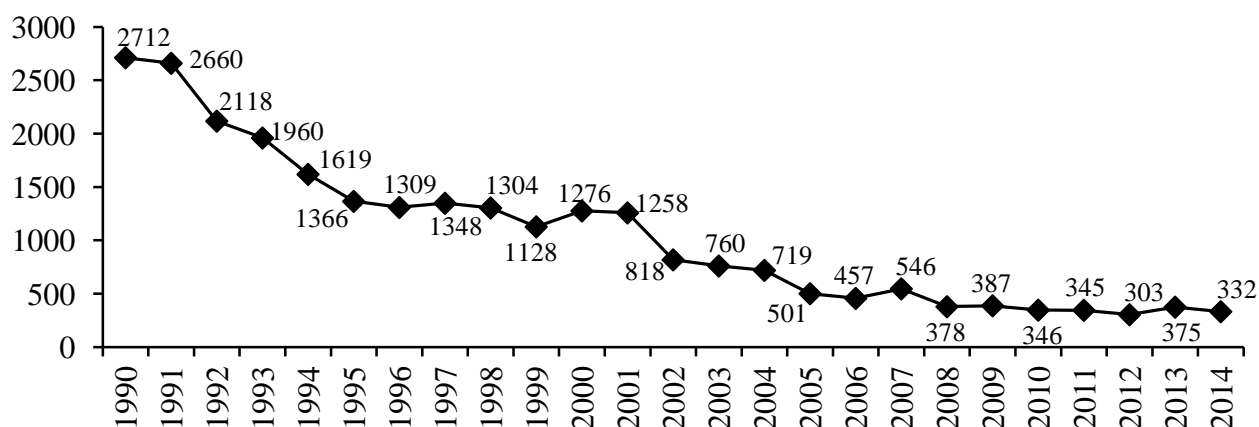


Рисунок 2.3 – Динамика объема выбросов Ni, т год<sup>-1</sup> (по данным АО КГМК)

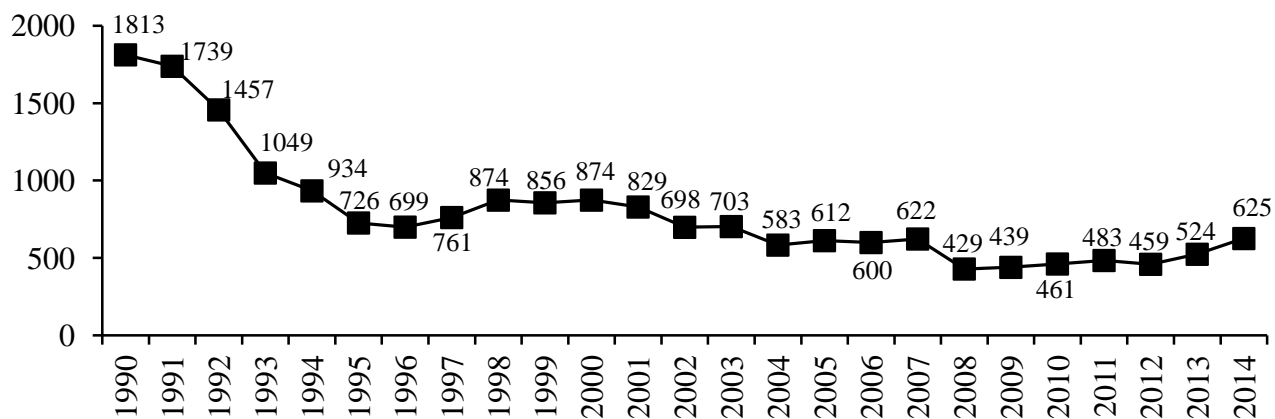


Рисунок 2.4 – Динамика объема выбросов  $\text{SO}_2$ , т/год<sup>-1</sup> (по данным АО КГМК)

АО «Кольская ГМК» планомерно проводит мероприятия по модернизации производства, направленные на снижение вредного воздействия предприятия на окружающую среду. В настоящее время на площадке «Мончегорск» реализуется проект реконструкции производства катодного никеля в цехе электролиза никеля с заменой существующей технологии электрорафинирования (с растворимыми анодами) технологией электроэкстракции никеля из растворов хлорного растворения. Переход на новую технологию в перспективе позволит снизить выбросы в атмосферу за счет ликвидации передела анодной плавки (Годовой отчет..., 2018).

### 2.3. Объекты исследования

Исследования проводились на площадках постоянного наблюдения (ППН) Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН в сосняках кустарничково-лишайниковых и лишайниково-кустарничково-зеленомошных, функционирующие при разных уровнях воздушного загрязнения выбросами комбината «Североникель», и в фоновых условиях на Кольском полуострове и материковой части Мурманской области (Рисунок 2.5). Распространение эмиссий комбината определяется как высотой труб (110-160 м), так и рельефом местности, силой и направлением преобладающих ветров (Федорков, 1999). В регионе зимой преобладают ветры южных и юго-западных направлений, летом – северных и северо-западных (Лукина, Никонов, 1998), что способствует формированию факела загрязнения выбросами комбината. В соответствии с уровнем загрязнения и состоянием растительности ППН представляют различные стадии дигрессионной сукцессии (Таблица 2.1; Рисунки 2.6-2.8), расположены в автоморфных условиях по градиенту загрязнения в юго-юго-западном направлении от комбината «Североникель» (г. Мончегорск) на расстоянии 10 км от источника

выбросов в техногенных редколесьях (Р), в 31 км – в дефолирующих лесах (Д), в 175 км – в лесах, формирующихся на фоновых территориях (Лукина, Никонов, 1998).

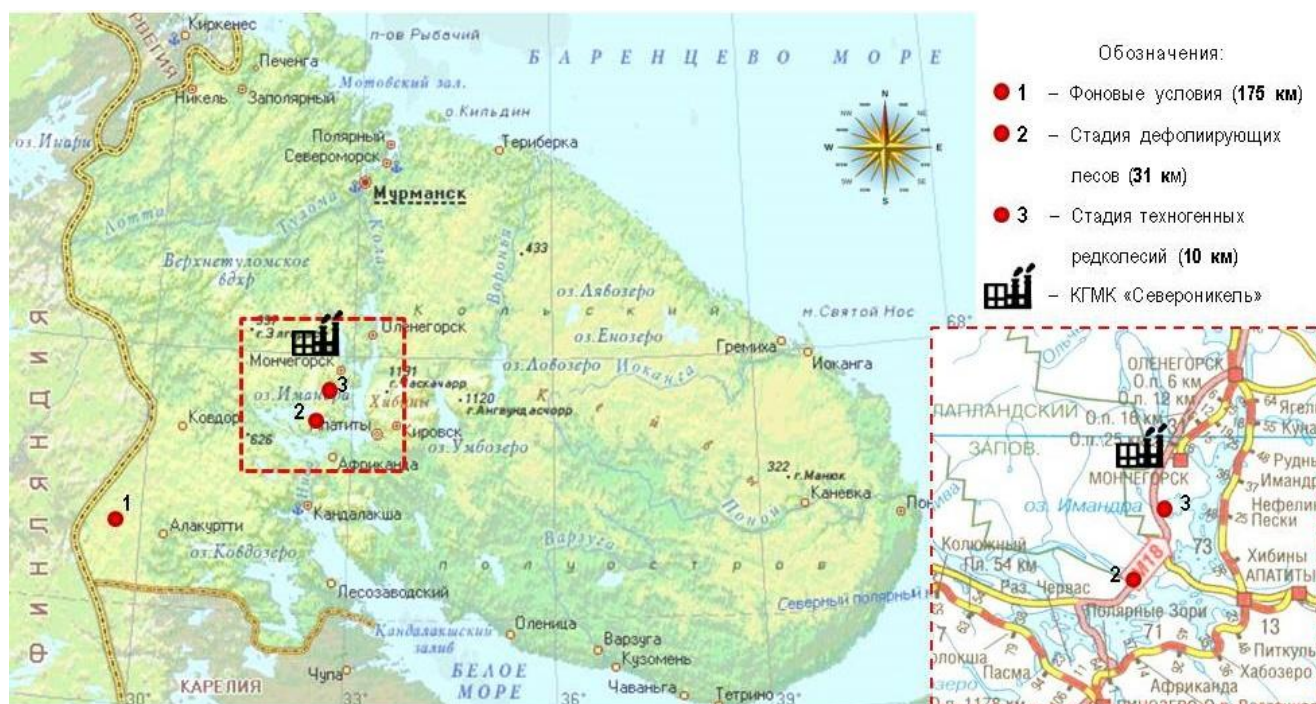


Рисунок 2.5 – Расположение стационаров постоянного наблюдения на территории Мурманской области

Таблица 2.1. – Характеристика сосновых фитоценозов на площадках постоянного наблюдения (ППН) (по Ершов, 2021)

|   |                               | Фон   | Дефолирующие леса                 | Техногенные редколесья             |
|---|-------------------------------|---|-----------------------------------|------------------------------------|
| Тип сообщества  |                               | Сосняк лишайниково-кустарничково-зеленомошный | Сосняк лишайниково-кустарничковый | Сосновое кустарничковое редколесье |
| Расстояние от комбината, км   |                               | 175   | 31                                | 10                                 |
| Степень дефолиации, %   |                               | 13  | 19                                | 25                                 |
| Выпадения<br>поллютантов со снегом<br>в 1995-2017 гг., мг (м <sup>2</sup> ) <sup>-1</sup> | SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> | 73.8* ± 52.2**                                | 172.3 ± 88.3                      | 327.2 ± 158.4                      |
|   | Cu                            | 0.2 ± 0.4                                     | 1.0 ± 1.4                         | 11.6 ± 13.2                        |
|   | Ni                            | 0.2 ± 0.4                                     | 1.8 ± 1.6                         | 19.9 ± 16.5                        |
| Выпадения<br>поллютантов с дождем<br>в 1999-2017 гг., мг (м <sup>2</sup> ) <sup>-1</sup>  | SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> | 114.2 ± 116.1                                 | 481.9 ± 516.9                     | 517.4 ± 412.9                      |
|   | Cu                            | 0.4 ± 0.6                                     | 3.1 ± 5.1                         | 13.4 ± 24.1                        |
|   | Ni                            | 0.2 ± 0.4                                     | 3.7 ± 5.3                         | 13.9 ± 17.4                        |

Примечание: \* – среднее, \*\* – стандартная ошибка





Рисунок 2.6 – Сосняк лишайниково-кустарничково-зеленомошный в фоновых условиях



Рисунок 2.7 – Сосняк лишайниково-кустарничковый на стадии дефолирующих лесов



Рисунок 2.8 – Сосновое кустарничковое редколесье на стадии техногенных редколесий



## 2.4. Методы исследований

### *Полевые методы*

*Масса и фракционный состав древесного опада.* Сбор древесного опада на ППН производится с учетом методики международной программы ICP Forests, направленной на сбор информации о состоянии лесов в Европе и за ее пределами, запущенной в 1985 году в рамках Конвенции о загрязнении воздуха на трансграничных территориях (Конвенция по воздуху, ранее CLRTAP) Европейской экономической комиссии Организации Объединенных Наций (ЕЭК ООН). Согласно руководству программы для сбора опада на площадках рекомендуется использовать для сбора опада 10-30 коллекторов (Рисунок 2.9), расположенных случайным образом или систематически, не слишком близко к поверхности земли, чтобы обеспечить надлежащий отвод воды. Рекомендуемая площадь верхней части опадоуловителя 0.18-0.5 м<sup>2</sup>, глубина – не менее 0.5 м, для предотвращения выдувания растительного материала из ловушек. Мешки для сбора опада, закрепленные в нижней части воронки коллектора, и/или материал самого коллектора не должен взаимодействовать с образцом опада, наиболее подходящими являются хлопок, полиэтилен или нейлон (Ukonmaanaho et al., 2016).



Рисунок 2.9 – Коллекторы для сбора опада по методике ICP Forests  
(по Ukonmaanaho et al., 2016)

Постоянные пробные площади Института проблем промышленной экологии КНЦ РАН оборудованы коллекторами для сбора древесного опада в соответствии с методикой ICP Forests. Изначально опадоуловители были установлены в 1994 г. в межкروновых пространствах (по 10-15 шт. на площадку). С 2013 г. для выявления пространственных особенностей в составе и

количестве древесного опада опадоуловители установлены с учетом не только межкроновых, как в предыдущий период, но и подкроновых пространств. В настоящее время в межкроновых пространствах установлено по 7-8 опадоуловителей на каждой площадке, в подкроновых – по 4-6. Опад собирается непосредственно в хлопковые мешки, прикрепленные к прочной раме в нижней части воронки опадоуловителя (Рисунок 2.10). Диаметр верхней части воронок – 82 см, глубина – 90 см. Древесный опад собирается круглогодично, отбор образцов проводится дважды в год: в первой декаде октября и первой декаде июня – перед залеганием снегового покрова и после снеготаяния. Основная масса хвои – активной фракции, которая вносит наибольший вклад в общую массу опада, опадает осенью, при этом отбор осуществляется в начале октября, т. е. фактически свежий опад хвои находится в коллекторе не больше месяца. Таким образом, потери массы активных фракций опада в ходе разложения за счет вымывания легкорастворимых соединений при наших отборах не могут быть существенными.



Рисунок 2.10 – Опадоуловители, установленные на стационарах постоянного наблюдения

*Проективное покрытие крон деревьев.* Для выявления особенностей пространственного варьирования поступления на поверхность почвы древесного опада в 2015 г. проводили картирование проективного покрытия крон деревьев с выявлением подкроновых и межкроновых пространств (Рисунок 2.11-2.12). На каждой стадии дигрессии были заложены учетные площадки прямоугольной формы площадью 1000 м<sup>2</sup> в трех повторностях (общей площадью 3000 м<sup>2</sup>). На каждой учетной площадке выполняли сплошной пересчет деревьев ( $d \geq 2.5$  см) и подростов, измеряли диаметр деревьев на высоте 1.3 м с помощью мерной вилки. Проекции крон деревьев наносили на

миллиметровую бумагу в масштабе 1:50. Картирование также позволило составить характеристику древостоев, в которых установлены опадоуловители (Таблица 2.2).



Рисунок 2.11 – Картирование проективного покрытия крон деревьев

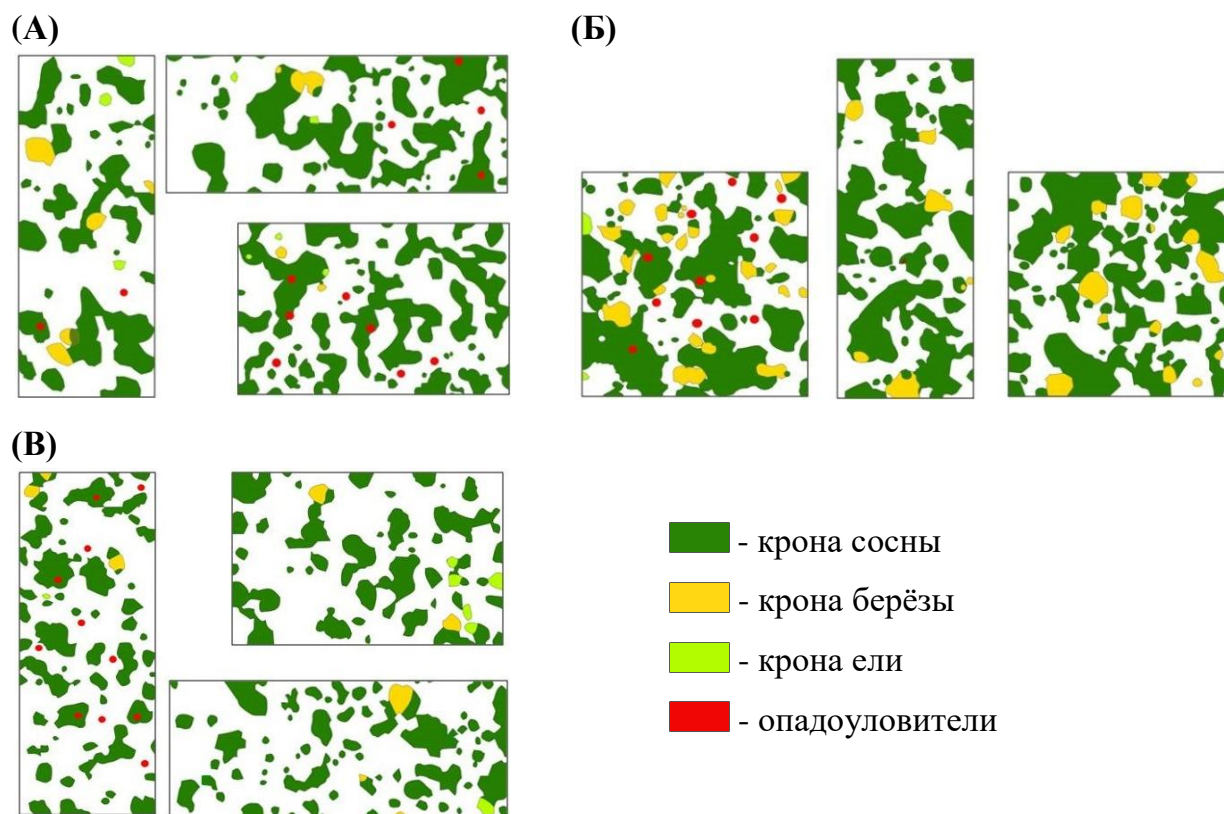


Рисунок 2.12 – Карты-схемы проективного покрытия кронами деревьев на стационарах постоянного наблюдения: А – фон, Б – дефолирующие леса, В – техногенные редколесья

Таблица 2.2 – Характеристика древостоев на ППН по данным картирования проективного покрытия крон деревьев

| Стадия дигрессии       | Тип сообщества                                | Расстояние от комбината, км | Состав <sup>1</sup>   | Возраст сосны <sup>2</sup> , лет | Средний диаметр <sup>3</sup> , см | Средняя высота <sup>4</sup> , м | Количество деревьев, шт га <sup>-1</sup> | Количество подростов, шт га <sup>-1</sup> | МК, % | ПК, % |
|------------------------|---|-----------------------------|-----------------------|----------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|--|---|-------|-------|
| Фон                    | Сосняк лишайниково-кустарничково-зеленомошный | 175                         | 10С<br>ед. Б<br>ед. Е | 180-200                          | 12.6<br>10.5<br>6.6               | 9.1<br>5.0<br>4.6               | 1113<br>23<br>17                         | 1113<br>183<br>73                         | 62    | 38    |
| Дефолилирующие леса    | Сосняк лишайниково-кустарничковый             | 31                          | 9С<br>1Б              | 100-120                          | 11.6<br>7.0                       | 8.1<br>4.9                      | 1183<br>143                              | 4307<br>1053                              | 47    | 53    |
| Техногенные редколесья | Сосновое кустарничковое редколесье            | 10                          | 10С<br>ед. Б<br>ед. Е | 80-100                           | 11.5<br>14.4<br>9.2               | 6.5<br>4.8<br>5.1               | 883<br>10<br>17                          | 633<br>110<br>93                          | 69    | 31    |

Примечание: <sup>1</sup> – формула состава древостоя дана по количеству деревьев; <sup>2</sup> – данные приведены по Ершов, 2021; <sup>3</sup> – диаметры деревьев (d≥2.5 см); <sup>4</sup> – данные предоставлены ИППЭС КНЦ РАН, С – сосна, Б – берёза, Е – ель, МК – межкروновые пространства, ПК – подкروновые пространства



*Разложение опада.* Эксперимент по разложению растительного опада выполнялся лабораторией наземных экосистем ИППЭС КНЦ РАН в период 1997-1999 гг. Для сравнения процессов разложения опада в сосновых и еловых лесах использовали данные, полученные в ходе сходного эксперимента в еловых лесах 1996-1999 гг. (Lukina et al., 2017) с соблюдением единообразия методов проведения опыта и статической обработки данных экспериментов. Для опыта в сосновых лесах использовали активную фракцию опада (листья и хвоя) древесных видов (*Pinus sylvestris*, *Betula pendula*), для сравнительной и более полной оценки процессов разложения в лесных экосистемах – листьев кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum*). Образцы отбирались в сентябре 1997 г. на мониторинговых стационарах в фоновых условиях, дефолирующих лесах и техногенных редколесьях в подкروновых и межкروновых пространствах. Растительный материал (10 г сухого вещества) для разложения закладывали в пакеты из синтетического материала с размером пор 30 мкм, которые размещали на поверхности почвы (в подгоризонт L подстилки) в подкроновых и межкроновых пространствах на мониторинговых площадках в двух повторностях для каждой фракции. Пробы отбирались ежегодно в октябре через 1 и 2 года после начала эксперимента. Всего было отобрано 105 пакетов. Характеристика уровней загрязнения в древостоях на разных стадиях дигрессии в период проведения эксперимента представлена в таблице 2.3.

Таблица 2.3 – Сравнительная характеристика стадий дигрессии сосновых лесов в период проведения эксперимента по разложению опада

| Параметр   |       |                               | Год        | Стадия дигрессии |                   |                        |
|--|-------|-------------------------------|------------|------------------|-------------------|------------------------|
|  |       |                               |            | Фон              | Дефолирующие леса | Техногенные редколесья |
| Концентрация доступных для растений соединений тяжелых металлов в органогенном горизонте почв, мг кг <sup>-1</sup> |       | Ni                            | 1994-1998* | 2.7**± 0.5***    | 43.3 ± 6.2        | 228.8 ± 25.0           |
|  |       | Cu                            |            | 1.1 ± 0.2        | 19.8 ± 5.8        | 538.3 ± 93.9           |
| Выпадения соединений тяжелых металлов и серы, мг (м <sup>2</sup> ) <sup>-1</sup>                                   | Дождь | Ni                            | 1999       | 0.1 ± 0.01       | 6.3 ± 2.9         | 18.3 ± 8.4             |
|  |       | Cu                            |            | 0.2 ± 0.1        | 6.8 ± 3.3         | 26.2 ± 14.8            |
|  |       | SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> |            | 76.7 ± 18.7      | 751.4 ± 218.1     | 781.9 ± 165.9          |
|  | Снег  | Ni                            |            | 0.04 ± 0.01      | 1.4 ± 0.5         | 15.7 ± 3.9             |
|  |       | Cu                            |            | 0.2 ± 0.05       | 1.5 ± 0.9         | 8.9 ± 3.4              |
|  |       | SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> |            | 107.9 ± 17.3     | 193.0 ± 11.4      | 395.8 ± 83.5           |

Примечание: \* – концентрации для фоновых условий указаны по данным 1997-1998 гг., для дефолирующих лесов и редколесий – по данным 1994 г., \*\* – среднее значение, \*\*\* – стандартная ошибка

### ***Лабораторные методы***

*Масса и фракционный состав древесного опада.* В лабораторных условиях опад тщательно разбирался на фракции: хвоя, кора, ветки ( $d \leq 0.5$  см), шишки, микростробилы (мужские пыльцевые шишки), семена сосны, листья берёзы, хвоя ели, семена берёзы, листья ивы, эпифитные лишайники, верхушечные побеги, листья осины. Оставшаяся после разбора пылевидная фракция была определена как «неидентифицированные остатки». Каждая из фракций затем взвешивалась. Для расчета абсолютно сухого веса бралась навеска по 1 г фракций, высушивалась в сушильном шкафу при температуре 105°C с последующим взвешиванием.

Для определения площади подкроновых и межкroновых пространств листы с данными картирования сканировали и сводили в карты-схемы проективного покрытия крон деревьев с использованием графического редактора (программа Paint.NET). Подсчет площадей выполнен с помощью графического анализатора (программа ImageJ) по картам-схемам.

*Химический состав опада.* Химический состав определяли для образцов опада хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и для образцов эксперимента по разложению. В 2014-2017 гг. для каждого из сезонов отбора («октябрь-май» и «июнь-сентябрь») для подкroновых и межкroновых пространств отдельно на анализ отбирали по возможности по три смешанные (со всех опадоуловителей на каждой ППН) пробы опада хвои сосны, общее количество проб составило – 99 шт. Матрицу данных дополнили результатами анализа исходного состава опада хвои, отобранной однократно в сентябре 1997 года для эксперимента по разложению 1997-1999 гг. – анализ этих проб проводился в 1-4-кратной повторности.

Расчеты проводились на абсолютно сухой вес. Перед проведением химического анализа растительный материал измельчали и подвергали мокрому озолению концентрированной  $\text{HNO}_3$ . Концентрации металлов (Ca, Mg, K, Al, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni) определяли методом атомно-абсорбционной спектromетрии на приборе Aanalyst 800. Общее содержание азота определялось методом Кьельдаля, органического углерода ( $\text{C}_{\text{орг}}$ ) – методом Тюрина, фосфора – методом колориметрии, S – турбидиметрическим методом (Воробьева, 1998). Кроме того, для эксперимента по разложению дополнительно определяли содержание лигнина в образцах опада путем обработки пробы 72%-ой  $\text{H}_2\text{SO}_4$  после предварительного кипячения в растворе ЦТАБ (10 грамм цетилтриметиламмония бромида в 1 л 0.5M  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ) (Rowland, Roberts, 1994).

### ***Статистический анализ данных***

*Масса и фракционный состав древесного опада.* Данные по массе и фракционному составу опада по межкroновым пространствам за период 1995-2020 гг. обрабатывали статистическими методами с помощью программного обеспечения MS Excel (описательная статистика) и Statistica 7.0 и 13.3 (U-тест Манна-Уитни). Для расчета среднегодовых и сезонных

значений массы, а также для анализа многолетней динамики массы древесного опада использовались данные до 2012 года (опадоуловители были расположены случайным образом, преимущественно между крон), дополненные данными за период 2013-2020 гг. по массе опада межкрупных пространств без учета площади пространств.

Расчет массы фракций опада с учетом пространственного варьирования за период 2014-2020 гг. выполнялся путем умножения измеренной массы фракций опада подкрупных или межкрупных пространств (в кг га<sup>-1</sup>) на долю пространств от общей площади, вычисленную по данным картирования и выраженную в процентах, и деления полученного результата на 100%. Рассчитанные отдельно друг от друга значения для подкрупных и межкрупных пространств суммировались для получения значения массы, которое поступает на 100% площади.

*Надземная фитомасса.* На основе данных по диаметрам деревьев на ППН, полученным при картировании проективного покрытия крон деревьев в 2015 году, а также с использованием коэффициентов уравнений регрессии, полученных для расчета фракций фитомассы древостоев для объектов наших исследований (Лукина, Никонов, 1996) была рассчитана фитомасса древостоев по фракциям, в том числе продукция хвой в фоновых условиях и в условиях загрязнения для последующего расчета соотношения между размерами опада и продукции хвой в целях диагностики состояния древостоев.

Расчет фитомассы по фракциям производился по формуле:

$$\lg y = a + b \lg d^2 h, \quad (1)$$

где  $d$  – диаметр;

$h$  – высота, рассчитанная через  $\lg d^2$ ;

$a$  и  $b$  – коэффициенты регрессии (по Лукина, Никонов, 1996).

*Влияние техногенных и природных факторов* оценивали с помощью корреляционного анализа. Исходными данными послужили:

- данные по общей массе опада сосновых лесов и массе опада хвой, как основной его фракции – по сезонам отбора (октябрь-май и июнь-сентябрь) и годовая за период 1995-2017 гг. (по межкрупным пространствам без учета площади);
- данные по годовым выбросам основных загрязняющих веществ (Cu, Ni, SO<sub>2</sub>) по мончегорской площадке АО «Кольская ГМК» с 1995 по 2014 годы;
- возраст древостоев по результатам исследования кернов, отобранных в 2015 году на мониторинговых стационарах;
- погодные характеристики (средняя температура воздуха и сумма осадков по сезонам отбора опада и годовая; максимальная высота снежного покрова; количество дней по сезонам отбора опада и за год со штормовыми ветрами) за период 2000-2017 гг. для ближайших к мониторинговым площадкам метеостанций: Кандалакша (WMO ID 22217) – для фоновых

условий, Апатитовая (WMO ID 22213) – для дефолирующих лесов и Мончегорск (WMO ID 22212) – для техногенных редколесий.

Источники погодных данных – архив сайта [gr5.ru](http://gr5.ru) (2005-2017 гг.), базы данных ЦЭПЛ РАН и лаборатории наземных экосистем ИППЭС ФИЦ КНЦ РАН (2000-2004 гг.), по годовым выбросам загрязняющих веществ – АО КГМК.

Выбор погодных факторов был обусловлен их возможным влиянием на размер поступающего на почву опада. Максимальная высота снежного покрова за зимний период была использована как косвенный показатель нагрузки снеговых масс на кроны деревьев, а число дней со штормовыми ветрами (силой более 15 м/с) – как ветровая нагрузка на кроны деревьев в течение определенного периода.

*Химический состав опада хвои сосны.* Степень влияния воздушного загрязнения (через стадии дигрессии), сезонной изменчивости (теплый и холодный периоды года) и внутрибиогеоценотического варьирования (ПК/МК пространства) на химический состав хвойного опада сосны оценивали по величине коэффициента детерминации  $R^2$ .

Обработка данных по химическому составу опада хвои сосны производилась с помощью V-критерия (Husson et al., 2017). Статистика V-критерия служит для проверки следующей нулевой гипотезы: среднее переменной  $x$  для категории  $Q$  равно среднему для всей выборки. Если нулевая гипотеза отклонена на принятом уровне значимости, можно говорить о том, что переменная  $x$  отличается особенно высокими или низкими значениями в категории  $Q$ , и это позволяет предположить значимое влияние категориальной переменной (т.е. фактора) на  $x$ . При этом сама статистика V-критерия выступает в роли стандартизированной величины эффекта.

*Разложение опада.* Потери массы при разложении рассчитывались как разница между массой образцов до закладки и через 1 или 2 года и выражались в процентах. Коэффициент обогащения, демонстрирующий изменение состава растительного материала в процессе разложения, вычислялся для каждого элемента как отношение концентрации после первого или второго года разложения к исходной. Потери элементов питания и лигнина с учетом темпов потери массы выражались в процентах и рассчитывались как разница произведений концентрации компонента на массу образца до начала эксперимента и через 1 или 2 года, соответственно. Качество опада характеризовали на основе содержания лигнина (вторичные метаболиты), элементов питания, в том числе входящих в состав выбросов (N, Ca, Mg, K, P, Al, Fe, Mn, Zn, Ni, Cu), и стехиометрических соотношений C:N, лигнин:N, N:P. Для сравнительной оценки процессов разложения опада в хвойных лесах были использованы данные, полученные в еловых лесах, как в естественных условиях, так и в условиях загрязнения, в ходе сходного эксперимента по Lukina et al., 2017.



Связь потерь массы опада при разложении с исходным химическим составом растительных остатков оценивали через анализ главных компонент (РСА). К ординационной диаграмме были добавлены векторы потерь массы за первый и второй годы. Они отражают линейную связь потерь массы с ординационным пространством, заданным двумя первыми осями (в самом анализе главных компонент в качестве переменных потери массы не участвовали).

Оценка влияния формации лесов (еловые и сосновые) и воздушного загрязнения на потери массы, потери химических элементов и соединений при разложении производилась с помощью V-критерия (Husson et al., 2017). Расчет главных компонент и V-критерия выполнялся в среде статистического программирования R (R Core Team..., 2017).

### **ГЛАВА 3 МАССА И ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ**

Количество и качество древесного опада в лесных экосистемах регулируют биогеохимические циклы элементов. Размеры и структура опада определяют запас лесной подстилки и зависят от изменчивости погодных условий, состава древостоя, годичного прироста деревьев, их возраста и др. (Kouki, Hokkanen, 1992; Pedersen and Bille-Hansen, 1999; Решетникова, 2011; Собачкин и др., 2017). Масштабные работы по оценке массы и фракционного состава опада в таежных лесах европейской части России проводились в рамках Международной биологической программы (Казимиров, Морозова 1973; Забоева, 1975; Манаков, Никонов, 1981), исследовалась сезонность поступления древесного опада (Цветков В., Цветков И., 2003). Долгосрочные наблюдения объемов растительного опада проводились и за рубежом (Bray, Gorham, 1964; Flower-Ellis, 1985 и др.). В условиях воздушного загрязнения тяжелыми металлами и кислотообразующими веществами наблюдаются повреждения ассимилирующего аппарата хвойных древесных растений и пролонгирование дефолиации деревьев, что способствует увеличению количества опада (Nieminen, Helmisaari, 1996; Rautio et al., 1998a; Лукина, Никонов, 1998; Lamppu, Huttunen, 2004; Никонов и др., 2004; Ярмишко, Лянгузова, 2013).

#### ***3.1. Масса опада и отдельных фракций в фоновых условиях и при антропогенном загрязнении***

Общая масса опада и масса основных фракций (коры, веток и шишек сосны) по среднегодовым значениям за период 1995-2020 гг. в межкроновых пространствах в сосняках фоновых условий достоверно больше ( $p < 0.05$ ) (Таблицы 3.1-3.2), чем в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях. Причиной этих различий является то, что в фоновых условиях возраст древостоя и фитомасса выше, тогда как в условиях загрязнения ассимилирующие органы сосны обыкновенной, составляющие основу древесного опада, преждевременно стареют и опадают не только в фенологические сроки (Алексеев, Лянгузова, 1990; Влияние..., 1990; Цветков, 2002; Ярмишко, 1997; Ярмишко и др., 2009). Так, в фоновых сосновых древостоях хвоя опадает на пятый год ее жизни, а в условиях сильного атмосферного загрязнения – уже в однолетнем возрасте, при этом двухлетней хвои на деревьях остается не более 10-25% (Ярмишко, 2005).

Таблица 3.1 – Среднегодовые значения массы фракций древесного опада в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии за период 1995-2020 гг. в межкروновых пространствах, кг га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup> (n=2-26)

|                              | Фон             | Дефолирующие леса | Техногенные редколесья |
|------------------------------|-----------------|-------------------|------------------------|
| Хвоя сосны                   | 412.5* ± 26.5** | 339.1 ± 28.9      | 337.2 ± 28.4           |
| Кора сосны                   | 109.4 ± 5.0     | 63.0 ± 5.2        | 57.2 ± 4.5             |
| Ветки сосны                  | 32.4 ± 4.7      | 10.2 ± 1.5        | 20.1 ± 3.5             |
| Шишки сосны                  | 75.1 ± 13.1     | 35.8 ± 5.5        | 53.7 ± 10.2            |
| Микроскобиолы                | 12.0 ± 1.6      | 9.8 ± 1.9         | 3.2 ± 1.0              |
| Семена сосны                 | 0.8 ± 0.2       | 1.3 ± 0.4         | 1.6 ± 0.5              |
| Листья берёзы                | 3.9 ± 0.9       | 17.7 ± 2.0        | 35.5 ± 6.9             |
| Семена берёзы                | 0.1 ± 0.1       | 0.2 ± 0.2         | 0.7 ± 0.5              |
| Хвоя ели                     | 0.1 ± 0.02      | 0.3 ± 0.1         | 4.2 ± 0.6              |
| Эпифитные лишайники          | 3.3 ± 0.6       | 0.1 ± 0.1         | -                      |
| Листья ивы                   | -               | 1.1 ± 1.0         | 3.4 ± 1.2              |
| Неидентифицированные остатки | 10.6 ± 1.0      | 9.2 ± 0.7         | 17.9 ± 1.6             |
| Общая масса опада            | 656.9 ± 31.3    | 483.0 ± 35.6      | 528.5 ± 35.1           |

Примечание: \* – среднее, \*\* – стандартная ошибка, «-» – нет значения

Таблица 3.2 – Показатель *p* при оценке достоверности различий по массе фракций древесного опада сосновых лесов между разными стадиями дигрессии за период 1995-2020 гг. (n=2-26)

|                              | 1-2             | 1-3             | 2-3             |
|------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Хвоя сосны                   | 0.18            | 0.21            | 0.98            |
| Кора сосны                   | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.38            |
| Ветки сосны                  | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.01</b>     | <b>0.02</b>     |
| Шишки сосны                  | <b>0.04</b>     | 0.18            | 0.29            |
| Микростробилы                | 0.20            | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> |
| Семена сосны                 | 0.41            | 0.41            | 0.97            |
| Листья берёзы                | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.33            |
| Семена берёзы                | 0.86            | 0.25            | 0.46            |
| Хвоя ели                     | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> |
| Эпифитные лишайники          | <b>0.03</b>     | -               | -               |
| Листья ивы                   | -               | -               | 0.41            |
| Неидентифицированные остатки | 0.33            | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> |
| Общая масса опада            | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.05</b>     | 0.37            |

Примечание: 1 – фон, 2 – дефолирующие леса, 3 – техногенные редколесья; «-» – нет значения

Согласно данным исследований финских авторов (Ukonmaanaho et al., 2008), средний годовой опад в сосняках Финляндии составляет 2225 кг га<sup>-1</sup>. Продукция древесного опада

сосняков в Швеции составляет 740-4200 кг га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup> (Breymeyer et al., 1996), согласно другим данным – около 590-3160 кг га<sup>-1</sup>год<sup>-1</sup> (Flower-Ellis, 1985). Среднегодовой опад хвои в сосновых лесах северной Фенноскандии составляет 490 и 555 кг га<sup>-1</sup> (Berg et al., 1999), что сопоставимо с нашими результатами для лесов, формирующихся в фоновых условиях.

В сосновых лесах фоновых условий, как и в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях, основную массу древесного опада составляют хвоя, кора и шишки сосны. Менее значительной долей в годовом опаде характеризуются ветки и микростробилы сосны. Единично в опадоуловители попадали серёжки берёзы, хвоя ели, семена берёзы. По сравнению с фоновыми условиями на стадиях техногенной дигрессии больше листьев берёзы ( $p < 0.05$ ): в дефолирующих лесах это связано с большей представленностью берёзы, в техногенных редколесьях – с усыханием берёзы в 2006-2012 гг. Единично за весь период наблюдений в опад попадали листья ивы, эпифитные лишайники, семена берёзы. В условиях загрязнения по сравнению с фоновыми уменьшается доля в опаде эпифитных лишайников как чувствительного к воздушному загрязнению элемента биогеоценоза (Влияние..., 1990; Горшков, 1990).

Варьирование массы опада репродуктивных органов сосны в зависимости от стадии дигрессии подтверждается данными более ранних исследований, согласно которым с повышением уровня загрязнения уменьшается число женских шишек на дереве (Ставрова, 1990; Влияние..., 1990), снижается доля крупных шишек, возрастает численность поврежденных и больных, уменьшается диаметр шишек и средний сырой вес (Цветков В., Цветков И., 2003; Иванов и др., 2013). С другой стороны, наблюдается увеличение массы семян сосны при приближении к источнику загрязнения, что также наблюдалось в условиях загрязнения магнезитовой пылью в зоне влияния комбината «Магнезит» (Мохначев и др., 2013) и в условиях загрязнения фтористыми соединениями при значительном снижении выхода семян за счет генетических повреждений, выступая как элемент защитной системы репродуктивных процессов (Аникеев, Бабушкина, 1997; Аникеев и др., 2000).

### ***3.2. Зависимость от факторов среды и загрязнения***

В фоновых условиях результаты корреляционного анализа не показали существенных связей между массой общего опада, опада фракции хвои, с одной стороны, и показателями воздушного загрязнения, погодными условиями и возрастом древостоев – с другой (Таблица 3.3). В дефолирующих лесах антропогенные факторы – выбросы загрязняющих веществ (SO<sub>2</sub>, Ni и Cu), отрицательно связаны с массой опада хвои сосны. Напротив, возраст древостоя и средняя температура теплого периода (июнь-сентябрь) положительно связаны с массой опада хвои. Поступление общего суммарного опада, кроме выбросов, возраста и температуры, могло

быть обусловлено величиной снежного покрова, что можно объяснить механическим воздействием на кроны, усиливающим дефолиацию. В техногенном редколесье выявлена положительная связь массы хвои сосны и общей массы опада с возрастом древостоя, а также отрицательная – с выбросами никеля комбинатом «Североникель».

Таблица 3.3 – Результаты корреляционного анализа связи массы опада хвои и общей массы древесного опада сосняков на разных стадиях техногенной дигрессии с антропогенными и природными факторами

| Фактор                              | Период | Фон        |       | Дефолирующие леса |              | Техногенные редколесья |              |
|-------------------------------------|--------|------------|-------|-------------------|--------------|------------------------|--------------|
|                                     |        | Хвоя сосны | Опад  | Хвоя сосны        | Опад         | Хвоя сосны             | Опад         |
| SO <sub>2</sub> (n=19)              | Год    | 0.11       | 0.02  | <b>-0.67</b>      | <b>-0.76</b> | -0.26                  | -0.38        |
| Ni (n=19)                           |        | -0.25      | -0.42 | <b>-0.66</b>      | <b>-0.74</b> | -0.49                  | <b>-0.62</b> |
| Cu (n=19)                           |        | -0.34      | -0.45 | <b>-0.50</b>      | <b>-0.55</b> | -0.37                  | -0.47        |
| Средняя температура (n=13)          | Год    | -0,19      | -0.29 | -0.12             | -0,14        | -0.19                  | -0.24        |
|                                     | Зима   | -0,18      | -0.06 | -0.40             | -0,33        | 0.07                   | 0.22         |
|                                     | Лето   | 0.48       | 0.27  | <b>0.56</b>       | <b>0.59</b>  | -0.12                  | -0.25        |
| Сумма осадков (n=13)                | Год    | -0.13      | -0.11 | 0.02              | 0.03         | -0.07                  | -0.07        |
|                                     | Зима   | -0.14      | 0.12  | -0.20             | -0.28        | 0.25                   | 0.27         |
|                                     | Лето   | 0.0001     | -0,19 | -0.17             | -0.18        | -0.12                  | -0.13        |
| Штормовые ветра (n=8)               | Год    | -0.16      | -0.12 | 0.14              | 0.04         | 0.23                   | 0.40         |
|                                     | Зима   | -0.17      | -0.07 | -0.05             | -0.05        | 0.09                   | 0.47         |
|                                     | Лето   | -0.12      | -0.24 | 0.002             | -0.06        | -0.01                  | 0.03         |
| Возраст (n=22)                      | Год    | 0.03       | 0.06  | <b>0.56</b>       | <b>0.68</b>  | <b>0.67</b>            | <b>0.72</b>  |
| Макс. высота снежного покрова (n=8) | Зима   | -0.23      | -0.34 | 0.37              | <b>0.85</b>  | -0.30                  | -0.13        |

Примечание: здесь и в Таблице 3.4 наименованиями «зима» и «лето» обозначены периоды отбора опада «октябрь-май» и «июнь-сентябрь», соответственно

Анализ по объединенным матрицам для всех пробных площадей для выявления общих связей, характерных для сосняков Кольского полуострова (Таблица 3.4), показал, что размер

общего опада сосняков за период исследования в наибольшей степени был отрицательно связан с размерами выбросов соединений Ni и SO<sub>2</sub> комбинатом «Североникель».

Таблица 3.4 – Результаты корреляционного анализа связи массы основных фракций опада с природными и антропогенными факторами по объединенным матрицам

| Фактор                              | Период | Хвоя сосны | Суммарный опад |
|-------------------------------------|--------|------------|----------------|
| SO <sub>2</sub> (n=19)              | Год    | -0.40      | <b>-0.56</b>   |
| Ni (n=19)                           | Год    | -0.42      | <b>-0.53</b>   |
| Cu (n=19)                           | Год    | -0.16      | -0.24          |
| Средняя температура (n=13)          | Год    | -0.26      | -0.32          |
|                                     | Зима   | -0.31      | -0.26          |
|                                     | Лето   | 0.46       | 0.22           |
| Сумма осадков (n=13)                | Год    | 0.09       | -0.02          |
|                                     | Зима   | -0.22      | -0.38          |
|                                     | Лето   | 0.12       | 0.01           |
| Штормовые ветра (n=8)               | Год    | -0.01      | -0.08          |
|                                     | Зима   | -0.12      | 0.03           |
|                                     | Лето   | 0.02       | -0.37          |
| Возраст (n=22)                      | Год    | 0.12       | 0.17           |
| Макс. высота снежного покрова (n=8) | Зима   | -0.06      | -0.07          |

### 3.3. Соотношение опада и надземной биомассы как параметр состояния древостоев

Согласно исследованию Ukonmaanaho et al. (2008), средняя биомасса в сосновых лесах Финляндии варьирует в пределах 84-175 т га<sup>-1</sup>, по другим источникам общая фитомасса деревьев в южной Финляндии составляет 137 т га<sup>-1</sup> (Ilvesniemi et al., 2009). Относительно высокие размеры фитомассы лесов Финляндии связаны с интенсивным ведением лесного хозяйства. В Таблице 3.5 приведены данные по фитомассе сосновых деревьев по фракциям, рассчитанной через коэффициенты аллометрических уравнений с использованием данных по диаметрам деревьев на ППН, полученным при картировании проективного покрытия крон

деревьев в 2015 году. В целом надземная масса составила по расчетам 55.8, 42.5 и 23.4 т га<sup>-1</sup> в фоновых условиях, дефолилирующих лесах и техногенных редколесьях, соответственно.

Таблица 3.5 – Фитомасса сосновых деревьев в 2015 г. по фракциям в сосняках на разных стадиях дигрессии, т г<sup>-1</sup>

|                       | Фон        | Дефолилирующие<br>леса | Техногенные<br>редколесья |
|-----------------------|------------|------------------------|---------------------------|
| Хвоя многолетняя      | 3.5 ± 0.2  | 3.9 ± 0.3              | 0.7 ± 0.003               |
| Хвоя текущего года    | 0.7 ± 0.05 | 1.2 ± 0.1              | 0.2 ± 0.004               |
| Тонкие ветви          | 3.0 ± 0.1  | 3.6 ± 0.3              | 1.4 ± 0.03                |
| Крупные ветви         | 6.4 ± 1,4  | 5.8 ± 1.2              | 0.9 ± 0.1                 |
| Отмершие ветви        | 3.6 ± 0.2  | 2.8 ± 0.2              | 1.3 ± 0.1                 |
| Кора                  | 4.9 ± 0.1  | 3.6 ± 0.3              | 2.3 ± 0.1                 |
| Древесина             | 33.7 ± 1.4 | 21.5 ± 1.8             | 16.5 ± 1.2                |
| Общая надземная масса | 55.8 ± 3.0 | 42.5 ± 4.2             | 23.4 ± 1.5                |

Примечание: \* – среднее, \*\* – стандартная ошибка

Сосновые древостои в фоновых условиях более продуктивны как по биомассе, так и по опаду, чем древостои дефолилирующих лесов и техногенных редколесий. Это связано с различиями, как в возрасте древостоев, так и в уровнях техногенной нагрузки. Наибольшую долю в составе надземной фитомассы на наших объектах исследований составляла древесина: 60.4, 50.6 и 70.5% в фоновых условиях, дефолилирующих лесах и редколесьях, соответственно. Остальные фракции надземной фитомассы можно выстроить в порядке убывания их вклада в надземную фитомассу в следующие ряды:

- крупные ветви > кора > многолетняя хвоя > тонкие ветви > хвоя текущего года для *фоновых условий*;
- крупные ветви > многолетняя хвоя > кора > тонкие ветви > хвоя текущего года для *дефолилирующих лесов*;
- кора > тонкие ветви > крупные ветви > многолетняя хвоя > хвоя текущего года для *техногенных редколесий*.

В надземной фитомассе дефолилирующих лесов, несмотря на процессы дефолиации, высокая доля хвои и тонких ветвей связана с более молодым возрастом древостоя по сравнению фоновыми условиями. Высокая доля коры в редколесьях, вероятно, связана с крайней степенью дефолиации и повреждениями кроны, вызванными влиянием загрязнения, а также с ослаблением редко стоящих деревьев, их болезнями и влиянием на них сильных ветров, вызывающих обламывание ветвей.

Отношение массы опада хвои к ее приросту в фоновых условиях в период 1995-2015 гг. в среднем составило 0.6, в дефолирующих лесах – 0.3, в техногенных редколесьях – 1.4. Известно, что в сосняках старших возрастов масса хвои может снижаться в результате процесса самоизреживания (Старцев, 2005; Усольцев, 2001). В более молодых средневозрастных дефолирующих лесах по сравнению с приспевающими древостоями фоновых условий более выражены процессы формирования хвои, несмотря на влияние загрязнения: масса хвои текущего года составляет  $1.2 \text{ т га}^{-1}$ , против  $0.7 \text{ т га}^{-1}$  на фоновой территории. Значительное увеличение отношения опада хвои к ее приросту в техногенном редколесье в течение двадцати лет, а также возрастание отношения опада хвои к общей биомассе хвои в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях за 20 лет (Рисунок 3.1) свидетельствуют о преобладании процесса дефолиации над продукцией этих в древостоях в связи с длительным воздействием воздушного загрязнения.

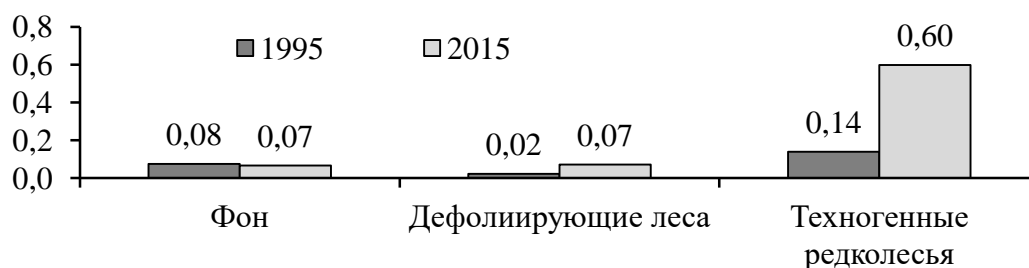


Рисунок 3.1 – Отношение массы опада хвои сосны к общей биомассе хвои (сумма многолетней хвои и текущего года) в сосняках на разных стадиях дигрессии в 1995 (по Лукина, Никонов, 1996) и 2015 гг.

#### ***3.4. Многолетняя динамика общей массы древесного опада и его фракций в сосновых лесах на разных стадиях техногенной дигрессии***

Анализ данных по многолетней динамике массы опада в сосняках на разных стадиях техногенной дигрессии за период 1995-2020 гг. (для анализа использовали данные по межкроновым пространствам без учета площади) показал, что в фоновых условиях не наблюдается четких тенденций к увеличению или уменьшению массы опада в связи со снижением техногенной нагрузки, тогда как в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях наблюдаются четкие тенденции к увеличению массы опада (Рисунок 3.2). Варьирование по годам массы опада в фоновых условиях можно объяснить изменчивостью погодных условий (Kouki, Hokkanen, 1992). Увеличение опада с годами в условиях загрязнения,



несмотря на снижение выбросов, может быть связано с ослаблением деревьев и преждевременным отмиранием отдельных органов, а также с повышением возраста древостоев.

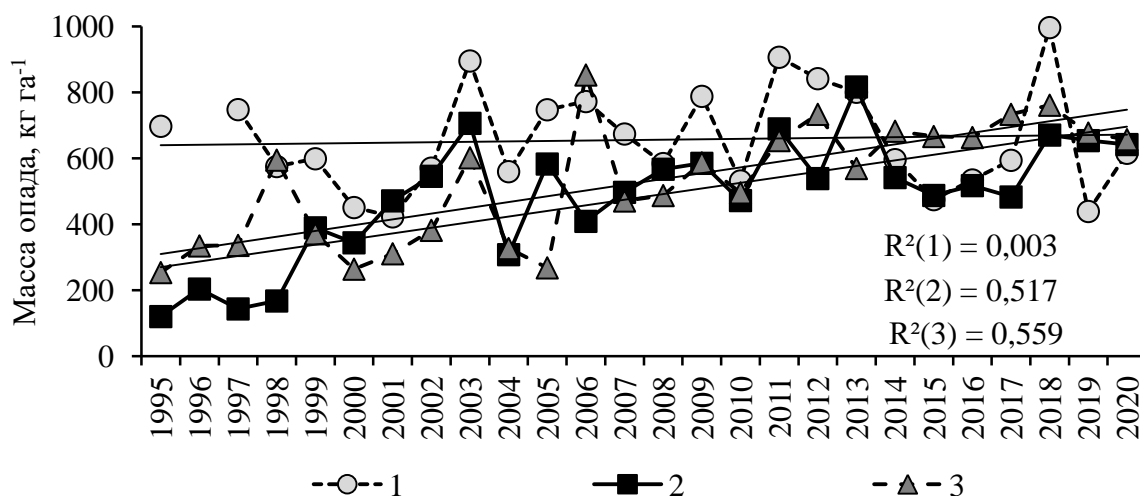


Рисунок 3.2 – Многолетняя динамика массы древесного опада сосновых лесов в междоусовых пространствах на разных стадиях техногенной дигрессии (1995-2020 гг.): 1 – фон, 2 – дефолирующие леса, 3 – техногенные редколесья

Изменчивость во времени проявляют также отдельные фракции опада. В фоновых условиях масса отдельных фракций, так же как и общая масса опада, не проявила закономерной тенденции к изменению за исследуемый период (Рисунок 3.3). Исключением можно считать фракцию «листья берёзы»: за период наблюдения произошло постепенное снижение количества их в опаде с 2006 по 2013 г., что, вероятно, может быть связано с выпадением берёзы из состава древостоя по естественным причинам. Наблюдаемые пики значений фракций «семена сосны» и «шишки сосны» предположительно могут быть связаны как с циклическими особенностями физиологии сосны, так и с погодными условиями: высокий урожай обычно обусловлен тёплой погодой предыдущих лет (Некрасова, 1957), а низкотемпературный стресс может приводить к полному опадению и гибели генеративных органов сосны (Козубов, 1974; Chung, 1981). Высокие значения массы опада хвои, коры и ветвей, вероятно, могут быть обусловлены действием опасных погодных явлений – сильными ветрами и метелями (Доклад..., 2015).

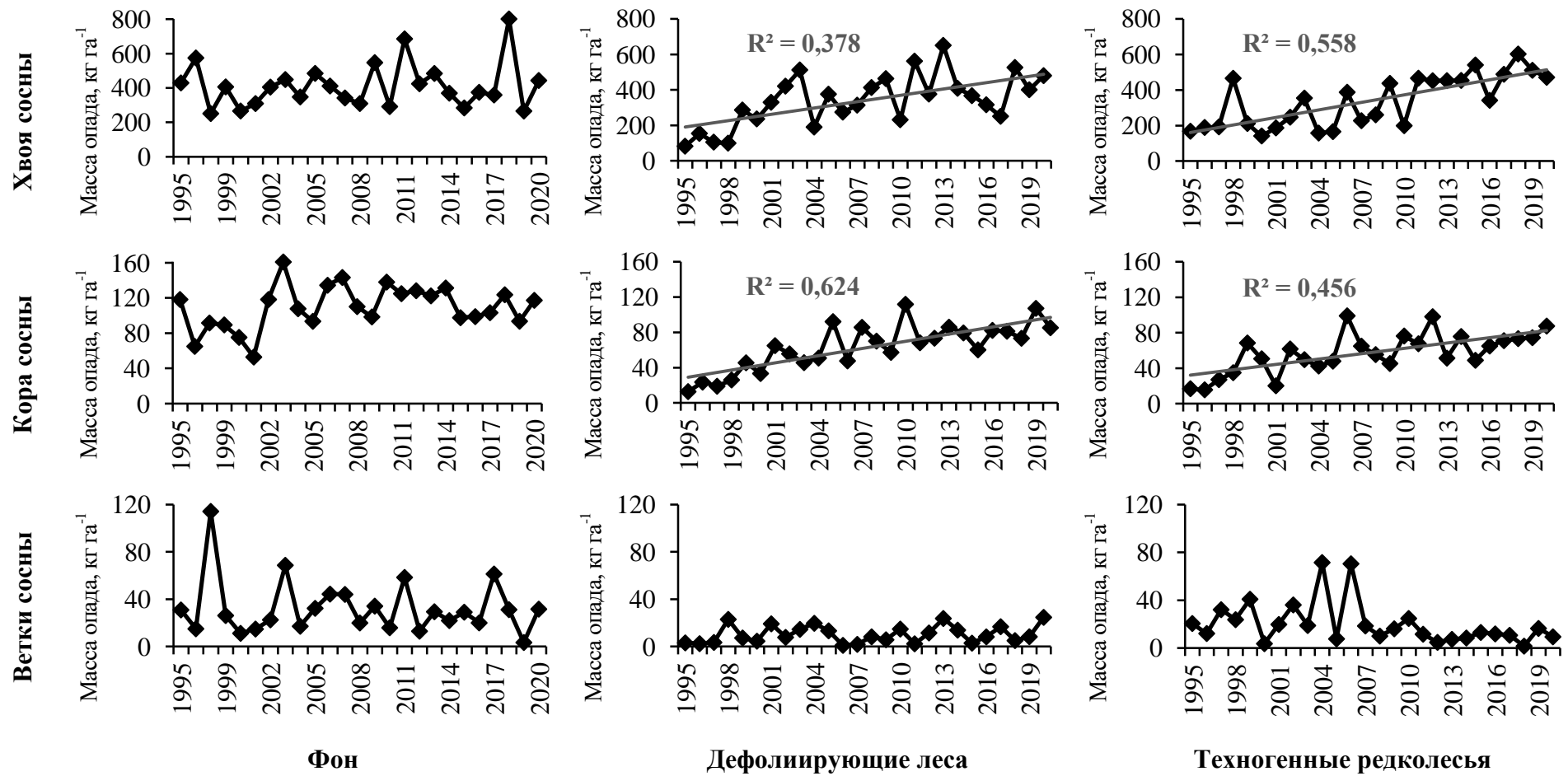


Рисунок 3.3 – Многолетняя динамика массы отдельных фракций древесного опада в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии (1995-2020 гг.) в межкروновых пространствах

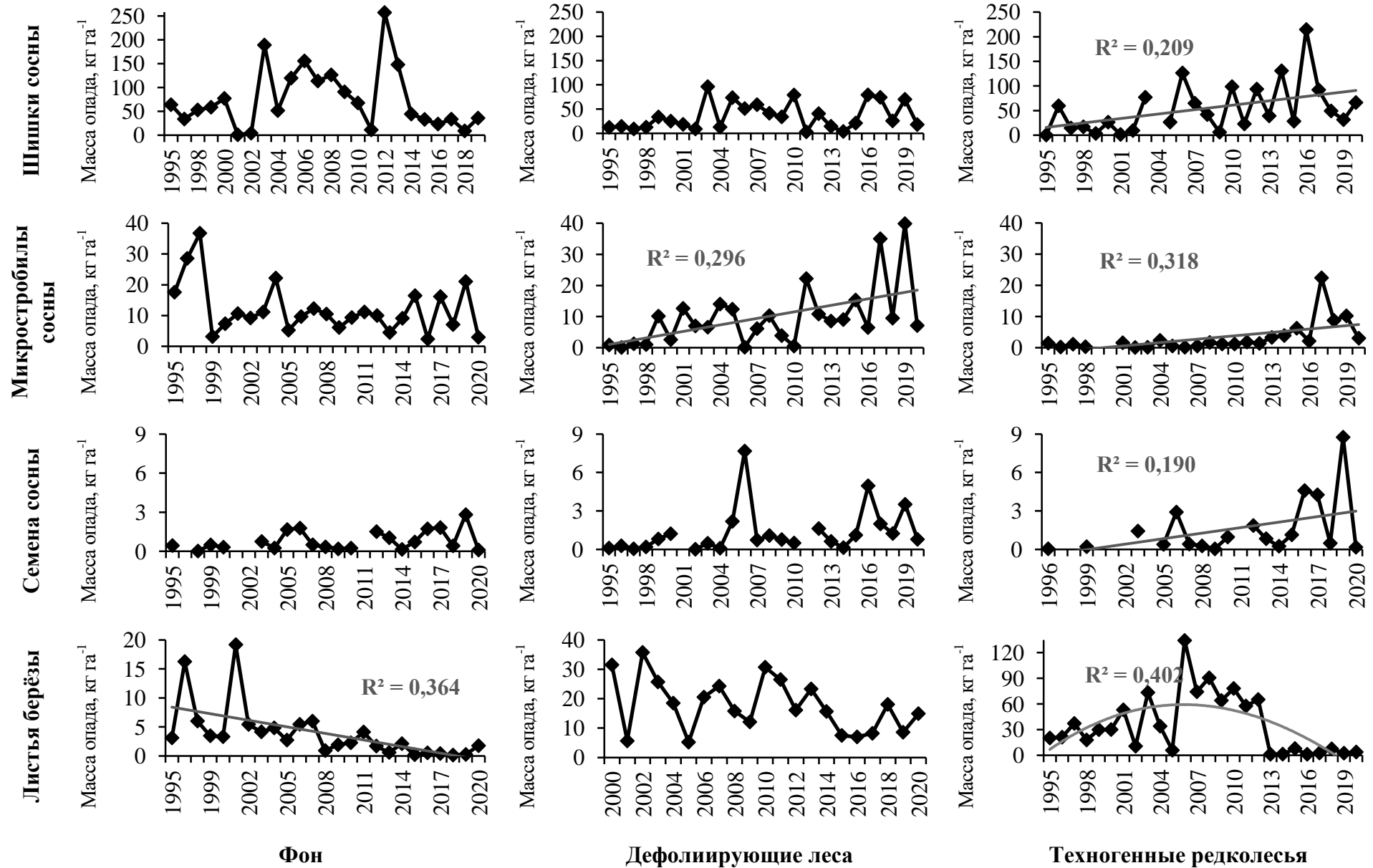


Рисунок 3.3 – Продолжение

В дефолирующих лесах и техногенных редколесьях наблюдаются тенденции увеличения массы основных фракций опада (хвоя и кора сосны) за 20 лет, что может быть обусловлено, с одной стороны, ослаблением деревьев, вызванным предыдущим многолетним воздействием загрязнения, а с другой стороны, увеличением возраста и фитомассы древостоев. Значительная масса семян сосны в 2006 г. в опаде, так же как и в фоновых условиях, может быть обусловлена высоким урожаем в этом году, что подтверждается литературными данными (Макарова и др., 2010) и, вероятно, связана с благоприятными температурными условиями предыдущих лет.

В техногенном редколесье наблюдается резкое возрастание массы листьев берёзы в период 2006-2012 гг., а затем происходит снижение. Такое массовое опадение листьев на протяжении нескольких лет, предположительно, может быть связано с усыханием берёзы. Увеличение массы генеративных органов сосны связывают как с естественными факторами, так и нарушением физиологических процессов: воздействие поллютантов инициирует преждевременное старение организма и резкое увеличение количества женских шишек, соответствующее урожайным годам, после чего наблюдается длительная депрессия семеношения (Lorenc-Plucinska et al., 2003).

### ***3.5. Сезонная изменчивость поступления древесного опада***

Количество поступающего древесного опада в сосновых лесах изменяется в зависимости от сезона года: в летние месяцы доля от годового поступления опада составила в среднем 75%, в зимние – 25%, что в целом согласуется с результатами предыдущих исследований (Цветков В., Цветков И., 2003). Сравнение средних значений массы фракций опада показало, что в фоновых условиях в период с июня по сентябрь преобладают хвоя, кора и шишки сосны, в меньшем количестве представлены ветки и микростробилы (Рисунок 3.4). За период с октября по май доминируют хвоя, кора и ветки сосны, а самый низкий вклад у шишек. При этом в опаде периода «июнь-сентябрь» доля хвои, шишек и микростробил выше, чем в опаде холодного периода года. Напротив, в осенне-зимнем опаде, по сравнению с летним, выше доля коры и ветвей сосны, а также листьев берёзы.

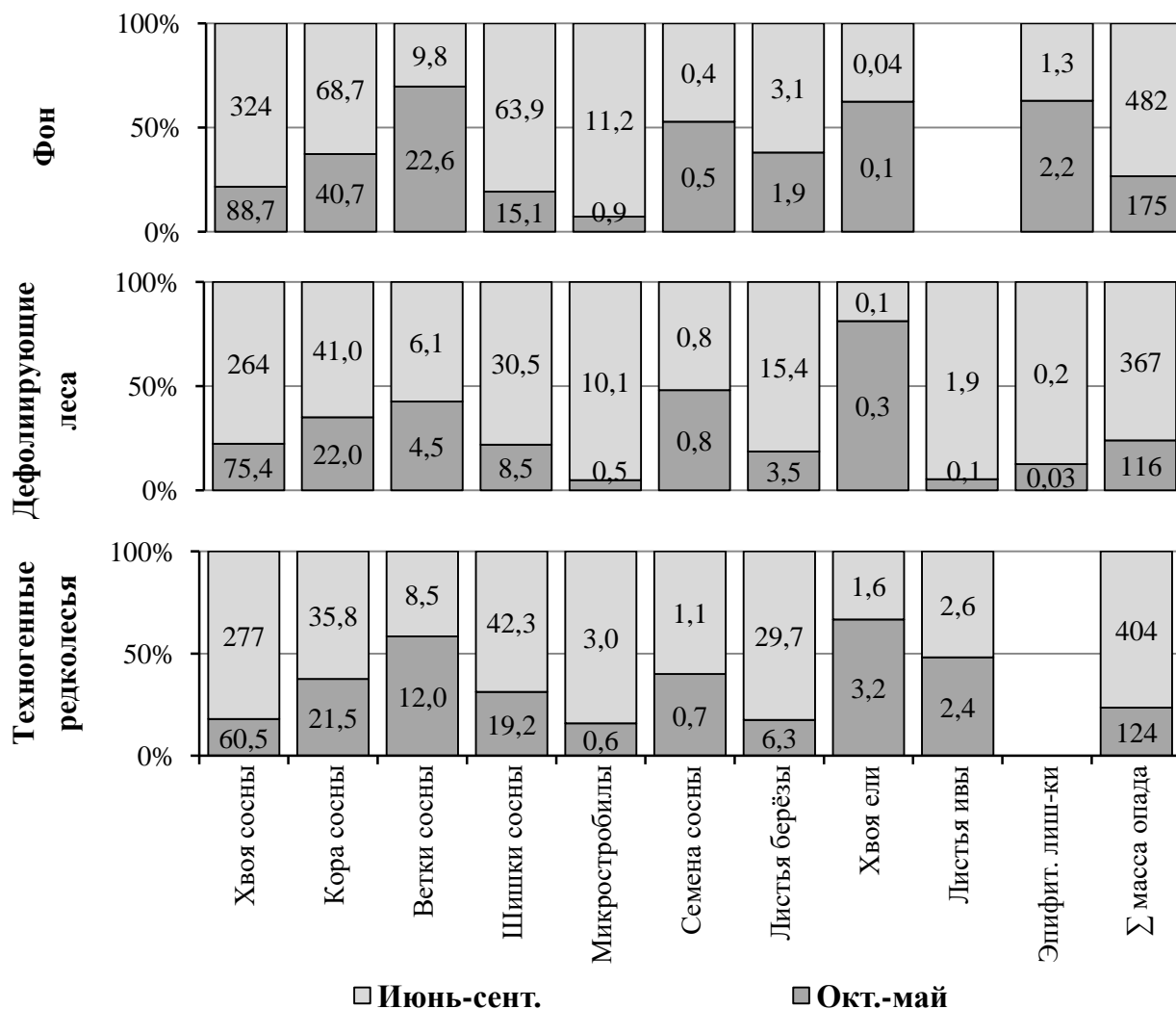


Рисунок 3.4 – Среднегодовое поступление фракций древесного опада по сезонам отбора на разных стадиях дигрессии за период 1995-2020 гг. в межкروновых пространствах. На диаграммах обозначены средние значения массы для сезонов отбора в кг га<sup>-1</sup>

В дефолирующих лесах и техногенных редколесьях преобладание тех или иных фракций в опаде также проявляет сезонность. По средним значениям массы основу в древесном опаде холодного времени года составляют хвоя и кора сосны, в летнем – к хвое и коре добавляются шишки сосны и листья берёзы. Причем доля хвои, шишек и микростробил сосны, а также листьев берёзы в «летнем» опаде превышает их долю в зимнем, как и в фоновых условиях. В холодный период года доля коры и ветвей сосны больше, чем в теплый, что, возможно, связано с погодными особенностями – ветви могут обламываться под снеговыми массами.

Кроме того, в многолетней динамике поступления опада в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях наблюдаются сходные тенденции увеличения общей массы опада и массы опада хвои и коры сосны по сезонам отбора (Рисунки 3.5-3.6), что может быть связано

как с ослаблением деревьев из-за продолжительного влияния загрязнения в предыдущие годы, так и с увеличением возраста и повышением продуктивности древостоев. На протяжении всего периода наблюдений общая масса опада периода «июнь-сентябрь» была выше массы опада периода «октябрь-май». В фоновых условиях общая масса древесного опада за оба периода отбора не проявила тенденции возрастания или снижения значений массы за рассматриваемый период.

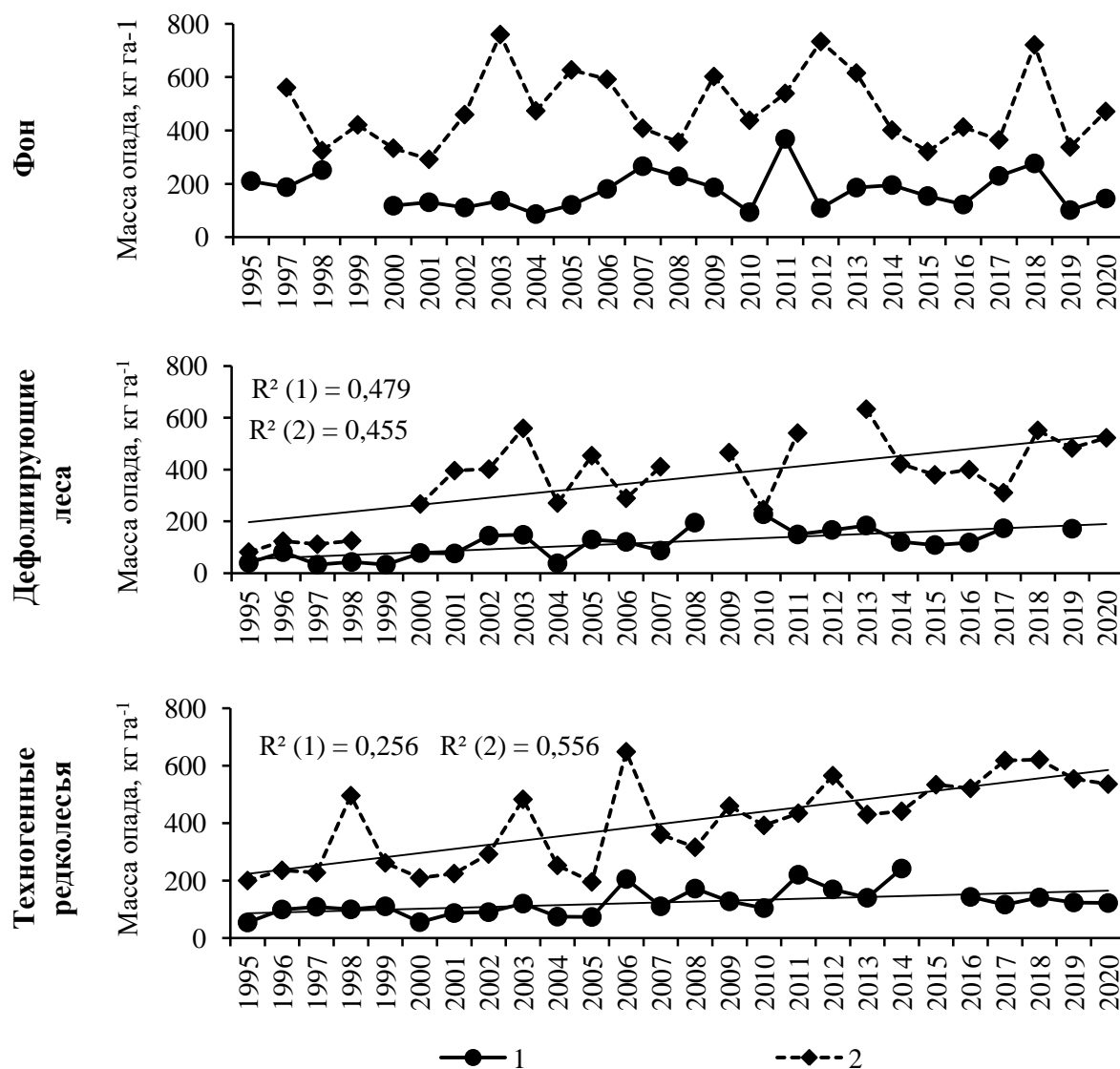


Рисунок 3.5 – Сезонная динамика массы древесного опада сосновых лесов в межкروновых пространствах на разных стадиях техногенной дигрессии (1995-2020 гг.): 1 – октябрь-май, 2 – июнь-сентябрь

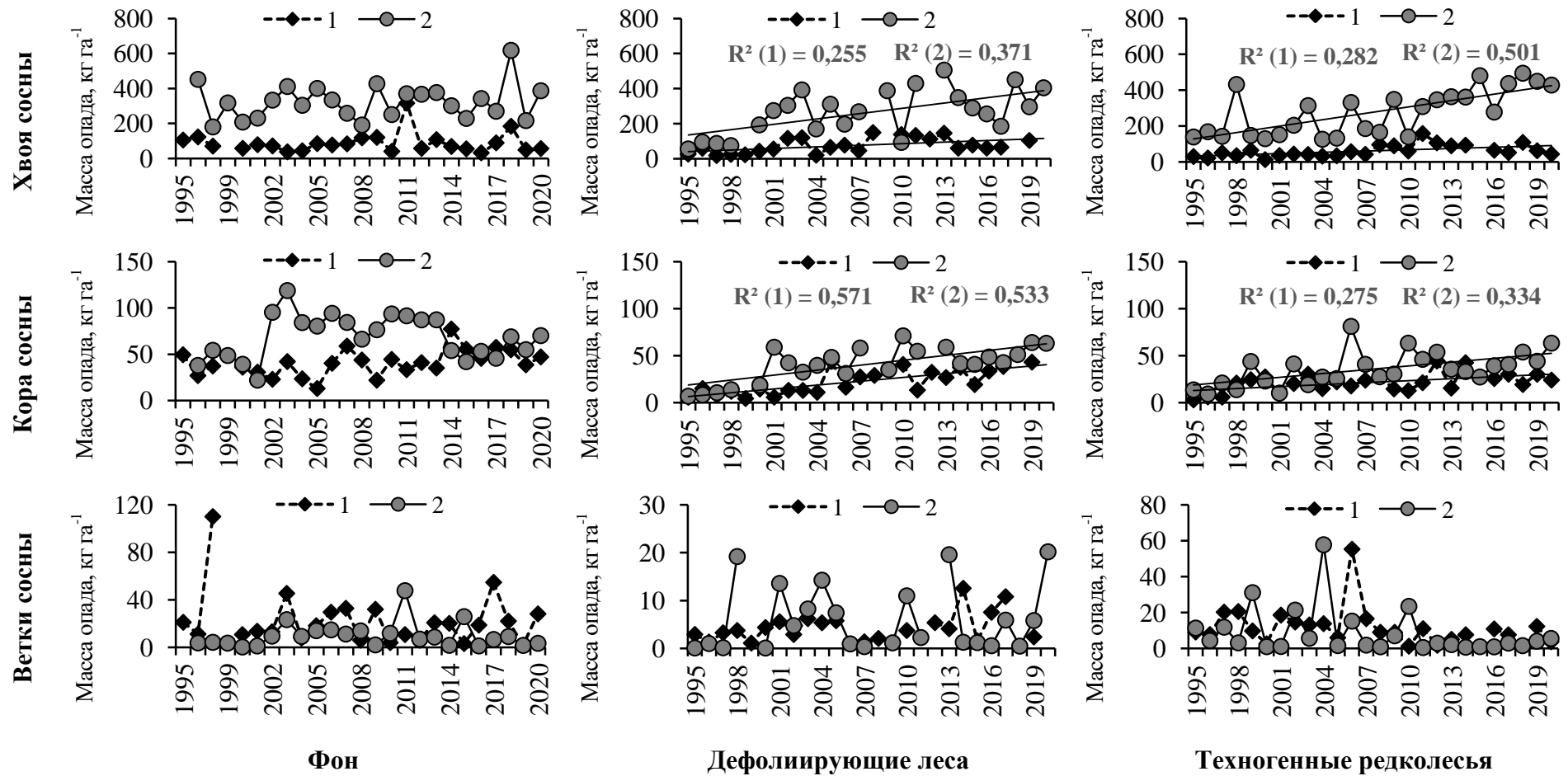


Рисунок 3.6 – Сезонная динамика фракций древесного опада сосновых лесов в межкروновых пространствах на разных стадиях техногенной дигрессии (1995-2020 гг.): 1 – октябрь-май, 2 – июнь-сентябрь

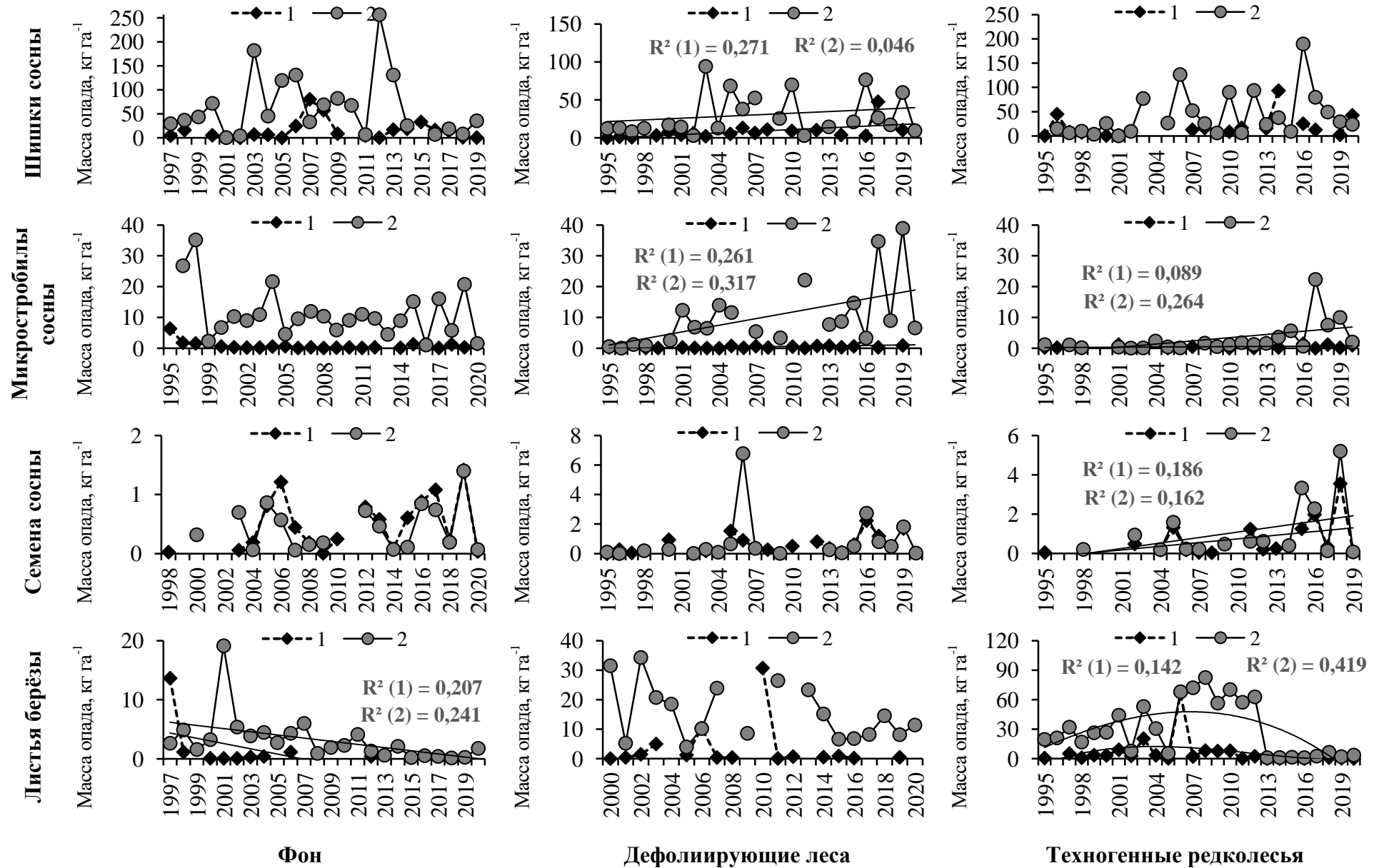


Рисунок 3.6 – Продолжение.



Таким образом, сезонная динамика фракционного состава опада сосны в фоновых условиях и условиях воздушного промышленного загрязнения имеет общий характер.

### ***3.6. Внутробиогеоценотическая изменчивость поступления древесного опада***

Проективное покрытие крон деревьев по результатам картирования в сосняках в фоновых условиях составляет в среднем 38%, в дефолирующих лесах – 53%, а в техногенном редколесье – 31%. В более молодых дефолирующих лесах процессы естественного изреживания не выражены как в фоновых условиях, тогда как в техногенных редколесьях малая плотность древостоя обусловлена гибелью деревьев, вызванной влиянием высокого уровня загрязнения в предыдущие годы.

Анализ данных общей массы древесного опада и отдельных фракций с учетом доли площадей подкروновых и междоусовых пространств за период 2014-2020 гг. показал, что суммарная масса опада в среднем за этот период в фоновых условиях, дефолирующих лесах и техногенных редколесьях сопоставима, что отличается от тех результатов, которые получаются при расчете без учета опада подкроновых пространств (Таблица 3.6).

По среднегодовым значениям основную массу опада в фоновых условиях и дефолирующих лесах составляют хвоя, ветки, кора и шишки сосны, в техногенных – хвоя, кора и шишки сосны. Масса опада хвои в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях намного превышает фоновые значения, что может быть обусловлено большей фитомассой хвои сосны в более молодом (по сравнению с фоновым) древостое в дефолирующих лесах (Иванова, Лукина, 2017) и долговременным влиянием воздушного загрязнения как в дефолирующих лесах, так и в редколесьях. При этом доля опада хвои сосны в общей массе древесного опада максимальна в редколесьях – 61%, а в дефолирующих лесах и фоновых условиях сопоставима – 54 и 52%, соответственно. Статистический анализ показал, что масса листьев берёзы в дефолирующих лесах выше, чем в фоновых условиях и техногенных редколесьях ( $p < 0.05$ ), что можно объяснить различиями в структуре древостоя – в составе древостоев дефолирующих лесов больше вклад берёзы (Таблица 2.2). Кроме того, в редколесьях масса шишек в опаде существенно выше, чем в сосняках фоновых условий, а масса коры и веток сосны – ниже ( $p < 0.05$ ), что может быть обусловлено ослаблением деревьев и преждевременным отмиранием отдельных органов, вызванными многолетним воздействием загрязнения.

Таблица 3.6 – Среднегодовые значения массы фракций древесного опада сосновых лесов на разных стадиях дигрессии с учетом внутрибиогеоценотического варьирования (за период 2014–2020 гг., кг га<sup>-1</sup>)

|                              | Фон             | Дефолирующие леса | Техногенные редколесья |
|------------------------------|-----------------|-------------------|------------------------|
| Хвоя сосны                   | 476.9* ± 80.2** | 698.8 ± 85.3      | 693.1 ± 50.0           |
| Кора сосны                   | 169.8 ± 6.3     | 211.4 ± 10.7      | 117.5 ± 6.1            |
| Ветки сосны                  | 150.9 ± 48.2    | 160.6 ± 45.2      | 33.4 ± 5.2             |
| Шишки сосны                  | 75.1 ± 17.8     | 146.2 ± 28.7      | 205.4 ± 49.9           |
| Микростробилы                | 13.7 ± 3.4      | 38.1 ± 9.9        | 30.1 ± 6.9             |
| Семена сосны                 | 1.3 ± 0.4       | 2.1 ± 0.7         | 3.5 ± 1.4              |
| Хвоя ели                     | 0.02 ± 0.01     | 0.2 ± 0.1         | 0.03 ± 0.01            |
| Листья берёзы                | 0.8 ± 0.3       | 20.5 ± 2.1        | 2.4 ± 0.7              |
| Семена берёзы                | 0.1 ± 0.1       | 0.2 ± 0.2         | 0.7 ± 0.5              |
| Эпифитные лишайники          | 16.3 ± 2.4      | -                 | -                      |
| Верхушечные побеги           | -               | 0.6 ± 0.1         | 0.04                   |
| Неидентифицированные остатки | 13.6 ± 0.8      | 21.8 ± 1.7        | 26.3 ± 5.1             |
| Суммарная масса опада        | 918.5 ± 93.4    | 1299.9 ± 106.6    | 1112.0 ± 56.6          |

Примечание: \* – среднее значение, \*\* – стандартная ошибка, «-» – нет значения

Оценка пространственного распределения поступления опада показала, что в сосняках фоновых условий, дефолирующих лесов и редколесий по средним значениям в подкروновых пространствах в опаде преобладает хвоя сосны, меньше – веток, шишек и коры (Рисунок 3.7), тогда как между крон деревьев в опаде наблюдается значительное количество хвои сосны по сравнению с другими фракциями. Примечательно, что доля хвои сосны в опаде межкروновых пространств значительно больше, чем под кронами: в фоновых условиях 68 и 41%, в дефолирующих лесах – 68 и 50%, в редколесьях – 70 и 56%, соответственно.

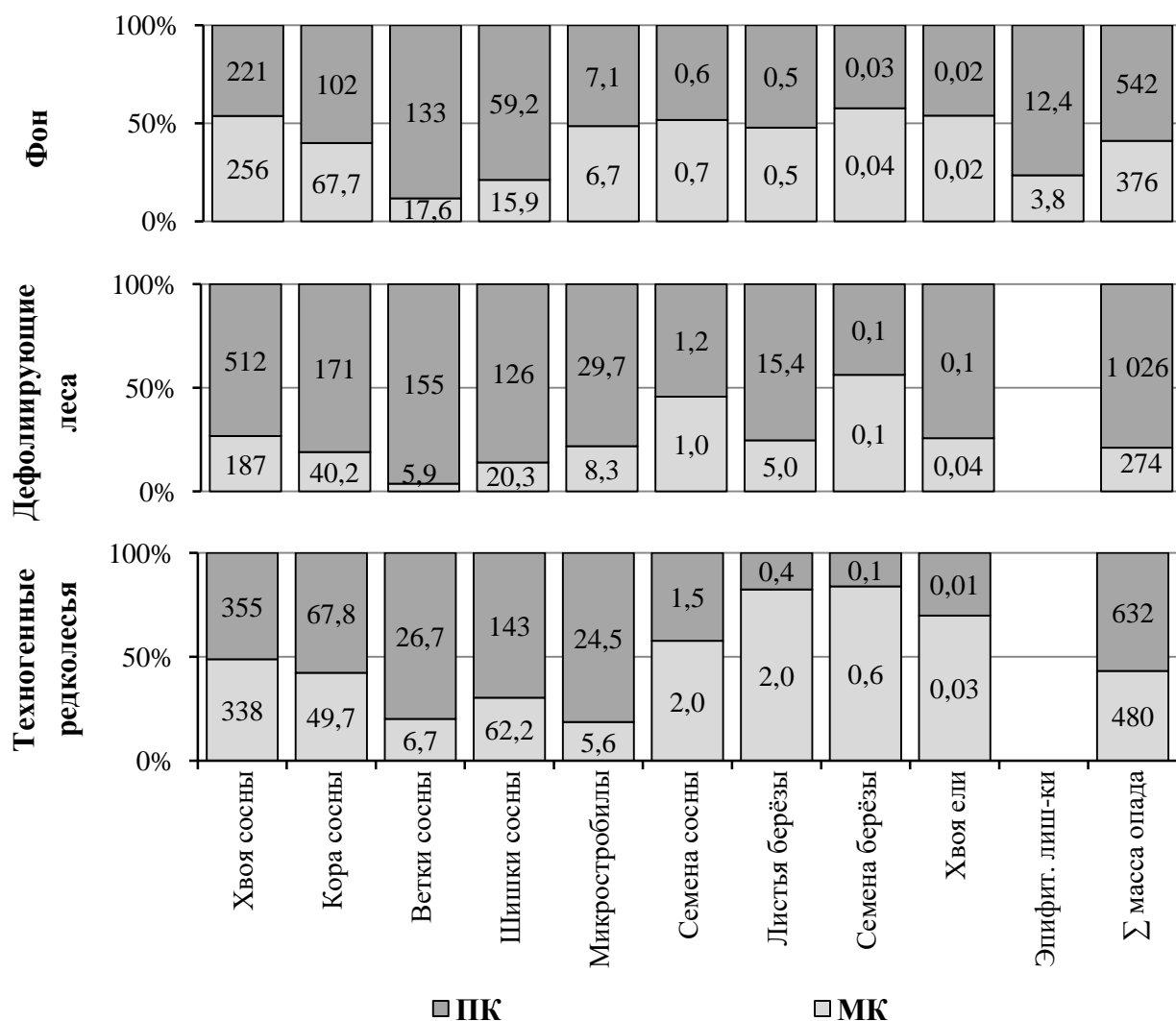


Рисунок 3.7 – Внутрибиогеоценотическое распределение древесного опада в сосновых лесах на разных стадиях техногенной дигрессии: ПК – подкروновые пространства, МК – межкروновые пространства; на диаграммах обозначены средние значения массы в ПК и МК пространствах в кг га<sup>-1</sup>

Статистический анализ сравнения стадий дигрессии показал, что в сосняке фоновых условий между крон деревьев опадает больше коры, чем в сосняках, подверженных влиянию воздушного загрязнения ( $p < 0.05$ ). При этом в подкроновых пространствах дефолирующих лесов опадает больше хвои и коры сосны, в редколесьях – шишек ( $p < 0.05$ ), по сравнению с фоновыми условиями, что связано с ослаблением деревьев, вызванным длительным воздействием загрязняющих веществ. Общая масса листьев берёзы в дефолирующих лесах выше, чем в фоновых условиях и техногенных редколесьях ( $p < 0.05$ ), что объясняется большей представленностью берёзы в древостоях дефолирующих лесов.

### **Выводы**

1. Несмотря на то, что в условиях загрязнения ассимилирующие органы сосны обыкновенной стареют и опадают преждевременно и интенсивно, по среднегодовым значениям в межкроновых пространствах общая масса опада и масса его основных фракций (хвои, коры, шишек сосны) в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях ниже, чем в сосняках фоновых условий, отличающихся более высокими возрастом древостоя и его фитомассой.

2. В дефолирующих лесах и техногенных редколесьях по сравнению с фоновыми условиями в древесном опаде увеличивается масса фракций листьев и семян берёзы, что в дефолирующих лесах связано с возрастанием вклада берёзы в состав древостоя и подроста, а в условиях техногенного редколесья свидетельствует об усыхании берёзы в период 2006-2012 гг.

3. Результаты корреляционного анализа показали, что многолетние вариации уровня техногенного загрязнения наиболее тесно связаны с общей массой опада в древостоях дефолирующих лесов, тогда как увеличение возраста древостоев на 20 лет – с размерами опада в древостоях и дефолирующих лесов, и техногенных редколесий. Анализ по объединенным матрицам для всех пробных площадей показал, что размер общего опада сосняков Кольского полуострова в период исследований отрицательно связан с размерами выбросов  $Ni$  и  $SO_2$  комбинатом «Североникель».

4. Многолетняя динамика общей массы, а также основных фракций древесного опада (хвоя и кора сосны) демонстрирует четкие тенденции к увеличению массы опада в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях, что, несмотря на происходящее снижение выбросов, связано с ослаблением деревьев и преждевременным отмиранием отдельных органов деревьев, а также с повышением возраста и, соответственно, общей фитомассы древостоев.

5. Сосновые древостои, подверженные влиянию воздушного загрязнения, менее продуктивны, чем сосняки в фоновых условиях. Значительное увеличение отношения опада хвои к ее приросту в техногенном редколесье, а также возрастание отношения опада хвои к общей биомассе хвои в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях в 2015 году по сравнению с 1995 г. свидетельствуют об интенсификации процесса дефолиации в связи с длительным воздействием воздушного загрязнения.

6. Древесный опад характеризуется значительной сезонной изменчивостью, проявляя сходные тенденции в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении: в период с июня по сентябрь преобладают хвоя, кора и шишки сосны, зимой увеличивается вклад коры и ветвей, обусловленный механическим воздействием снеговых масс. В многолетней динамике в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях наблюдаются сходные тенденции увеличения общей массы опада по сезонам отбора, что может быть связано как с ослаблением

деревьев из-за продолжительного влияния загрязнения в предыдущие годы, так и с увеличением возраста и, соответственно, фитомассы древостоев.

7. Внутрибиогеоценотическая пространственная изменчивость размеров и фракционного состава опада имеет общие черты в фоновых условиях и при различных уровнях загрязнения: под кронами в опаде преобладает хвоя сосны, менее представлены ветки, шишки и кора, между крон деревьев преобладает хвоя сосны. Структура и возраст древостоя, а также влияние аэротехногенного загрязнения выбросами медно-никелевого комбината приводят к изменениям пространственного варьирования его поступления на почву. Под кронами дефолирующих лесов опадает больше хвои и коры сосны, в редколесьях – шишек, по сравнению с фоновыми условиями, что связано с различиями в состоянии деревьев на разных стадиях дигрессии. Высокие значения массы опада листьев берёзы в дефолирующих лесах, как под кронами деревьев, так и между крон, связаны с большей представленностью берёзы в составе древостоя.

## ГЛАВА 4 ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА

Изменчивость элементного состава листового/хвойного опада деревьев представляет интерес для понимания закономерностей циклов элементов и почвообразования (Wood et al., 2006; Wood et al., 2009; Осипов, 2017; Meier et al., 2005; Vesterdal et al., 2012). Химический состав свежего древесного опада определяет его качество для организмов-деструкторов, влияет на скорость разложения и изменение химического состава растительных остатков в процессе минерализации (Berg, 2000; Zhang et al., 2008; Wardle et al., 2003; Rahman et al., 2013; Tu et al., 2014; Lukina et al., 2017; Иванова и др., 2019; De Marco et al., 2007). В свою очередь, он зависит от видового состава и возраста древостоя, топографии местности (Aponte et al., 2013; Боев и др., 2018; Jonczak, Parzych, 2014; Neumann et al., 2018; Becker et al., 2018; Ukonmaanaho et al., 2008; Preston et al., 2006; Trap et al., 2013; Бессонова и др., 2017). В разные годы показано, что атмосферное загрязнение в лесных экосистемах приводит к нарушению процессов ретранслокации элементов внутри деревьев (Лукина, Никонов 1996, 1998; Nieminen, Helmisaari, 1996; Rautio et al., 1998a; Steinnes et al., 2000; Kiikkilä, 2003; Тарханов, 2009; Ярмишко, Лянгузова, 2013; Сухарева, Лукина, 2014; Vacek et al., 2016). В данной главе дается оценка влияния аэротехногенного загрязнения на химический состав опада хвои сосны с учетом внутрибиогеоценотической и сезонной изменчивости в сосновых лесах на северном пределе распространения.

### ***4.1. Химический состав опада хвои сосны в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении***

В сосновых лесах, формирующихся в фоновых условиях, опад хвои сосны характеризуется относительно высоким содержанием Mg, Mn и Zn и низким – Al, Fe, Ni, Cu, S ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.2).

Как показывают результаты дисперсионного анализа, воздушное загрязнение оказывает наиболее существенное влияние на содержание в опаде хвои сосны обыкновенной Mn, Ni, Cu, S, Fe – коэффициент детерминации  $R^2$  для них варьирует от 0.4 до 0.7 ( $p < 0.05$ ); меньше – на содержание P, Ca, Al, Mg и величину соотношения C:P – коэффициент  $R^2$  составил 0.2-0.3 ( $p < 0.05$ ). В меньшей степени влияние аэротехногенного загрязнения проявилось для Zn и соотношения N:P,  $R^2$  для них оказался равен 0.1 (Таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Оценка влияния аэротехногенного загрязнения (через стадии дигрессии), внутрибиогеоценотической и сезонной изменчивости на параметры химического состава опада ассимилирующих органов сосны обыкновенной

| Фактор                               |                        | Параметр        |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |             |                  |             |                 |             |
|--------------------------------------|------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------|------------------|-------------|-----------------|-------------|
|                                      |                        | Ca              | Mg              | K               | Al              | Fe              | Mn              | Zn              | Ni              | Cu              | S               | P               | N           | C <sub>орг</sub> | C:N         | C:P             | N:P         |
| Стадии дигрессии<br>n=99-111         | R <sup>2</sup>         | <b>0.26</b>     | <b>0.18</b>     | 0.01            | <b>0.20</b>     | <b>0.37</b>     | <b>0.71</b>     | <b>0.10</b>     | <b>0.70</b>     | <b>0.63</b>     | <b>0.47</b>     | <b>0.29</b>     | 0.03        | 0.01             | 0.03        | <b>0.26</b>     | <b>0.08</b> |
|                                      | p                      | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.75            | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.21        | 0.54             | 0.28        | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.01</b> |
| ВнутриБГЦ<br>изменчивость<br>n=32-34 | Фон                    |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |             |                  |             |                 |             |
|                                      | R <sup>2</sup>         | 0.11            | <0.01           | <b>0.28</b>     | 0.04            | <b>0.20</b>     | <0.01           | <b>0.34</b>     | <b>0.23</b>     | <b>0.17</b>     | 0.01            | <b>0.14</b>     | 0.05        | 0.02             | 0.01        | 0.11            | 0.02        |
|                                      | p                      | 0.06            | 0.76            | <b>&lt;0.01</b> | 0.27            | <b>0.01</b>     | 0.81            | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.02</b>     | 0.55            | <b>0.03</b>     | 0.21        | 0.42             | 0.51        | 0.06            | 0.40        |
|                                      | Дефолирующие леса      |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |             |                  |             |                 |             |
|                                      | R <sup>2</sup>         | <b>0.45</b>     | <b>0.31</b>     | <b>0.17</b>     | <0.01           | 0.01            | <b>0.18</b>     | 0.10            | 0               | <0.01           | <b>0.14</b>     | <b>0.35</b>     | <b>0.15</b> | <0.01            | <b>0.13</b> | <b>0.31</b>     | 0.01        |
|                                      | p                      | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.02</b>     | 0.76            | 0.59            | <b>0.02</b>     | 0.07            | 1.00            | 0.92            | <b>0.03</b>     | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.03</b> | 0.93             | <b>0.04</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.71        |
|                                      | Техногенные редколесья |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |             |                  |             |                 |             |
|                                      | R <sup>2</sup>         | <b>0.30</b>     | <0.01           | 0.08            | <0.01           | 0.01            | 0.08            | <0.01           | 0.01            | 0.04            | <0.01           | 0.08            | <0.01       | <0.01            | <0.01       | 0.09            | 0.07        |
|                                      | p                      | <b>&lt;0.01</b> | 0.85            | 0.12            | 0.73            | 0.66            | 0.11            | 0.71            | 0.61            | 0.26            | 0.73            | 0.12            | 0.86        | 0.77             | 0.83        | 0.10            | 0.13        |
| Сезонная<br>изменчивость<br>n=32-34  | Фон                    |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |             |                  |             |                 |             |
|                                      | R <sup>2</sup>         | <b>0.21</b>     | 0               | <0.01           | 0.05            | <b>0.49</b>     | <b>0.57</b>     | <b>0.22</b>     | <0.01           | <b>0.26</b>     | <b>0.14</b>     | <b>0.29</b>     | 0.08        | 0.01             | 0.02        | <b>0.23</b>     | 0.02        |
|                                      | p                      | <b>0.01</b>     | 0.98            | 0.84            | 0.20            | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.01</b>     | 0.73            | <b>&lt;0.01</b> | <b>0.030</b>    | <b>&lt;0.01</b> | 0.10        | 0.59             | 0.46        | <b>&lt;0.01</b> | 0.42        |
|                                      | Дефолирующие леса      |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |             |                  |             |                 |             |
|                                      | R <sup>2</sup>         | <b>0.19</b>     | 0.03            | <0.01           | <b>0.17</b>     | <b>0.74</b>     | <b>0.51</b>     | <b>0.39</b>     | <b>0.87</b>     | <b>0.66</b>     | 0.12            | 0.01            | 0.11        | 0.08             | 0.06        | 0.01            | <b>0.20</b> |
|                                      | p                      | <b>0.01</b>     | 0.32            | 0.87            | <b>0.02</b>     | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.05            | 0.57            | 0.06        | 0.11             | 0.17        | 0.63            | <b>0.01</b> |
|                                      | Техногенные редколесья |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |                 |             |                  |             |                 |             |
|                                      | R <sup>2</sup>         | 0.06            | <b>0.34</b>     | <b>0.26</b>     | <0.01           | <b>0.43</b>     | <b>0.35</b>     | <b>0.65</b>     | <b>0.67</b>     | <b>0.47</b>     | 0.01            | 0.09            | 0.10        | 0.04             | 0.03        | 0.04            | <0.01       |
|                                      | p                      | 0.16            | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.76            | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | <b>&lt;0.01</b> | 0.52            | 0.08            | 0.07        | 0.28             | 0.36        | 0.25            | 0.70        |

Примечание: R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, показывающий вклад фактора в дисперсию параметра, p – вероятность ошибки 1-го рода,

ВнутриБГЦ изменчивость – внутрибиогеоценотическая изменчивость

Таблица 4.2 – Химический состав опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии (n=32-38)

| Параметр         |                     | V-критерий |       |       | Среднее |      |      | Стандартное отклонение |     |     | Общее среднее | Общее стандартное отклонение | <i>p</i> |       |       |
|------------------|---------------------|------------|-------|-------|---------|------|------|------------------------|-----|-----|---------------|------------------------------|----------|-------|-------|
|                  |                     | Ф          | Д     | Р     | Ф       | Д    | Р    | Ф                      | Д   | Р   |               |                              | Ф        | Д     | Р     |
| Ca               | мг кг <sup>-1</sup> | -0.40      | -4.40 | 4.77  | 4398    | 3875 | 5056 | 1154                   | 584 | 591 | 4448          | 950                          | 0.69     | <0.01 | <0.01 |
| Mg               |                     | 3.18       | -4.24 | 1.02  | 445     | 311  | 407  | 162                    | 111 | 80  | 389           | 134                          | <0.01    | <0.01 | 0.31  |
| K                |                     | -0.09      | 0.70  | -0.60 | 684     | 725  | 658  | 198                    | 505 | 389 | 689           | 380                          | 0.93     | 0.49  | 0.55  |
| Al               |                     | -4.67      | 2.15  | 2.56  | 376     | 549  | 558  | 72                     | 167 | 237 | 493           | 191                          | <0.01    | 0.03  | 0.01  |
| Fe               |                     | -4.93      | -1.01 | 5.97  | 135     | 213  | 356  | 65                     | 125 | 159 | 234           | 153                          | <0.01    | 0.31  | <0.01 |
| Mn               |                     | 7.42       | 0.44  | -7.90 | 1072    | 755  | 367  | 282                    | 126 | 99  | 734           | 347                          | <0.01    | 0.66  | <0.01 |
| Zn               |                     | 2.48       | 0.67  | -3.15 | 941     | 776  | 426  | 902                    | 559 | 332 | 715           | 671                          | 0.01     | 0.50  | <0.01 |
| Ni               |                     | -5.61      | -3.02 | 8.64  | 4       | 69   | 387  | 3                      | 22  | 193 | 153           | 202                          | <0.01    | <0.01 | <0.01 |
| Cu               |                     | -5.72      | -2.36 | 8.11  | 2       | 20   | 78   | 2                      | 6   | 43  | 33            | 41                           | <0.01    | 0.02  | <0.01 |
| S                |                     | -6.00      | 0.24  | 5.80  | 207     | 411  | 597  | 187                    | 187 | 141 | 403           | 235                          | <0.01    | 0.81  | <0.01 |
| P                |                     | -0.72      | 5.23  | -4.47 | 307     | 371  | 267  | 79                     | 68  | 51  | 314           | 79                           | 0.47     | <0.01 | <0.01 |
| N                |                     | 0.30       | 1.38  | -1.65 | 3434    | 3599 | 3156 | 1203                   | 973 | 932 | 3393          | 1053                         | 0.77     | 0.17  | 0.10  |
| C <sub>орг</sub> | %                   | 0.36       | 0.74  | -1.10 | 57      | 57   | 56   | 4                      | 7   | 4   | 57            | 5                            | 0.72     | 0.46  | 0.27  |
| C:N              |                     | 1.28       | -1.48 | 0.19  | 210     | 173  | 196  | 143                    | 57  | 55  | 193           | 96                           | 0.20     | 0.14  | 0.85  |
| C:P              |                     | 0.70       | -4.76 | 4.02  | 1982    | 1618 | 2199 | 491                    | 268 | 418 | 1937          | 467                          | 0.48     | <0.01 | <0.01 |
| N:P              |                     | 0.65       | -2.80 | 2.10  | 11      | 10   | 12   | 4                      | 2   | 3   | 11            | 3                            | 0.52     | 0.01  | 0.04  |

Примечание: Ф – фоновые леса, Д – дефолирующие леса, Р – техногенные редколесья, *p* – вероятность ошибки 1-го рода при расчете V-критерия



В сосняках, подверженных влиянию воздушного промышленного загрязнения, наблюдаются изменения в элементном составе опада хвои. В дефолирующих лесах опад отличается самым низким содержанием Ca и Mg, что соответствует закономерностям, выявленным для живой хвои в сходных условиях (Лукина, Никонов, 1998), но при этом высоким содержанием P ( $p < 0.05$ ). Обеднение опада хвои сосны элементами питания (Ca, Mg) и возрастание в нем содержания способного к ретранслокации фосфора можно объяснить влиянием воздушного загрязнения: вблизи металлургических предприятий возраст хвои на ветвях снижается по причине опадания её не только в фенологические сроки, нарушаются процессы ретранслокации подвижных элементов (Nieminen, Helmisaari, 1996; Rautio et al., 1998a; Лукина, Никонов, 1998; Никонов и др., 2004). Увеличение содержания P может быть связано и с повышенными концентрациями K и N как проявление связи в соотношении N:P:K – рост концентрации одного ведет к увеличению содержания других (Сазонова и др., 2005; Сазонова и др., 2011). Кальций и магний – менее подвижные элементы, и уменьшение их содержания может быть связано с их выщелачиванием еще из хвои на деревьях кислотными осадками (Лукина, Никонов, 1998). В техногенных редколесьях опад ассимилирующих органов сосны характеризуется высокими концентрациями Ca, Al, Fe, Ni, Cu, S и низкими – Mn, Zn и P ( $p < 0.05$ ). Повышение содержания тяжелых металлов – основных компонентов выбросов комбината «Североникель» (Ni, Cu, Fe), и снижение содержания Mn и Zn наблюдается также у живой хвои (Сухарева, 2013), и может объясняться проявлением антагонизма между этими элементами (Лукина и др., 2005; Steinnes et al., 2000; Rautio et al., 1998b), а также антагонизмом между Mn и Fe (Сухарева Лукина, 2014; Лукина, Никонов, 1996; Барбер, 1998; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В условиях загрязнения процессы перераспределения подвижных элементов нарушаются, что приводит к увеличению их содержания в ассимилирующих органах (Сухарева, 2013). Однако в хвойном опаде техногенных редколесий наблюдается низкое содержание фосфора, что, предположительно, может быть связано с его изначально дефицитным уровнем в хвое сосны (Сухарева, Лукина, 2014), а также может быть обусловлено антагонизмом с кальцием, как в еловой хвое на стадии интенсивной дефолиации (Лукина и др., 2008). Высокое содержание Ca в опаде хвои сосны, как и в живой, в техногенных редколесьях может быть связано с поглощением деревьями кальция из почвенных вод, сформированных в богатых этим элементом горизонтах, а также со значительной поверхностью мертвопокровных и лишенных подстилки, пылящих поверхностей минеральных почвенных горизонтов, богатых кальцием вблизи комбината. Вблизи комбината, где формируются техногенные редколесья, почвообразующие породы содержат габбро- и габбронориты, богатые основными катионами (Лукина, Никонов, 1996; Лукина, Никонов, 1998; Ананьева и др., 2012; Лукина и др., 2008).

Воздушное загрязнение в значительной степени влияет на величину соотношения С:Р и в меньшей – N:Р, характеризующих качество растительного материала для почвенной биоты, в том числе микроорганизмов-деструкторов (Таблица 4.1). Согласно литературным данным соотношения С:Р и N:Р в опаде сосновой хвои *Pinus banksiana* Lamb. в Канаде составили 391 и 10, соответственно (Moore et al., 2006). В хвойном опаде сосны обыкновенной на объектах наших исследований в фоновых условиях соотношения С:Р и N:Р составили в среднем 1982 и 11, соответственно. В дефолирующих лесах соотношения С:Р и N:Р имеют достоверно самые низкие значения, тогда как в техногенных редколесьях наблюдаются высокие значения данных соотношений. При сходном содержании азота и углерода в опаде (Таблица 4.2), это может объясняться большой разницей в концентрации фосфора – высокой в дефолирующих лесах и низкой в техногенных редколесьях.

Таким образом, воздушное промышленное загрязнение оказывает значительное влияние на химический состав опада ассимилирующих органов сосновых деревьев, снижая качество растительного материала как источника питания для организмов-деструкторов за счет уменьшения содержания элементов питания (Ca, Mg, Mn, Zn), повышения содержания тяжелых металлов и расширения соотношений С:Р и N:Р.

#### **4.2. Сезонная изменчивость химического состава опада хвои сосны на разных стадиях дигрессии**

В сосняках фоновых условий сезонная изменчивость проявилась наибольшим образом для Mn и Fe, о чем свидетельствуют величины коэффициента детерминации  $R^2$  0.5 и 0.6, соответственно. В наименьшей степени связь с сезонами года проявилась для P, Cu, Zn, Ca и соотношения С:Р,  $R^2$  для которых варьировал в пределах 0.2-0.3, и почти не проявилась для S – показатель  $R^2$  для неё составил 0.14 ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.1). Растительный материал, отобранный после холодного периода («октябрь-май»), отличается высоким содержанием Fe, Zn, Cu, P и S, что, предположительно, связано как с фоновым загрязнением соединениями Fe, Zn, Cu, S, так и влиянием в зимний период снеговых масс, способствующих поступлению в опадоуловители молодой хвои (Р). После теплого периода («июнь-сентябрь») опад хвои характеризуется высокими концентрациями Ca и Mn, накапливающихся за вегетационный сезон, и более высоким соотношением С:Р ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.3). В литературных источниках показано, что опад лиственницы, отобранный весной, был на 10% обогащен N, и на 40% обеднен Ca по сравнению с опадом, отобранным осенью (Чульдиене, 2017). В лесах Финляндии наблюдалось два основных периода поступления С и N с опадом сосны обыкновенной в почву: май-октябрь и ноябрь-апрель, причем в первый период поступление было выше с максимумом в сентябре

(Portillo-Estrada et al., 2013). В сосняках Польши показано, что содержание Mn и Zn в опаде хвои сосны в 2007 году было выше осенью, тогда как в 2009 – весной (Jonczak, Parzych, 2014). В исследовании финских ученых (Rautio et al., 1998b) хвоя сосны первого года на российской территории, также как в нашем случае, отличалась высоким содержанием Fe, Cu, P и S весной и Ca и Mn – осенью.

В дефолирующих сосновых лесах сезонная изменчивость более ярко выражена для содержания Ni, Fe, Cu, Mn, Zn с коэффициентом детерминации  $R^2$  0.4-0.9, а также Ca, Al и соотношения N:P с показателем  $R^2$  равным 0.2 (Таблица 4.1). Хвойный опад холодного периода года характеризуется более высокими концентрациями Al, Fe, Zn, Ni, Cu и широким отношением N:P, опад теплого периода, как и в фоновых условиях, отличается высоким содержанием Ca и Mn ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.3). Повышение содержания элементов питания в опаде, отбираемом после периода вегетации, обусловлено тем, что в теплый период поглощение элементов из почвы и их перераспределение внутри дерева более активно. Неспособные к ретранслокации внутри деревьев Ca и Mn, накопленные за теплый сезон, остаются в опадающей хвое в фоновых условиях и в дефолирующих сосняках, что соответствует закономерностям, отмеченным для живой стареющей хвои (Лукина, Никонов, 1996).

В техногенных редколесьях сезонные различия проявились наибольшим образом для Ni, Zn, Cu, Fe – коэффициент  $R^2$  варьировал от 0.4 до 0.7, в меньшей степени – для Mn, Mg и K, для которых показатель  $R^2$  составил 0.3 (Таблица 4.1). Анализ данных показал, что опад хвои холодного периода года содержит больше Fe, Zn, Ni и Cu, теплого периода – больше Mg, K и Mn ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.3), тогда как в живой хвое K и Mg проявляют подвижность, и их содержание снижается в конце лета (Лукина, Никонов, 1996). Накопление K и Mg к концу вегетационного сезона может свидетельствовать о нарушении процессов ретранслокации в условиях загрязнения (Nieminen, Helmisaari, 1996).

Значительное (почти в два раза) снижение содержания Fe и Zn в опаде после завершения вегетационного периода во всех изученных сосняках и Ni и Cu ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.3) – в сосняках, подверженных воздушному загрязнению, не характерно для стареющей, но еще живой хвои. В фоновых условиях это может объясняться возможным антагонизмом с ионами Mn, концентрация которого как малоподвижного элемента, напротив, увеличивается (Лукина и др., 2008), а в условиях аэротехногенного загрязнения дополняется выщелачиванием и смывом с поверхности хвои в летний период подкисленными осадками.

Таблица 4.3 – Сезонная изменчивость химического состава опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии

| Параметр                    |                     | V-критерий |       | Среднее по периоду |      | Стандартное отклонение по периоду |      | Общее среднее | Общее стандартное отклонение | p     |
|-----------------------------|---------------------|------------|-------|--------------------|------|-----------------------------------|------|---------------|------------------------------|-------|
|                             |                     | ХП         | ТП    | ХП                 | ТП   | ХП                                | ТП   |               |                              |       |
| Фон (n=13-20)               |                     |            |       |                    |      |                                   |      |               |                              |       |
| Ca                          | МГ КГ <sup>-1</sup> | -2.64      | 2.64  | 3675               | 4402 | 455                               | 842  | 4103          | 788                          | 0.01  |
| Mg                          |                     | -0.03      | 0.03  | 394                | 394  | 64                                | 60   | 394           | 61                           | 0.98  |
| K                           |                     | -0.20      | 0.20  | 643                | 655  | 241                               | 130  | 650           | 180                          | 0.84  |
| Al                          |                     | 1.29       | -1.29 | 386                | 354  | 48                                | 83   | 367           | 71                           | 0.20  |
| Fe                          |                     | 4.01       | -4.01 | 181                | 90   | 65                                | 29   | 128           | 65                           | <0.01 |
| Mn                          |                     | -4.35      | 4.35  | 846                | 1096 | 149                               | 71   | 993           | 166                          | <0.01 |
| Zn                          |                     | 2.59       | -2.59 | 1547               | 711  | 1196                              | 370  | 1051          | 899                          | 0.01  |
| Ni                          |                     | 0.35       | -0.35 | 4                  | 3    | 2                                 | 3    | 3             | 2                            | 0.72  |
| Cu                          |                     | 2.91       | -2.91 | 3                  | 2    | 1                                 | 1    | 2             | 1                            | <0.01 |
| S                           |                     | 2.14       | -2.14 | 289                | 150  | 183                               | 171  | 207           | 187                          | 0.03  |
| P                           |                     | 3.11       | -3.11 | 355                | 266  | 99                                | 40   | 303           | 82                           | <0.01 |
| N                           | 1.64                | -1.64      | 3666  | 3006               | 1397 | 890                               | 3278 | 1155          | 0.10                         |       |
| C <sub>орг</sub>            | %                   | -0.55      | 0.55  | 56                 | 57   | 5                                 | 4    | 57            | 4                            | 0.58  |
| C:N                         |                     | -0.75      | 0.75  | 191                | 229  | 117                               | 162  | 213           | 144                          | 0.46  |
| C:P                         |                     | -2.78      | 2.78  | 1710               | 2189 | 515                               | 378  | 1992          | 494                          | 0.01  |
| N:P                         |                     | -0.83      | 0.83  | 10                 | 12   | 3                                 | 4    | 11            | 4                            | 0.41  |
| Дефолирующие леса (n=12-20) |                     |            |       |                    |      |                                   |      |               |                              |       |
| Ca                          | МГ КГ <sup>-1</sup> | -2.44      | 2.44  | 3496               | 4038 | 449                               | 607  | 3835          | 607                          | 0.01  |
| Mg                          |                     | 1.02       | -1.02 | 289                | 269  | 68                                | 42   | 277           | 53                           | 0.31  |
| K                           |                     | 0.17       | -0.17 | 560                | 552  | 205                               | 71   | 555           | 134                          | 0.86  |
| Al                          |                     | 2.31       | -2.31 | 659                | 529  | 145                               | 142  | 578           | 155                          | 0.02  |
| Fe                          |                     | 4.78       | -4.78 | 364                | 143  | 106                               | 21   | 226           | 127                          | <0.01 |
| Mn                          |                     | -3.97      | 3.97  | 654                | 837  | 120                               | 67   | 768           | 127                          | <0.01 |
| Zn                          |                     | 3.46       | -3.46 | 1283               | 618  | 644                               | 190  | 867           | 526                          | <0.01 |
| Ni                          |                     | 5.20       | -5.20 | 97                 | 53   | 11                                | 7    | 70            | 23                           | <0.01 |
| Cu                          |                     | 4.53       | -4.53 | 26                 | 16   | 5                                 | 2    | 20            | 6                            | <0.01 |
| S                           |                     | 1.95       | -1.95 | 495                | 361  | 176                               | 179  | 411           | 187                          | 0.05  |
| P                           |                     | -0.58      | 0.58  | 348                | 359  | 62                                | 47   | 355           | 53                           | 0.56  |
| N                           |                     | 1.87       | -1.87 | 3922               | 3277 | 1262                              | 611  | 3519          | 946                          | 0.06  |
| C <sub>орг</sub>            |                     | %          | -1.59 | 1.59               | 54   | 58                                | 3    | 8             | 57                           | 7     |
| C:N                         |                     | -1.39      | 1.39  | 156                | 185  | 68                                | 48   | 174           | 57                           | 0.16  |
| C:P                         |                     | -0.50      | 0.50  | 1599               | 1647 | 232                               | 288  | 1629          | 265                          | 0.62  |
| N:P                         |                     | 2.46       | -2.46 | 11                 | 9    | 3                                 | 2    | 10            | 2                            | 0.01  |

Таблица 4.4 – Продолжение

| Параметр                         |                     | v-критерий |       | Среднее по периоду |      | Стандартное отклонение по периоду |     | Общее среднее | Общее стандартное отклонение | p     |
|----------------------------------|---------------------|------------|-------|--------------------|------|-----------------------------------|-----|---------------|------------------------------|-------|
|                                  |                     | ХП         | ТП    | ХП                 | ТП   | ХП                                | ТП  |               |                              |       |
| Техногенные редколесья (n=12-20) |                     |            |       |                    |      |                                   |     |               |                              |       |
| Ca                               | мг кг <sup>-1</sup> | -1.42      | 1.42  | 4857               | 5174 | 651                               | 592 | 5049          | 626                          | 0.16  |
| Mg                               |                     | -3.31      | 3.31  | 343                | 424  | 49                                | 62  | 392           | 69                           | <0.01 |
| K                                |                     | -2.87      | 2.87  | 435                | 602  | 130                               | 151 | 536           | 163                          | <0.01 |
| Al                               |                     | 0.32       | -0.32 | 601                | 574  | 208                               | 261 | 584           | 239                          | 0.75  |
| Fe                               |                     | 3.70       | -3.70 | 502                | 292  | 156                               | 96  | 374           | 160                          | <0.01 |
| Mn                               |                     | -3.33      | 3.33  | 288                | 381  | 74                                | 57  | 344           | 78                           | <0.01 |
| Zn                               |                     | 4.48       | -4.48 | 802                | 284  | 260                               | 135 | 479           | 317                          | <0.01 |
| Ni                               |                     | 4.62       | -4.62 | 599                | 266  | 169                               | 70  | 397           | 202                          | <0.01 |
| Cu                               |                     | 3.86       | -3.86 | 117                | 54   | 53                                | 11  | 79            | 46                           | <0.01 |
| S                                |                     | -0.65      | 0.65  | 577                | 609  | 145                               | 141 | 597           | 141                          | 0.52  |
| P                                |                     | 1.73       | -1.73 | 275                | 247  | 49                                | 41  | 258           | 46                           | 0.08  |
| N                                |                     | 1.81       | -1.81 | 3258               | 2789 | 921                               | 511 | 2974          | 726                          | 0.07  |
| C <sub>орг</sub>                 | %                   | 1.11       | -1.11 | 57                 | 55   | 3                                 | 5   | 56            | 4                            | 0.27  |
| C:N                              |                     | -0.94      | 0.94  | 188                | 205  | 56                                | 51  | 198           | 53                           | 0.35  |
| C:P                              |                     | -1.16      | 1.16  | 2115               | 2285 | 356                               | 437 | 2218          | 410                          | 0.25  |
| N:P                              |                     | 0.39       | -0.39 | 12                 | 12   | 3                                 | 3   | 12            | 3                            | 0.70  |

Примечание: ХП – холодный учетный период года с октября по май включительно, ТП – теплый учетный период года с июня по сентябрь включительно, p – вероятность ошибки 1-го рода при расчете V-критерия

Таким образом, аэротехногенное загрязнение способствует изменению химического состава хвойного опада в сосновых лесах северотаежной лесной зоны, сезонной изменчивости перераспределения элементов внутри деревьев и пространственных особенностей поступления элементов с опадом, что может оказывать непосредственное влияние на состояние лесных экосистем Севера и выполнение ими экосистемных функций.

#### ***4.3. Внутрибиогеоценотическая изменчивость химического состава опада хвои сосны на разных стадиях дигрессии***

Известно, что опад ассимилирующих органов растений за счет элементного состава и содержания вторичных метаболитов способствует формированию фитогенных зон влияния деревьев (Колмогорова, Уфимцев, 2018; Aponte et al., 2013). Внутрибиогеоценотическая

пространственная изменчивость состава хвойного опада в фоновых условиях наибольшим образом проявилась для Zn, K с коэффициентом детерминации  $R^2$  0.3, Ni, Cu и Fe – с коэффициентом  $R^2$  равным 0.2, и в наименьшей степени для P –  $R^2$  для него составил 0.1 (Таблица 4.1). Растительный материал, отобранный под кронами деревьев на фоновой территории, отличается более высоким содержанием подвижных K и P ( $p < 0.05$ ), что может быть связано как с поступлением калия с кроновыми и стволовыми водами, так и, возможно, большей долей в опаде под кронами молодой хвои (Таблица 4.4). В межкروновых пространствах опад хвои сосны содержит больше Fe, Zn, Ni и Cu ( $p < 0.05$ ), что может быть связано с фоновым аэротехногенным загрязнением, вызванным переносом поллютантов в аэрозолях, распространяющихся на значительные расстояния (Ершов и др., 2019).

В дефолирующих сосновых лесах внутрибиогеоценотическое варьирование наиболее ярко выражено для Ca и P – коэффициент  $R^2$  для них составил 0.5 и 0.4, соответственно; Mg, Mn, K, N и соотношения C:P – показатель  $R^2$  варьировал в пределах 0.2-0.3; и практически не проявляется для S –  $R^2$  составил 0.14 ( $p < 0.05$ ), и соотношения C:N –  $R^2$  равен 0.13, ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.1). Опад хвои в подкروновых пространствах дефолирующих лесов характеризуется более высоким содержанием Ca, Mg, K, Mn, P, N и S ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.4), что, вероятно, связано с их интенсивным поступлением с кислотными атмосферными осадками (S) и с кроновыми и стволовыми водами в результате выщелачивания элементов питания из крон деревьев (Ca, Mg, K, Mn, P). Соотношения C:N и C:P выше в межкروновых пространствах ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.4) за счет меньшей концентрации фосфора при сходном с подкроновыми пространствами содержании углерода в опаде. Содержание общего фосфора в опаде сосны обыкновенной в условиях породного отвала (на рекультивированных территориях размещения вскрышных пород угольного разреза) также достигало максимума в подкроновых и прикроновых зонах сомкнутых насаждений (Колмогорова, Уфимцев, 2018).

В техногенных редколесьях пространственное варьирование наиболее ярко выражено только для Ca, коэффициент детерминации для которого составил 0.3. Содержание кальция в хвойном опаде выше под кронами деревьев ( $p < 0.05$ ) (Таблица 4.1., 4.4), что может быть связано с интенсивным выщелачиванием кальция из хвои с последующим поступлением его с осадками в опад. Отсутствие различий в содержании других элементов и их соотношений в сосновом редколесье можно объяснить большой сквозистостью крон из-за их повреждения.

Таблица 4.4 – Внутрибиогеоценотическая изменчивость химического состава опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии

| Параметр                    |                     | V-критерий |        | Среднее |      | Стандартное отклонение |      | Общее среднее | Общее стандартное отклонение | p     |
|-----------------------------|---------------------|------------|--------|---------|------|------------------------|------|---------------|------------------------------|-------|
|                             |                     | МК         | ПК     | МК      | ПК   | МК                     | ПК   |               |                              |       |
| Фон (n=15-17)               |                     |            |        |         |      |                        |      |               |                              |       |
| Ca                          | мг кг <sup>-1</sup> | 1.88       | -1.88  | 4357    | 3848 | 977                    | 436  | 4103          | 788                          | 0.06  |
| Mg                          |                     | 0.31       | -0.31  | 397     | 391  | 66                     | 56   | 394           | 61                           | 0.75  |
| K                           |                     | -3.07      | 3.07   | 555     | 745  | 113                    | 187  | 650           | 180                          | <0.01 |
| Al                          |                     | -1.11      | 1.11   | 354     | 381  | 67                     | 75   | 367           | 71                           | 0.27  |
| Fe                          |                     | 2.57       | -2.57  | 156     | 99   | 80                     | 26   | 128           | 65                           | 0.01  |
| Mn                          |                     | 0.25       | -0.25  | 1000    | 986  | 190                    | 143  | 993           | 166                          | 0.80  |
| Zn                          |                     | 3.23       | -3.23  | 1533    | 504  | 1009                   | 145  | 1051          | 899                          | <0.01 |
| Ni                          |                     | 2.77       | -2.77  | 4       | 2    | 3                      | 1    | 3             | 2                            | 0.01  |
| Cu                          |                     | 2.34       | -2.34  | 2       | 2    | 1                      | 1    | 2             | 1                            | 0.02  |
| S                           |                     | 0.61       | -0.61  | 227     | 188  | 190                    | 187  | 207           | 187                          | 0.54  |
| P                           |                     | -2.16      | 2.16   | 273     | 334  | 60                     | 91   | 303           | 82                           | 0.03  |
| N                           | -1.28               | 1.28       | 3025   | 3531    | 916  | 1332                   | 3278 | 1155          | 0.20                         |       |
| C <sub>орг</sub>            | %                   | -0.82      | 0.82   | 56      | 57   | 4                      | 4    | 57            | 4                            | 0.41  |
| C:N                         |                     | 0.68       | -0.68  | 230     | 196  | 177                    | 105  | 213           | 144                          | 0.50  |
| C:P                         |                     | 1.86       | -1.86  | 2150    | 1834 | 478                    | 472  | 1992          | 494                          | 0.06  |
| N:P                         |                     | 0.85       | -0.85  | 12      | 11   | 4                      | 3    | 11            | 4                            | 0.39  |
| Дефолирующие леса (n=15-17) |                     |            |        |         |      |                        |      |               |                              |       |
| Ca                          | мг кг <sup>-1</sup> | -3.75      | 3.75   | 3405    | 4213 | 319                    | 548  | 3835          | 607                          | <0.01 |
| Mg                          |                     | -3.10      | 3.10   | 246     | 304  | 38                     | 50   | 277           | 53                           | <0.01 |
| K                           |                     | -2.29      | 2.29   | 497     | 606  | 81                     | 152  | 555           | 134                          | 0.02  |
| Al                          |                     | 0.32       | -0.32  | 587     | 570  | 171                    | 144  | 578           | 155                          | 0.75  |
| Fe                          |                     | 0.55       | -0.55  | 239     | 215  | 154                    | 100  | 226           | 127                          | 0.59  |
| Mn                          |                     | -2.34      | 2.34   | 713     | 818  | 140                    | 93   | 768           | 127                          | 0.02  |
| Zn                          |                     | 1.80       | -1.80  | 1046    | 710  | 667                    | 300  | 867           | 526                          | 0.07  |
| Ni                          |                     | -0.0002    | 0.0002 | 70      | 70   | 24                     | 23   | 70            | 23                           | 1.00  |
| Cu                          |                     | 0.10       | -0.10  | 20      | 20   | 6                      | 7    | 20            | 6                            | 0.92  |
| S                           |                     | -2.09      | 2.09   | 338     | 476  | 149                    | 196  | 411           | 187                          | 0.04  |
| P                           |                     | -3.30      | 3.30   | 322     | 384  | 37                     | 48   | 355           | 53                           | <0.01 |
| N                           |                     | -2.16      | 2.16   | 3134    | 3858 | 783                    | 968  | 3519          | 946                          | 0.03  |
| C <sub>орг</sub>            | %                   | 0.09       | -0.09  | 57      | 57   | 8                      | 6    | 57            | 7                            | 0.93  |
| C:N                         |                     | 2.00       | -2.00  | 196     | 155  | 68                     | 40   | 174           | 57                           | 0.05  |
| C:P                         |                     | 3.08       | -3.08  | 1783    | 1493 | 268                    | 178  | 1629          | 265                          | <0.01 |
| N:P                         |                     | -0.38      | 0.38   | 10      | 10   | 2                      | 2    | 10            | 2                            | 0.70  |

Таблица 4.4 – Продолжение

| Параметр                         |                     | V-критерий |       | Среднее |      | Стандартное отклонение |     | Общее среднее | Общее стандартное отклонение | p     |
|----------------------------------|---------------------|------------|-------|---------|------|------------------------|-----|---------------|------------------------------|-------|
|                                  |                     | МК         | ПК    | МК      | ПК   | МК                     | ПК  |               |                              |       |
| Техногенные редколесья (n=16-17) |                     |            |       |         |      |                        |     |               |                              |       |
| Ca                               | мг кг <sup>-1</sup> | -3.08      | 3.08  | 4703    | 5374 | 407                    | 630 | 5049          | 626                          | <0.01 |
| Mg                               |                     | 0.20       | -0.20 | 395     | 390  | 79                     | 61  | 392           | 69                           | 0.84  |
| K                                |                     | 1.58       | -1.58 | 582     | 492  | 173                    | 146 | 536           | 163                          | 0.11  |
| Al                               |                     | 0.35       | -0.35 | 599     | 570  | 230                    | 252 | 584           | 239                          | 0.73  |
| Fe                               |                     | 0.45       | -0.45 | 387     | 362  | 168                    | 156 | 374           | 160                          | 0.65  |
| Mn                               |                     | -1.62      | 1.62  | 322     | 366  | 81                     | 71  | 344           | 78                           | 0.10  |
| Zn                               |                     | 0.38       | -0.38 | 500     | 457  | 358                    | 279 | 479           | 317                          | 0.70  |
| Ni                               |                     | 0.52       | -0.52 | 416     | 379  | 220                    | 190 | 397           | 202                          | 0.60  |
| Cu                               |                     | 1.15       | -1.15 | 88      | 70   | 58                     | 31  | 79            | 46                           | 0.25  |
| S                                |                     | 0.35       | -0.35 | 605     | 588  | 128                    | 156 | 597           | 141                          | 0.72  |
| P                                |                     | 1.58       | -1.58 | 271     | 246  | 36                     | 52  | 258           | 46                           | 0.11  |
| N                                |                     | -0.18      | 0.18  | 2950    | 2996 | 690                    | 779 | 2974          | 726                          | 0.86  |
| C <sub>opr</sub>                 | %                   | 0.30       | -0.30 | 56      | 55   | 4                      | 5   | 56            | 4                            | 0.77  |
| C:N                              |                     | 0.22       | -0.22 | 200     | 196  | 55                     | 53  | 198           | 53                           | 0.82  |
| C:P                              |                     | -1.65      | 1.65  | 2097    | 2332 | 331                    | 453 | 2218          | 410                          | 0.10  |
| N:P                              |                     | -1.53      | 1.53  | 11      | 12   | 3                      | 3   | 12            | 3                            | 0.13  |

Примечание: МК – межкronовые пространства, ПК – подкronовые пространства, p – вероятность ошибки 1-го рода при расчете V-критерия

### Выводы

1. В сосновых лесах на северном пределе распространения, подверженных влиянию воздушного загрязнения, в опаде хвои сосны обыкновенной снижается содержание элементов питания (Ca, Mg, Mn, Zn), увеличивается содержание тяжелых металлов (Ni, Cu), а также наблюдается расширение стехиометрических соотношений C:P и N:P, что свидетельствует о снижении качества растительного материала для разложения почвенными организмами.

2. Опад хвои сосны характеризуется значительной внутрибиогеоценотической изменчивостью химического состава. В фоновых условиях под кронами в опаде больше K и P, что объясняется вымыванием и выщелачиванием подвижных соединений этих элементов питания из крон и стволов, между крон – Fe, Zn, Ni и Cu в связи с фоновым воздушным загрязнением. В условиях высокого уровня загрязнения в опаде под кронами больше



содержится Ca, Mg, K, Mn, P, N и S, что объясняется более интенсивными процессами выщелачивания основных элементов питания из крон.

3. Аэротехногенное загрязнение приводит к нарушению сезонной динамики химического состава опада. Накопление Mg и K в хвойном опаде тёплого периода может объясняться нарушением процессов ретранслокации элементов внутри деревьев.

4. Значительное снижение содержания Fe и Zn в опаде после завершения вегетационного периода во всех изученных сосняках и снижение содержания Ni и Cu в сосняках в условиях воздушного загрязнения, может объясняться антагонизмом между элементами и выщелачиванием и смывом с поверхности хвои в летний период подкисленными осадками.

## ГЛАВА 5 РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСНОГО ОПАДА

Оценка процессов разложения опада находит отражение в многочисленных работах со всего мира. На скорость потерь массы растительных остатков и изменение их химического состава оказывают влияние различные факторы среды: состав древостоя, почвенные условия, погодные, активность микроорганизмов и др. В настоящее время считается, что доминирующим фактором в широких пространственных масштабах является качество опада, которое в сочетании с климатом определяет деятельность организмов-деструкторов (Bradford et al., 2016). В лесных экосистемах в условиях промышленного загрязнения наблюдается снижение активности почвенных микроорганизмов, изменение численности микромицетов и почвенных беспозвоночных, следствием чего является замедление разложения органического вещества и увеличение мощности лесной подстилки (Nieminen et al., 1999; Зенкова, 2000; Полянская и др., 2001; Никонов и др., 2001; Фомичева и др., 2006; Лукина и др., 2008; Воробейчик, Пищулин, 2009, 2016). В данной главе дана оценка скорости разложения растительного опада на начальных этапах в сосняках лишайниково-кустарничковых, формирующихся в естественных условиях и под воздействием воздушного промышленного загрязнения.

### ***5.1. Исходный состав растительных остатков и темпы разложения древесного опада в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии***

Анализ исходного состава растительных остатков и скорости их разложения показывает, что основными факторами их вариации являются воздушное промышленное загрязнение и качество опада. Анализ главных компонент показывает, что первые две оси объясняют 67.3% (Рисунок 5.1) общей вариации данных, и, следовательно, могут отражать существенные направления варьирования (градиенты). Первую ось можно интерпретировать как градиент снижения атмосферного загрязнения (объясняет 50.2% вариации данных). Тесные отрицательные корреляции с этой осью проявляют концентрации  $C_{\text{орг}}$  (–0.72), Al (–0.68), Fe (–0.72), Cu (–0.75), отношения лигнин:N (–0.80) и C:N (–0.76); тесные положительные корреляции – Ca (0.64), Mg (0.68), K (0.84), Mn (0.80).

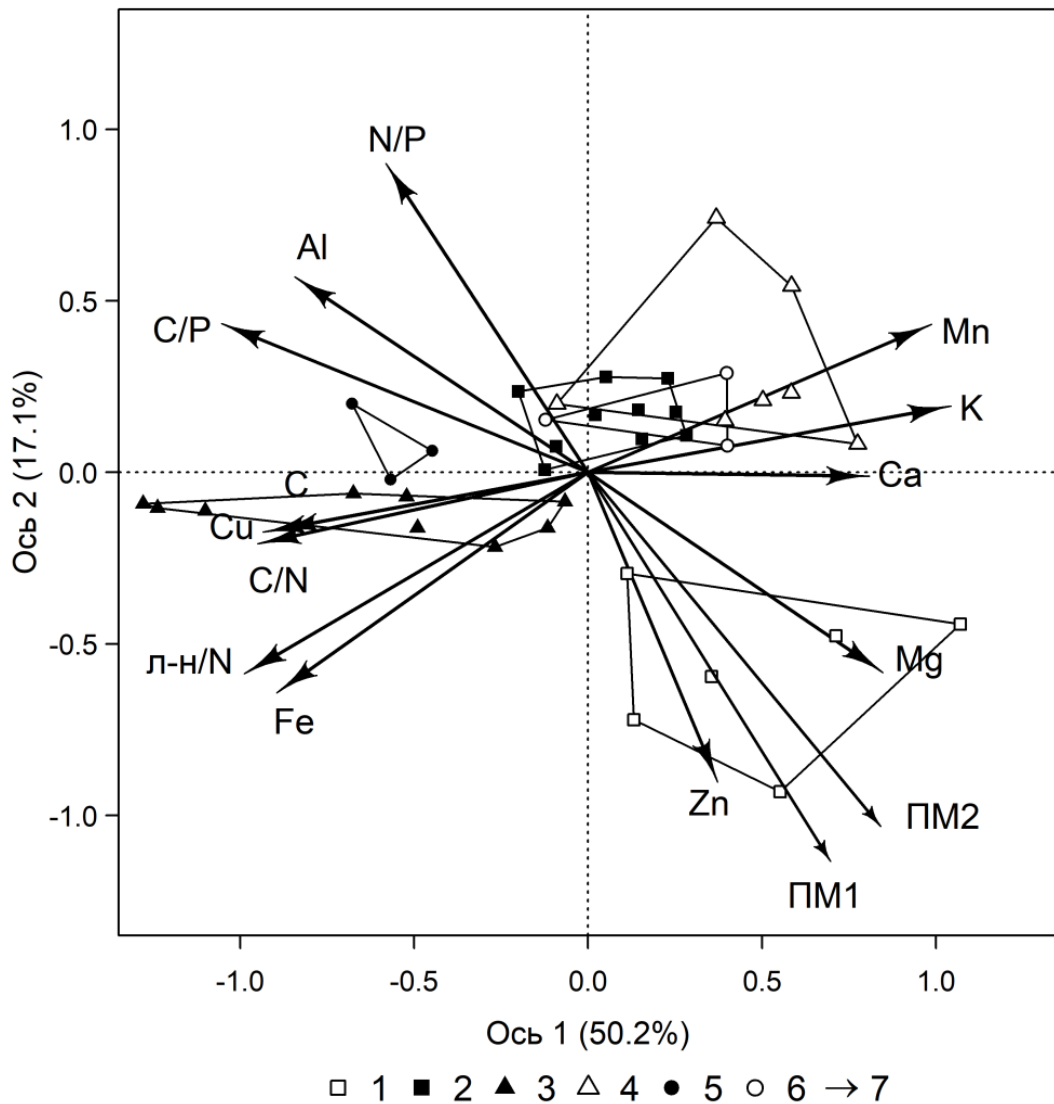


Рисунок 5.1 – Положение образцов опада в пространстве двух первых осей анализа главных компонент: 1 – листья берёзы, 2 – листья брусники, 3 – листья вороники, 4 – листья черники, 5 – хвоя сосны, 6 – хвоя ели, 7 – векторы переменных, л-н – лигнин, ПМ1 и ПМ2 – потери массы за первый и второй год

Вторую ось можно интерпретировать как градиент качества опада. С этой осью положительно коррелируют элементы питания, по содержанию которых опад листьев берёзы существенно отличается от опада листьев бореальных кустарничков, хвои ели и сосны. Содержание Zn положительно (0.72) и отношение N:P отрицательно (−0.73) коррелируют со второй осью. На ординационной диаграмме выделяются: 1) наиболее быстро разлагающийся опад берёзы с высокой концентрацией цинка и магния и узким отношением N:P; 2) бедный элементами питания и слабо разлагающийся опад хвои сосны, отличающийся широким отношением C:N; 3) опад вороники, выделяющийся широким отношением лигнин:N. Опад хвои ели вместе с опадом кустарничков рода *Vaccinium* формирует отдельный кластер,

отличающийся наиболее высоким исходным содержанием Ca, Mn и K, что способствует более активному, по сравнению с листьями вороники и хвоей сосны, разложению их опада.

Потери массы показывают довольно сильную связь с ординационным пространством:  $R^2$  составлял 0.74 для первого года и 0.76 – для второго. Направления векторов (ПМ1 и ПМ2) свидетельствуют о том, что скорость разложения максимальна для опада берёзы.

Расхождения в исходном составе опада (Таблица 5.1) различных видов растений подтверждают результаты предыдущих исследований по составу фотосинтезирующих органов растений сосновых лесов (Лукина, Никонов, 1996). Обоedнение почв основными катионами и обогащение тяжелыми металлами приводит к снижению содержания элементов питания, не способных к ретранслокации внутри растений (Ca, Mn), и возрастанию содержания тяжелых металлов в фотосинтезирующих органах растений. В опаде дефолилирующих лесов и редколесий по сравнению с фоновыми условиями исходные концентрации Ca, Mg, Mn и Zn оказались ниже, что было показано ранее (Никонов и др., 2004; Лукина, Никонов, 1998; Lukina, Nikonov, 2001), тогда как содержание Ni и Cu существенно выше, что связано с влиянием эмиссий комбината «Североникель». По сравнению с фоновой территорией в дефолилирующих лесах и редколесьях содержание P и K в хвое сосны, напротив, повышается (Никонов и др., 2004). Содержание мобильных элементов питания P, N и K в хвое ели и сосны повышается в условиях загрязнения из-за нарушения процессов перераспределения элементов в тканях дерева: опадание хвои не только в фенологические сроки приводит к более интенсивному перемещению мобильных элементов в более молодые ткани. В техногенных редколесьях по сравнению с фоновыми условиями и дефолилирующими лесами наблюдается значительное возрастание концентрации Al и Fe в листьях вороники. В листьях черники в редколесьях снижается по сравнению с дефолилирующими лесами содержание Mg и повышается содержание Ni и Cu (Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2008).

Таблица 5.1 – Исходный состав активных фракций опада доминирующих видов растений в сосняках на разных стадиях дигрессии

| Фракция                | Ca                  | Mg                 | K                   | Al               | Fe               | Mn                 | Zn               | Ni               | Cu               | P                  | N                  | C <sub>орг</sub> | Лигнин           | C:N              | Лигнин:N         | C:P               | N:P               |
|------------------------|---------------------|--------------------|---------------------|------------------|------------------|--------------------|------------------|------------------|------------------|--------------------|--------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|
|                        | мг кг <sup>-1</sup> |                    |                     |                  |                  |                    |                  |                  |                  |                    |                    | %                |                  |                  |                  |                   |                   |
| Фон                    |                     |                    |                     |                  |                  |                    |                  |                  |                  |                    |                    |                  |                  |                  |                  |                   |                   |
| Хвоя сосны             | <u>6698</u><br>419  | <u>857</u><br>43   | <u>987</u><br>25    | <u>453</u><br>12 | <u>191</u><br>16 | <u>1775</u><br>60  | <u>66</u><br>4   | <u>9</u><br>0.4  | <u>6</u><br>0.2  | <u>346</u><br>11   | <u>5121</u><br>728 | 58               | <u>21</u><br>2   | 113              | <u>42</u><br>3   | 1678              | 15                |
| Листья берёзы          | <u>10573</u><br>43  | <u>5181</u><br>180 | <u>2454</u><br>86   | <u>70</u><br>5   | 393              | <u>1261</u><br>5   | <u>164</u><br>24 | <u>9</u><br>1    | <u>6</u><br>1    | <u>2226</u><br>163 | <u>7048</u><br>278 | 51               | <u>23</u><br>0.6 | 72               | <u>33</u><br>0.9 | 229               | 3                 |
| Листья брусники        | <u>6651</u><br>128  | <u>1566</u><br>151 | <u>5083</u><br>314  | <u>187</u><br>10 | <u>75</u><br>14  | <u>2221</u><br>219 | <u>28</u><br>2   | <u>12</u><br>4   | <u>6</u><br>1    | <u>762</u><br>23   | <u>7702</u><br>401 | <u>52</u><br>0.4 | <u>14</u><br>0.9 | <u>68</u><br>6   | <u>18</u><br>0.6 | <u>687</u><br>37  | <u>10</u><br>0.3  |
| Листья вороники        | <u>8233</u><br>470  | <u>1742</u><br>53  | <u>2053</u><br>132  | <u>309</u><br>14 | <u>474</u><br>37 | <u>682</u><br>26   | <u>24</u><br>1   | <u>12</u><br>1   | <u>10</u><br>0.4 | <u>1013</u><br>11  | <u>9475</u><br>388 | <u>63</u><br>5   | <u>37</u><br>2   | <u>66</u><br>8   | <u>39</u><br>3   | <u>617</u><br>48  | <u>9</u><br>0.4   |
| Дефолирующие леса      |                     |                    |                     |                  |                  |                    |                  |                  |                  |                    |                    |                  |                  |                  |                  |                   |                   |
| Хвоя сосны             | <u>4184</u><br>37   | <u>551</u><br>61   | <u>2058</u><br>60   | <u>315</u><br>8  | <u>105</u><br>8  | <u>654</u><br>13   | <u>47</u><br>4   | <u>64</u><br>6   | <u>22</u><br>3   | <u>495</u><br>5    | <u>4879</u><br>102 | 63               | <u>18</u><br>0.7 | 129              | <u>37</u><br>1.5 | 1271              | 10                |
| Листья бёрезы          | <u>7329</u><br>379  | <u>2949</u><br>38  | <u>6456</u><br>105  | <u>37</u><br>1   | <u>118</u><br>28 | <u>1153</u><br>121 | <u>154</u><br>8  | <u>57</u><br>5   | <u>18</u><br>2   | 1191               | <u>7831</u><br>140 | 55               | <u>26</u><br>3   | 70               | <u>33</u><br>3.4 | 463               | 7                 |
| Листья брусники        | <u>6707</u><br>110  | <u>1003</u><br>32  | <u>4342</u><br>168  | <u>169</u><br>10 | <u>52</u><br>6   | <u>1755</u><br>165 | <u>18</u><br>1   | <u>40</u><br>7   | <u>11</u><br>1   | <u>710</u><br>19   | <u>6790</u><br>387 | <u>54</u><br>4   | <u>13</u><br>0.4 | <u>79</u><br>4   | <u>18</u><br>0.8 | <u>756</u><br>54  | <u>9.6</u><br>0.2 |
| Листья вороники        | <u>6440</u><br>130  | <u>822</u><br>27   | <u>1764</u><br>52   | <u>290</u><br>31 | <u>482</u><br>52 | <u>600</u><br>5    | <u>19</u><br>1   | <u>255</u><br>38 | 179<br>37        | <u>591</u><br>6    | <u>6846</u><br>356 | <u>60</u><br>4   | <u>41</u><br>2   | <u>86</u><br>0.5 | <u>59</u><br>3   | <u>1018</u><br>57 | <u>12</u><br>0.7  |
| Листья черники         | <u>7027</u><br>134  | <u>1560</u><br>88  | <u>7958</u><br>446  | <u>197</u><br>8  | <u>129</u><br>6  | <u>1931</u><br>9   | <u>13</u><br>1   | 70               | <u>38</u><br>1   | <u>1420</u><br>23  | 13401              | 44               | <u>16</u><br>1   | 33               | <u>12</u><br>0.8 | 307               | 9                 |
| Техногенные редколесья |                     |                    |                     |                  |                  |                    |                  |                  |                  |                    |                    |                  |                  |                  |                  |                   |                   |
| Хвоя сосны             | <u>5144</u><br>61   | <u>498</u><br>62   | <u>1706</u><br>75   | <u>344</u><br>2  | <u>202</u><br>9  | <u>538</u><br>24   | <u>20</u><br>0.1 | <u>296</u><br>12 | <u>73</u><br>0.1 | <u>353</u><br>16   | <u>5279</u><br>359 | 58               | <u>18</u><br>2   | 110              | <u>35</u><br>3   | 1651              | 15                |
| Листья бёрезы          | <u>5448</u><br>165  | <u>1974</u><br>79  | <u>10249</u><br>445 | <u>54</u><br>5   | <u>198</u><br>56 | <u>329</u><br>43   | <u>111</u><br>2  | <u>272</u><br>17 | <u>52</u><br>27  | <u>1865</u><br>120 | <u>8153</u><br>311 | 62               | <u>24</u><br>0.8 | 76               | <u>29</u><br>1.0 | 330               | 4                 |
| Листья брусники        | <u>6644</u><br>276  | <u>1108</u><br>54  | <u>4266</u><br>126  | <u>202</u><br>11 | <u>113</u><br>13 | <u>1164</u><br>40  | <u>22</u><br>1   | <u>146</u><br>10 | <u>33</u><br>1   | <u>642</u><br>25   | <u>5933</u><br>208 | <u>56</u><br>0.9 | <u>13</u><br>0.4 | <u>94</u><br>6   | <u>22</u><br>0.4 | <u>869</u><br>8   | <u>9</u><br>0.5   |

Таблица 5.1 – Продолжение

| Фракция                | Ca                  | Mg               | K                   | Al               | Fe                 | Mn                | Zn             | Ni                 | Cu                 | P                 | N                    | C <sub>орг</sub> | Лигнин           | C:N            | Лигнин:N        | C:P                | N:P               |
|------------------------|---------------------|------------------|---------------------|------------------|--------------------|-------------------|----------------|--------------------|--------------------|-------------------|----------------------|------------------|------------------|----------------|-----------------|--------------------|-------------------|
|                        | мг кг <sup>-1</sup> |                  |                     |                  |                    |                   |                |                    |                    |                   |                      | %                |                  |                |                 |                    |                   |
| Техногенные редколесья |                     |                  |                     |                  |                    |                   |                |                    |                    |                   |                      |                  |                  |                |                 |                    |                   |
| Листья<br>вороники     | <u>4086</u><br>682  | <u>562</u><br>19 | <u>783</u><br>69    | <u>664</u><br>82 | <u>2031</u><br>321 | <u>148</u><br>22  | <u>28</u><br>1 | <u>2232</u><br>325 | <u>1417</u><br>195 | <u>398</u><br>30  | <u>6506</u><br>753   | <u>58</u><br>0.7 | <u>44</u><br>0.9 | <u>91</u><br>9 | <u>69</u><br>4  | <u>1483</u><br>149 | <u>16</u><br>0.02 |
| Листья<br>черники      | <u>6189</u><br>296  | <u>551</u><br>61 | <u>11482</u><br>561 | <u>162</u><br>22 | <u>104</u><br>17   | <u>1585</u><br>29 | 77             | <u>172</u><br>1    | <u>59</u><br>0.5   | <u>1423</u><br>33 | <u>17061</u><br>4649 | 44               | <u>13</u><br>0.7 | 26             | <u>8</u><br>0.4 | 308                | 12                |

Примечание: в числителе – среднее, в знаменателе – стандартная ошибка

Изменения качества опада определяют соответствующие изменения скорости разложения растительных остатков в лесах в условиях загрязнения. Анализ данных по потерям массы опада вечнозелёных растений в сосновых лесах показал самые высокие темпы разложения в фоновых условиях, а самые низкие – в техногенных редколесьях (Таблица 5.2). Снижение скорости потери массы при разложении за 2 года в условиях воздушного загрязнения по сравнению с фоновыми условиями в сосновых лесах наиболее заметно для хвои сосны и листьев вороники (Рисунок 5.2). Скорость разложения листьев брусники понижалась в дефолирующих лесах по сравнению с фоном, но в техногенных редколесьях она оказалась сопоставимой с фоновыми значениями. Наиболее существенное снижение темпов разложения наблюдалось для листьев вороники, отличающейся самым интенсивным накоплением тяжелых металлов и лигнина, отмечалось и в еловых лесах (Lukina et al., 2017). По скорости потери массы листьев берёзы и черники заметных различий между стадиями дигрессии не обнаружено, что при высоких концентрациях тяжелых металлов можно объяснить повышенными концентрациями в листьях этих листопадных растений азота и калия.

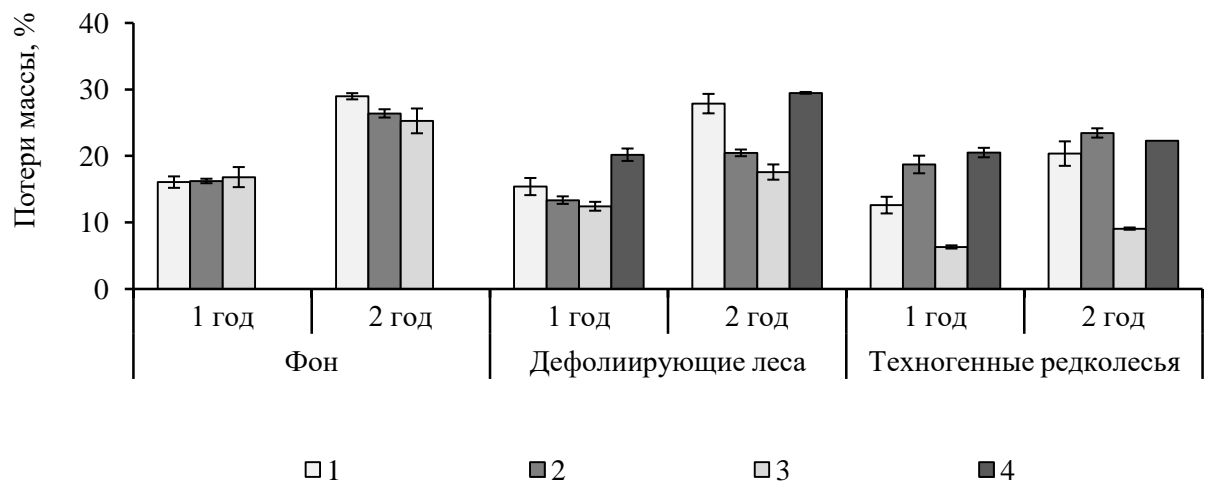


Рисунок 5.2 – Скорость потерь массы опада доминирующих видов растений (*Pinus sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*) через 1 и 2 года разложения в сосновых лесах на разных стадиях техногенной дигрессии. Опад: 1 – хвои сосны, 2 – листьев брусники, 3 – листьев вороники, 4 – листьев черники

Снижение скорости разложения растительных остатков вечнозелёных растений в связи с возрастанием уровня воздушного загрязнения в дефолирующих лесах и техногенных редколесьях связано со снижением качества опада: более высоким содержанием тяжелых металлов (Ni и Cu) и низким – элементов питания, возрастанием соотношения лигнин:N, что согласуется с результатами исследования влияния качества опада в еловых лесах в сходных

условиях (Lukina et al., 2017). Таким образом, качество растительного материала определяет темпы потери массы: низкие концентрации элементов питания и повышенное содержание тяжелых металлов приводят к замедлению разложения в условиях воздушного загрязнения.

### ***5.2. Изменение химического состава древесного опада в процессе разложения в сосновых лесах на разных стадиях деградации***

Изменение химического состава растительных остатков в процессе их деструкции можно охарактеризовать с использованием коэффициента обогащения (КО). В сосняках, формирующихся в естественных условиях, наиболее высокий КО по сравнению с другими элементами демонстрируют Fe и лигнин, наименьший – K (Таблица 5.2). Сходные результаты наблюдаются в ельниках (Lukina et al., 2017). В ходе разложения на второй год величина коэффициента увеличивалась для лигнина, Ca, Al, Fe и уменьшалась для K. Калий – активный водный мигрант, вымывается из опада в форме водорастворимых соединений, тогда как Ca, Al, Fe фиксируются в форме органических соединений.

В дефолирующих лесах наибольшие величины КО наблюдаются для лигнина, N, Ni, и Cu, наименьшие – для Mg и K. Это свидетельствует о накоплении при разложении в растительных образцах лигнина, N, Ni, и Cu и обеднении опада Mg и K, что также наблюдается в ельниках, подверженных воздушному загрязнению (Lukina et al., 2017). Самые высокие КО в редколесьях характерны для лигнина, Ni и Cu, низкие – для K и Mg. В процессе разложения на второй год в дефолирующих лесах опад обогащается лигнином, N, Al, Fe, Ni, и Cu и обедняется Mg и K. В редколесьях наблюдалась похожая картина для Al, Fe, Ni, Cu, Mg и K. Выявленные тенденции связаны, с одной стороны, с естественными процессами, наблюдаемыми в фоновых условиях, с другой стороны, с влиянием загрязнения, что особенно ярко выражено для Ni и Cu, а также для Mg, которым опад обедняется.



Таблица 5.2 – Потери массы, элементов и лигнина и коэффициенты обогащения элементами и лигнином активных фракций опада (хвоя, листья) вечнозелёных видов растений (*Pinus sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*) в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии

| Параметр                                    | V-критерий |       |       | Среднее |      |      | Стандартное отклонение |      |      | Общее среднее | Общее стандартное отклонение | p     |       |       |
|---|------------|-------|-------|---------|------|------|------------------------|------|------|---------------|------------------------------|-------|-------|-------|
|   | Ф          | Д     | Р     | Ф       | Д    | Р    | Ф                      | Д    | Р    |               |                              | Ф     | Д     | Р     |
| Потери массы, элементов и лигнина (n=11-12) |            |       |       |         |      |      |                        |      |      |               |                              |       |       |       |
| Потери массы                                | 3.2        | -0.1  | -3.1  | 27      | 22   | 17   | 3                      | 5    | 7    | 22            | 6                            | <0.01 | 0.92  | <0.01 |
| Ca  | -3.0       | 0.6   | 2.4   | 10      | 17   | 22   | 7                      | 6    | 11   | 16            | 9                            | <0.01 | 0.55  | 0.02  |
| Mg  | -2.6       | 2.5   | 0.1   | 33      | 46   | 40   | 7                      | 10   | 11   | 40            | 11                           | 0.01  | 0.01  | 0.92  |
| K   | -0.1       | 0.5   | -0.4  | 65      | 67   | 65   | 12                     | 7    | 14   | 66            | 11                           | 0.89  | 0.60  | 0.69  |
| Al  | 2.5        | 0.5   | -3.1  | 8       | -2   | -23  | 8                      | 15   | 29   | -5            | 22                           | 0.01  | 0.59  | <0.01 |
| Fe  | 1.0        | 0.7   | -1.7  | -49     | -53  | -86  | 42                     | 44   | 75   | -62           | 56                           | 0.34  | 0.50  | 0.09  |
| Mn  | -3.6       | 0.5   | 3.1   | 12      | 28   | 39   | 8                      | 14   | 15   | 26            | 17                           | 0.00  | 0.59  | <0.01 |
| Zn  | -0.7       | -0.1  | 0.8   | 12      | 14   | 16   | 5                      | 12   | 12   | 14            | 10                           | 0.50  | 0.90  | 0.41  |
| Ni  | 3.9        | -0.9  | -3.0  | 35      | -33  | -65  | 29                     | 31   | 64   | -20           | 60                           | <0.01 | 0.36  | <0.01 |
| Cu  | 3.8        | -0.5  | -3.4  | 32      | -90  | -179 | 26                     | 56   | 139  | -76           | 120                          | <0.01 | 0.63  | <0.01 |
| P   | 1.1        | 0.2   | -1.3  | 19      | 16   | 11   | 15                     | 9    | 14   | 16            | 13                           | 0.27  | 0.87  | 0.19  |
| N   | 2.1        | -3.2  | 1.2   | 8       | -7   | 6    | 10                     | 13   | 8    | 3             | 12                           | 0.04  | <0.01 | 0.24  |
| Cорг  | 1.7        | 0.6   | -2.3  | 24      | 22   | 15   | 7                      | 12   | 6    | 21            | 9                            | 0.10  | 0.56  | 0.02  |
| Лигнин                                      | 0.8        | -0.7  | -0.1  | -56     | -91  | -77  | 97                     | 106  | 98   | -75           | 99                           | 0.42  | 0.47  | 0.93  |
| Коэффициент обогащения (n=11-12)            |            |       |       |         |      |      |                        |      |      |               |                              |       |       |       |
| Ca  | 3.68       | -0.66 | -3.09 | 1.24    | 1.06 | 0.96 | 0.11                   | 0.09 | 0.17 | 1.09          | 0.17                         | <0.01 | 0.51  | <0.01 |
| Mg  | 3.64       | -2.26 | -1.41 | 0.92    | 0.70 | 0.73 | 0.10                   | 0.14 | 0.12 | 0.78          | 0.16                         | <0.01 | 0.02  | 0.16  |
| K   | 1.09       | -0.45 | -0.65 | 0.48    | 0.43 | 0.42 | 0.17                   | 0.11 | 0.14 | 0.44          | 0.14                         | 0.27  | 0.65  | 0.51  |
| Al  | -1.50      | -0.54 | 2.08  | 1.26    | 1.32 | 1.49 | 0.10                   | 0.23 | 0.37 | 1.35          | 0.26                         | 0.13  | 0.59  | 0.04  |
| Fe  | -0.33      | -0.72 | 1.07  | 2.04    | 1.97 | 2.30 | 0.58                   | 0.59 | 1.03 | 2.10          | 0.75                         | 0.74  | 0.47  | 0.28  |
| Mn  | 3.93       | -0.59 | -3.41 | 1.21    | 0.93 | 0.74 | 0.11                   | 0.20 | 0.21 | 0.96          | 0.26                         | <0.01 | 0.56  | <0.01 |

Таблица 5.2 – Продолжение

| Параметр                         | V-критерий |       |       | Среднее |      |      | Стандартное отклонение |      |      | Общее среднее | Общее стандартное отклонение | <i>p</i> |      |       |
|----------------------------------|------------|-------|-------|---------|------|------|------------------------|------|------|---------------|------------------------------|----------|------|-------|
|                                  | Ф          | Д     | Р     | Ф       | Д    | Р    | Ф                      | Д    | Р    |               |                              | Ф        | Д    | Р     |
| Коэффициент обогащения (n=11-12) |            |       |       |         |      |      |                        |      |      |               |                              |          |      |       |
| Zn                               | 3.06       | -0.20 | -2.93 | 1.20    | 1.10 | 1.02 | 0.06                   | 0.10 | 0.14 | 1.11          | 0.12                         | <0.01    | 0.84 | <0.01 |
| Ni                               | -3.54      | 0.98  | 2.61  | 0.88    | 1.72 | 2.06 | 0.39                   | 0.48 | 0.90 | 1.54          | 0.78                         | <0.01    | 0.33 | 0.01  |
| Cu                               | -3.59      | 0.49  | 3.17  | 0.93    | 2.43 | 3.50 | 0.35                   | 0.68 | 1.92 | 2.25          | 1.55                         | <0.01    | 0.62 | 0.002 |
| P                                | 0.69       | -0.19 | -0.52 | 1.11    | 1.08 | 1.07 | 0.24                   | 0.13 | 0.10 | 1.09          | 0.17                         | 0.49     | 0.85 | 0.61  |
| N                                | -0.15      | 2.67  | -2.57 | 1.25    | 1.38 | 1.14 | 0.12                   | 0.23 | 0.10 | 1.26          | 0.19                         | 0.88     | 0.01 | 0.01  |
| C <sub>орг</sub>                 | 0.80       | -1.03 | 0.24  | 1.04    | 1.00 | 1.03 | 0.10                   | 0.11 | 0.05 | 1.02          | 0.09                         | 0.42     | 0.30 | 0.81  |
| Лигнин                           | -0.46      | 0.62  | -0.16 | 2.12    | 2.45 | 2.21 | 1.30                   | 1.31 | 1.36 | 2.26          | 1.29                         | 0.65     | 0.54 | 0.87  |

Примечание: Ф – фоновые леса, Д – дефолирующие леса, Р – редколесья, *p* – показатель достоверности отличия V-критерия от общего среднего

Опад в фоновых условиях через 1 и 2 года разложения отличается от опада дефолирующих лесов и редколесий достоверно более высоким КО для Ca, Mg, Mn, Zn и низким КО для Ni и Cu (Таблица 5.2). Растительные остатки в дефолирующих лесах через 2 года разложения отличались самым высоким КО для N и самым низким КО для Mg, а опад редколесий характеризовался самым высоким КО для Al, Ni, и Cu и самым низким КО для N, Ca, Mn, Zn. Низкий КО для Mg в опаде дефолирующих лесов обусловлен значительным снижением его содержания в ходе разложения вследствие влияния кислотных осадков. При этом в техногенных редколесьях оно могло частично компенсироваться поступлением соединений этого элемента с выбросами комбината и/или с пылью из почв, которые отличаются в редколесьях высоким валовым содержанием основных катионов (Лукина, Никонов, 1996). Высокий КО для N в дефолирующих лесах можно объяснить вымыванием соединений азота из поврежденных крон деревьев, тогда как в техногенных редколесьях влияние крон на циклы элементов очень незначительно.

Информативным показателем изменения потоков соединений элементов питания в ходе разложения служат потери/накопление элементов с учетом потери массы опада. В фоновых условиях наибольшие уровни накопления в ходе разложения характерны для лигнина и Fe, а наибольший уровень потерь – для K, Mg, Ni и Cu. В дефолирующих лесах высоким уровнем накопления отличаются лигнин, Fe, Ni и Cu, а наибольшие потери характерны для K и Mg. В техногенных редколесьях интенсивнее всего накапливаются Fe, Al, Ni и Cu, а самые высокие потери характерны K, Mg и Mn.

Опад в фоновых условиях через 2 года разложения отличается от растительных остатков в дефолирующих лесах и редколесьях высоким уровнем потерь N, Al, Ni и Cu и низким – Ca, Mg, Mn (Таблица 5.2). Через 2 года разложения опад в дефолирующих лесах в наиболее значительной степени обеднялся Mg и обогащался N, в техногенных редколесьях отличался самым высоким уровнем обеднения Ca, Mn и низким –  $C_{org}$ , а также высоким уровнем обогащения Al, Ni, Cu и Fe. Эти различия в основном объясняются так же, как и различия в коэффициентах обогащения, при этом важное значение имеют и различия в потере массы опада. Относительно высокие потери азота в фоновых условиях, как и низкие потери органического углерода в техногенных редколесьях, объясняются разницей в скорости потери массы опада, которая снижается в условиях загрязнения.

Сравнение данных показало, что в опаде вечнозеленых растений после двух лет его разложения соотношение C:N возрастало от 74 до 89, лигнин:N – от 46 до 66, N:P – от 13 до 15 в фоновых условиях и редколесьях, соответственно (Таблица 5.3). Таким образом, стехиометрические соотношения лигнин:N, C:N и N:P возрастали в условиях загрязнения по сравнению с фоновыми, характеризуя ухудшение качества опада.

Таблица 5.3 – Соотношения C:N, лигнин:N, C:P и N:P в растительных остатках вечнозелёных растений (*Pinus sylvestris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*)

|          | Фон       |          | Дефолирующие леса |          | Техногенные редколесья |           |
|----------|-----------|----------|-------------------|----------|------------------------|-----------|
|          | 1 год     | 2 год    | 1 год             | 2 год    | 1 год                  | 2 год     |
| C:N      | 74*± 6**  | 70 ± 8   | 78 ± 4            | 70 ± 2   | 89 ± 6                 | 89 ± 4    |
| C:P      | 895 ± 102 | 877 ± 76 | 954 ± 50          | 920 ± 23 | 1329 ± 118             | 1305 ± 73 |
| N:P      | 12 ± 1    | 13 ± 0.3 | 12 ± 0.4          | 13 ± 0.3 | 15 ± 1                 | 15 ± 1    |
| Лигнин:N | 45 ± 2    | 46 ± 3   | 53 ± 2            | 55 ± 2   | 63 ± 3                 | 66 ± 3    |

Примечание: \* – среднее, \*\* – стандартная ошибка

### 5.3. Сравнение скорости разложения опада в ельниках и сосняках на северном пределе распространения на разных стадиях техногенной дигрессии

Сравнительный анализ результатов оценки скорости разложения растительных остатков хвойных лесов показал, что опад вечнозеленых растений еловых лесов (хвоя ели, листья брусники и вороники) в фоновых условиях в течение двух лет разлагался заметно быстрее, чем сосновых (хвоя сосны, листья брусники и вороники) (Таблица 5.4). Различия в скорости разложения опада в фоновых условиях связаны с его качеством: опад вечнозелёных растений еловых лесов, как и почвы (Лукина и др., 2008), богаче элементами питания, при этом отношения C:N и лигнин:N в опаде еловых лесов уже, чем в сосновых. Максимальных значений потери массы опада достигают в межкروновых пространствах ельников, а самая низкая скорость деструкции наблюдается под кронами сосновых деревьев. Вероятной причиной медленного разложения в подкروновых пространствах как еловых, так и сосновых лесов является менее значительная по сравнению с межкроновыми пространствами биомасса грибов в вегетационный период, что продемонстрировано для наших объектов исследований ранее (Полянская и др., 2001; Никонов и др., 2001). Однако в сосновых лесах осенью эти внутрибиогеоценотические различия сглаживаются или даже имеют обратный характер. Известно, что основными агентами разложения являются сапротрофные грибы (Hobbie et al., 1999), хотя, согласно последним данным, микоризные грибы могут принимать участие в разложении растительных остатков и конкурировать с сапротрофами за жизненное пространство (реализованные ниши) (Bödeker et al., 2016). В проведенных ранее микробиологических исследованиях на наших объектах (Полянская и др., 2001; Никонов и др., 2001; Фомичева и др., 2006) оценивалась как общая биомасса грибов, так и доля базидиомицетов (Никонов и др., 2006), которая оказалась значительно выше под кронами. К базидиомицетам относятся доминирующие в бореальных лесах эктомикоризные грибы (Read,

1992). Можно предположить, что доля микоризных грибов выше под кронами, а доля сапротрофных грибов, эффективнее разлагающих свежий опад (Bödeker et al., 2016), напротив, выше в межкроновых пространствах, что объясняет более высокие скорости разложения на этих участках. Другой причиной более активного разложения растительных остатков в межкроновых пространствах может быть разрушение под действием света таких хромофорных структур, как полифенолы (Горбачева и др., 2006), содержание которых в опаде вечнозелёных растений весьма высокое, что приводит к ускорению деструкции растительных остатков. Важным фактором, который влияет на скорость разложения, является температура почв. В период проведения эксперимента по разложению температурный режим на объектах исследований не оценивался, однако измерения 2013 г. показали, что температура почв под кронами ели в период с октября по апрель значительно ниже, чем в межкроновых пространствах; различия зимой могли достигать 4°C, что связано с менее мощным снежным покровом (Lukina et al, 2017). Сходные результаты на объектах исследований получены в период 2015-2018 гг. и в еловых, и в сосновых лесах, причем внутрибиогеоценотические различия в температуре почв проявились и в летний период (наши неопубликованные данные). Таким образом, температурный режим может также объяснять пониженную скорость разложения под кронами ели и сосны по сравнению с межкроновыми пространствами. При этом, согласно среднемесячным оценкам, почвы под кронами ели оказались на 1-2°C холоднее, чем под кронами сосны, однако скорость разложения растительных остатков выше в еловых лесах, что подчеркивает большое значение качества опада в процессах разложения.

Таблица 5.4 – Потери массы, элементов и лигнина и коэффициенты обогащения элементами и лигнином активных фракций опада (хвоя, листья) вечнозелёных растений (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*) в хвойных лесах на разных стадиях дигрессии

| Показатель   | V-критерий |       |       | Среднее |     |      | Стандартное отклонение |     |     | Общее среднее |     |      | Общее стандартное отклонение |    |     | p     |      |       |
|--|------------|-------|-------|---------|-----|------|------------------------|-----|-----|---------------|-----|------|------------------------------|----|-----|-------|------|-------|
|  | Ф          | Д     | Р     | Ф       | Д   | Р    | Ф                      | Д   | Р   | Ф             | Д   | Р    | Ф                            | Д  | Р   | Ф     | Д    | Р     |
| Потери массы, %  |            |       |       |         |     |      |                        |     |     |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |
| Е-БГЦ, мк, n=3-9   | 3.86       | 1.02  | 0.35  | 37      | 23  | 18   | 3                      | 8   | 11  | 31            | 22  | 17   | 6                            | 6  | 8   | <0.01 | 0.31 | 0.73  |
| Е-БГЦ, пк, n=3-6   | -0.26      | -1.31 | -0.24 | 31      | 19  | 17   | 5                      | 4   | 8   |               |     |      |                              |    |     | 0.79  | 0.19 | 0.81  |
| С-БГЦ, мк, n=5-6   | -1.45      | 0.86  | 0.21  | 28      | 24  | 18   | 1                      | 5   | 8   |               |     |      |                              |    |     | 0.15  | 0.39 | 0.83  |
| С-БГЦ, пк, n=6   | -2.66      | -0.71 | -0.36 | 26      | 20  | 16   | 3                      | 4   | 6   |               |     |      |                              |    |     | 0.01  | 0.48 | 0.72  |
| Е-БГЦ, n=15  | 3.44       | -0.13 | 0.14  | 35      | 22  | 18   | 5                      | 7   | 10  | 31            | 22  | 17   | 6                            | 6  | 8   | <0.01 | 0.90 | 0.89  |
| С-БГЦ, n=12  | -3.44      | 0.13  | -0.14 | 27      | 22  | 17   | 3                      | 5   | 7   |               |     |      |                              |    |     | 0.01  | 0.48 | 0.72  |
| Потери элементов и лигнина, % (Е-БГЦ n=6; С-БГЦ n=11-12) |            |       |       |         |     |      |                        |     |     |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |
| Ca*  | 1.48       | 2.25  | 1.60  | 16      | 33  | 34   | 11                     | 19  | 20  | 12            | 23  | 26   | 9                            | 13 | 15  | 0.14  | 0.02 | 0.11  |
| Ca**   | -1.48      | -2.25 | -1.60 | 10      | 17  | 22   | 7                      | 6   | 11  |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |
| Mg*  | -1.39      | 0.86  | 0.35  | 25      | 51  | 43   | 16                     | 16  | 30  | 30            | 48  | 41   | 11                           | 12 | 19  | 0.16  | 0.39 | 0.73  |
| Mg**   | 1.39       | -0.86 | -0.35 | 33      | 46  | 40   | 7                      | 10  | 11  |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |
| K*   | 0.41       | -0.51 | 0.50  | 68      | 64  | 69   | 10                     | 16  | 20  | 66            | 66  | 66   | 11                           | 11 | 16  | 0.68  | 0.61 | 0.62  |
| K**  | -0.41      | 0.51  | -0.50 | 65      | 67  | 65   | 12                     | 7   | 14  |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |
| Al*  | -2.75      | -1.64 | -2.89 | -13     | -52 | -158 | 17                     | 97  | 99  | 1             | -19 | -70  | 15                           | 59 | 90  | 0.01  | 0.10 | <0.01 |
| Al**   | 2.75       | 1.64  | 2.89  | 8       | -2  | -23  | 8                      | 15  | 29  |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |
| Fe*  | -0.05      | -0.79 | -2.08 | -50     | -89 | -247 | 84                     | 148 | 197 | -50           | -65 | -143 | 57                           | 89 | 148 | 0.96  | 0.43 | 0.04  |
| Fe**   | 0.05       | 0.79  | 2.08  | -49     | -53 | -86  | 42                     | 44  | 75  |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |
| Mn*  | -0.56      | 2.33  | 0.70  | 9       | 54  | 48   | 13                     | 25  | 36  | 11            | 37  | 42   | 10                           | 22 | 24  | 0.58  | 0.02 | 0.48  |
| Mn**   | 0.56       | -2.33 | -0.70 | 12      | 28  | 39   | 8                      | 14  | 15  |               |     |      |                              |    |     |       |      |       |

| Показатель   | V-критерий |       |       | Среднее |      |      | Стандартное отклонение |      |      | Общее среднее |      |      | Общее стандартное отклонение |      |      | p    |      |       |
|--|------------|-------|-------|---------|------|------|------------------------|------|------|---------------|------|------|------------------------------|------|------|------|------|-------|
|  | Ф          | Д     | Р     | Ф       | Д    | Р    | Ф                      | Д    | Р    | Ф             | Д    | Р    | Ф                            | Д    | Р    | Ф    | Д    | Р     |
| Потери элементов и лигнина, % (Е-БГЦ n=6; С-БГЦ n=11-12) |            |       |       |         |      |      |                        |      |      |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| Zn*  | 1.05       | -0.53 | -2.14 | 16      | 10   | -22  | 10                     | 15   | 49   | 14            | 12   | 2    | 7                            | 13   | 34   | 0.29 | 0.60 | 0.03  |
| Zn**   | -1.05      | 0.53  | 2.14  | 12      | 14   | 16   | 5                      | 12   | 12   |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| Ni*  | -0.53      | -1.77 | -1.86 | 25      | -121 | -189 | 52                     | 155  | 179  | 32            | -62  | -109 | 37                           | 97   | 127  | 0.59 | 0.08 | 0.06  |
| Ni**   | 0.53       | 1.77  | 1.86  | 35      | -33  | -65  | 29                     | 31   | 64   |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| Cu*  | -1.61      | -1.95 | -1.85 | 2       | -466 | -759 | 47                     | 599  | 922  | 22            | -215 | -384 | 36                           | 375  | 600  | 0.11 | 0.05 | 0.06  |
| Cu**   | 1.61       | 1.95  | 1.85  | 32      | -90  | -179 | 26                     | 56   | 139  |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| P*   | 0.02       | 1.06  | -1.92 | 19      | 24   | -7   | 16                     | 21   | 21   | 19            | 19   | 5    | 15                           | 14   | 18   | 0.98 | 0.29 | 0.05  |
| P**  | -0.02      | -1.06 | 1.92  | 19      | 16   | 11   | 15                     | 9    | 14   |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| N*   | 0.33       | 1.40  | -2.93 | 10      | 1    | -15  | 5                      | 4    | 12   | 9             | -4   | -1   | 8                            | 11   | 14   | 0.74 | 0.16 | <0.01 |
| N**  | -0.33      | -1.40 | 2.93  | 8       | -7   | 6    | 10                     | 13   | 8    |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| C <sub>орг</sub> *                                       | 1.93       | -0.79 | 1.34  | 33      | 17   | 20   | 11                     | 16   | 8    | 27            | 20   | 17   | 9                            | 13   | 7    | 0.05 | 0.43 | 0.18  |
| C <sub>орг</sub> **                                      | -1.93      | 0.79  | -1.34 | 24      | 22   | 15   | 7                      | 12   | 6    |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| Лигнин*  | 0.10       | 0.21  | -0.77 | -51     | -80  | -118 | 76                     | 86   | 112  | -54           | -88  | -91  | 88                           | 98   | 102  | 0.92 | 0.83 | 0.44  |
| Лигнин**   | -0.10      | -0.21 | 0.77  | -56     | -91  | -77  | 97                     | 106  | 98   |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| Коэффициент обогащения (Е-БГЦ n=6; С-БГЦ n=11-12)        |            |       |       |         |      |      |                        |      |      |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| Ca*  | 0.52       | -1.99 | -1.41 | 1.27    | 0.87 | 0.81 | 0.16                   | 0.28 | 0.22 | 1.25          | 1.00 | 0.90 | 0.12                         | 0.19 | 0.20 | 0.60 | 0.05 | 0.16  |
| Ca**   | -0.52      | 1.99  | 1.41  | 1.24    | 1.06 | 0.96 | 0.11                   | 0.09 | 0.17 |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |
| Mg*  | 2.34       | -0.77 | -0.43 | 1.13    | 0.63 | 0.68 | 0.22                   | 0.22 | 0.32 | 0.99          | 0.67 | 0.71 | 0.18                         | 0.17 | 0.21 | 0.02 | 0.44 | 0.67  |
| Mg**   | -2.34      | 0.77  | 0.43  | 0.92    | 0.70 | 0.73 | 0.10                   | 0.14 | 0.12 |               |      |      |                              |      |      |      |      |       |

Таблица 5.4 – Продолжение

| Показатель  | V-критерий |       |       | Среднее |      |       | Стандартное отклонение |      |       | Общее среднее |      |      | Общее стандартное отклонение |      |      | <i>p</i> |      |       |
|---|------------|-------|-------|---------|------|-------|------------------------|------|-------|---------------|------|------|------------------------------|------|------|----------|------|-------|
|   | Ф          | Д     | Р     | Ф       | Д    | Р     | Ф                      | Д    | Р     | Ф             | Д    | Р    | Ф                            | Д    | Р    | Ф        | Д    | Р     |
| Коэффициент обогащения (Е-БГЦ n=6; С-БГЦ n=11-12) |            |       |       |         |      |       |                        |      |       |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| К*  | 0.12       | 0.33  | -0.54 | 0.49    | 0.45 | 0.37  | 0.13                   | 0.19 | 0.21  | 0.48          | 0.43 | 0.40 | 0.15                         | 0.13 | 0.16 | 0.91     | 0.74 | 0.59  |
| К**   | -0.12      | -0.33 | 0.54  | 0.48    | 0.43 | 0.42  | 0.17                   | 0.11 | 0.14  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| Al*   | 3.22       | 1.59  | 2.71  | 1.72    | 1.94 | 3.34  | 0.27                   | 1.25 | 1.59  | 1.41          | 1.52 | 2.14 | 0.28                         | 0.76 | 1.31 | <0.01    | 0.11 | 0.01  |
| Al**  | -3.22      | -1.59 | -2.71 | 1.26    | 1.32 | 1.49  | 0.10                   | 0.23 | 0.37  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| Fe*   | 0.61       | 0.73  | 2.06  | 2.32    | 2.41 | 4.51  | 1.40                   | 1.88 | 2.74  | 2.14          | 2.12 | 3.08 | 0.90                         | 1.15 | 2.05 | 0.55     | 0.46 | 0.04  |
| Fe**  | -0.61      | -0.73 | -2.06 | 2.04    | 1.97 | 2.30  | 0.58                   | 0.59 | 1.03  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| Mn*   | 1.98       | -2.23 | -0.68 | 1.39    | 0.59 | 0.63  | 0.23                   | 0.33 | 0.44  | 1.27          | 0.82 | 0.70 | 0.18                         | 0.29 | 0.30 | 0.05     | 0.03 | 0.50  |
| Mn**  | -1.98      | 2.23  | 0.68  | 1.21    | 0.93 | 0.74  | 0.11                   | 0.20 | 0.21  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| Ni*   | 0.94       | 1.72  | 1.76  | 1.16    | 2.85 | 3.81  | 0.85                   | 2.00 | 2.78  | 0.97          | 2.10 | 2.68 | 0.57                         | 1.27 | 1.91 | 0.35     | 0.09 | 0.08  |
| Ni**  | -0.94      | -1.72 | -1.76 | 0.88    | 1.72 | 2.06  | 0.39                   | 0.48 | 0.90  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| Cu*   | 1.94       | 1.95  | 1.79  | 1.51    | 7.27 | 11.73 | 0.78                   | 7.68 | 13.69 | 1.12          | 4.05 | 6.41 | 0.58                         | 4.81 | 8.79 | 0.05     | 0.05 | 0.07  |
| Cu**  | -1.94      | -1.95 | -1.79 | 0.93    | 2.43 | 3.50  | 0.35                   | 0.68 | 1.92  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| P*  | 0.92       | -1.31 | 3.04  | 1.23    | 0.96 | 1.32  | 0.22                   | 0.23 | 0.11  | 1.15          | 1.04 | 1.16 | 0.23                         | 0.18 | 0.16 | 0.36     | 0.19 | <0.01 |
| P**   | -0.92      | 1.31  | -3.04 | 1.11    | 1.08 | 1.07  | 0.24                   | 0.13 | 0.10  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| N*  | 1.87       | -1.12 | 2.92  | 1.37    | 1.26 | 1.44  | 0.08                   | 0.08 | 0.19  | 1.29          | 1.34 | 1.24 | 0.12                         | 0.20 | 0.20 | 0.06     | 0.26 | <0.01 |
| N**   | -1.87      | 1.12  | -2.92 | 1.25    | 1.38 | 1.14  | 0.12                   | 0.23 | 0.10  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |
| Лигнин*   | 0.24       | -0.14 | 0.82  | 2.27    | 2.36 | 2.82  | 1.02                   | 1.25 | 1.60  | 2.17          | 2.42 | 2.43 | 1.19                         | 1.26 | 1.43 | 0.81     | 0.89 | 0.41  |
| Лигнин**  | -0.24      | 0.14  | -0.82 | 2.12    | 2.45 | 2.21  | 1.30                   | 1.31 | 1.36  |               |      |      |                              |      |      |          |      |       |

Примечание: \* – в растительных остатках еловых биогеоценозов, \*\* – в растительных остатках сосновых биогеоценозов; Е-БГЦ – еловый биогеоценоз, С-БГЦ – сосновый биогеоценоз, Ф – фоновые леса, Д – дефолирующие леса, Р – техногенные редколесья, мк – межкروновые пространства, пк – подкروновые пространства; *p* – показатель достоверности отличия V-критерия от общего среднего



Необходимо отметить, что опад листьев берёзы, в отличие от опада вечнозелёных растений, напротив, быстрее разлагается в сосновых лесах по сравнению с еловыми (Рисунок 5.3). Результаты анализа исходного состава свидетельствуют, что отношение N:P, отрицательно связанное со скоростью разложения, в листьях берёзы сосновых лесов существенно меньше, что, возможно, является одной из причин более активного их разложения. Объяснением различий в скорости разложения ассимилирующих органов берёзы в сосновых и еловых лесах может быть принадлежность берёзы к разным видам. Так, берёза повислая (*B. pendula*) и берёза пушистая (*B. pubescens*) считаются неприхотливыми растениями, однако между ними существуют определенные различия в предпочтениях местообитаний: берёза повислая является более засухоустойчивой и обычно произрастает на возвышенных местах с низким уровнем грунтовых вод и не выносит избыточного увлажнения. Берёза пушистая, наоборот, чаще встречается на пониженных и заболоченных участках с высоким уровнем грунтовых вод и не способна успешно продуцировать не только на сухих, но и на свежих почвах (Лихачев, 1959; Новикова, 2016). Листья *B. pendula*, которая доминирует на сухих и бедных почвах, характерных для сосновых лесов в автоморфных условиях, отличается от листьев *B. pubescens*, доминирующей на более плодородных и влажных почвах еловых лесов, пониженным содержанием полифенолов (Raal et al., 2015), а почки *B. pendula* содержат в восемь раз меньше эфирных масел (Ветчинникова, 2004). Различия в содержании вторичных метаболитов могут объяснять выявленные расхождения в скорости разложения листьев берёзы этих двух видов.

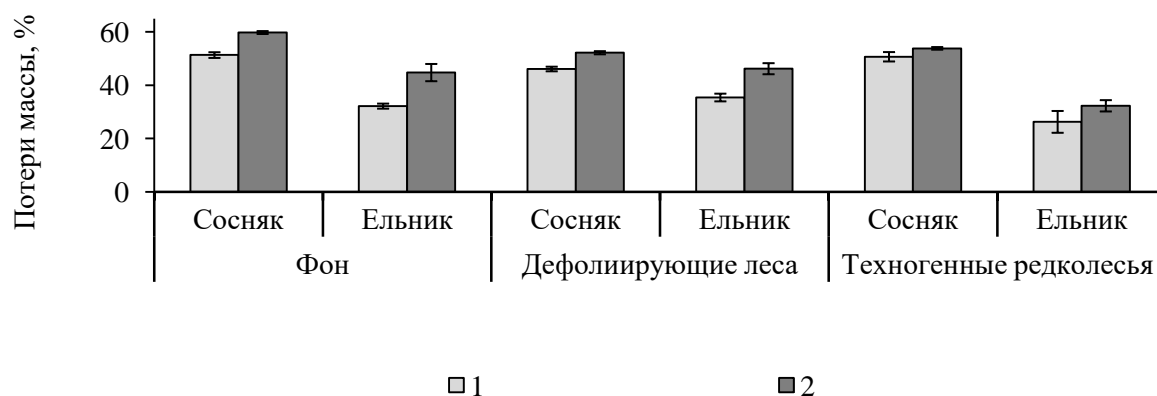


Рисунок 5.3 – Скорость потерь массы листьев берёзы через (1) и (2) года разложения в сосновых и еловых лесах на разных стадиях техногенной дигрессии

В дефолирующих лесах и редколесьях опад еловых и сосновых лесов разлагался с сопоставимыми скоростями, что связано с мощным негативным влиянием воздушного промышленного загрязнения на качество опада и почвенных деструкторов, как микроорганизмов (Полянская и др., 2001; Никонов и др., 2001; Фомичева и др., 2006), так и

почвенных беспозвоночных (Зенкова, 2000). При этом в естественных условиях и условиях загрязнения обнаруживается специфика в КО для разных элементов в сосновых и еловых лесах (Таблица 5.2). Опад еловых лесов на фоновых территориях демонстрирует высокие КО для N, Mg, Mn, Al и Cu через два года разложения. В дефолирующих лесах высокие КО обнаружены для Ca и Mn в сосняках, а для Cu – в ельниках. В техногенных редколесьях опад еловых лесов через 2 года разложения демонстрирует высокие КО для P, N, Al, Fe, Cu, Ni. При этом опад еловых лесов через 2 года разложения в фоновых условиях характеризуется высокими потерями  $C_{org}$  и Al, что обусловлено потерей массы. В дефолирующих лесах наблюдается более активное накопление Cu и Ni и потери Ca, Mn, чем в сосновых лесах, связанные с более высоким уровнем аэротехногенного загрязнения и более ярко выраженными процессами подкисления осадков (Ершов, 2021; Лукина, Никонов, 1996). В техногенных редколесьях можно отметить высокие уровни накопления N, P, Al, Zn, Fe, Ni и Cu через 2 года разложения, которые, предположительно, можно объяснить обогащением растительных остатков этими элементами в результате более эффективного связывания их органическими соединениями, в том числе лигнином, о чем свидетельствуют стехиометрические соотношения C:N – 60 в ельниках против 89 в сосняках и лигнин:N – 49 в ельниках против 66 в сосняках (Lukina et al., 2017).

### **Выводы**

1. В сосновых лесах, подверженных многолетнему воздушному промышленному загрязнению, наблюдается снижение исходных концентраций Ca, Mg, Mn и Zn, повышение концентраций Ni и Cu, что приводит к снижению скорости разложения опада листьев вечнозелёных кустарничков и хвои сосны с 27% в фоновых условиях до 17% в техногенных редколесьях; листьев берёзы – с 60 до 55%, соответственно.

2. В условиях загрязнения в опаде дефолирующих сосновых лесов и редколесий по сравнению с фоновыми условиями наблюдается накопление в процессе разложения Fe, Al, Ni и Cu, потери Ca, K, Mg и Mn и увеличение соотношений C:N, лигнин:N и N:P, что характеризует ухудшение качества опада в ходе разложения.

3. Качество опада, определяемое как формацией лесов (сосновые или еловые), так и видовыми особенностями растений, приводит к различиям в скорости разложения. Опад вечнозеленых растений еловых лесов с более высоким содержанием элементов питания и более узкими отношениями C:N и лигнин:N в фоновых условиях в течение двух лет разлагался быстрее, чем сосновых. При этом в сосновых лесах опад листьев *B. pendula* с меньшим

исходным отношением N:P разлагался активнее по сравнению опадом листьев *B. pubescens*, доминирующей в ельниках.

4. Мощное негативное влияние аэротехногенного загрязнения привело к нивелированию различий в темпах потери массы опада между еловыми и сосновыми дефолиирующими лесами и редколесьями. В дефолиирующих ельниках наблюдаются более активное накопление Cu и Ni и значительные потери Ca и Mn в ходе разложения опада по сравнению с сосняками, что, может быть связано с более высоким уровнем аэротехногенного загрязнения и более выраженным подкислением осадков в ельниках.

## ВЫВОДЫ

1. В дефолирующих лесах и техногенных редколесьях выявлены четкие тенденции к увеличению общей массы опада и опада хвои и коры сосны в многолетней динамике, что, несмотря на снижение выбросов, связано с ослаблением деревьев, преждевременным отмиранием отдельных органов деревьев, а также повышением возраста и, соответственно, фитомассы древостоев. В условиях загрязнения, по сравнению с фоновыми условиями, в древесном опаде увеличивается масса фракций листьев и семян берёзы, что в дефолирующих лесах связано с возрастанием вклада берёзы в состав древостоя и подроста, а в техногенных редколесьях свидетельствует об усыхании берёзы в период наблюдений.

2. В условиях воздушного загрязнения наблюдается значительное увеличение отношения массы опада хвои сосны к массе хвои текущего года за 20 лет, что свидетельствует об интенсификации процесса дефолиации в связи с длительным воздействием воздушного загрязнения.

3. В фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении масса древесного опада его фракционный и химический состав характеризуются значительной сезонной изменчивостью: в тёплый период в опаде преобладают хвоя и кора сосны; в зимний период увеличивается вклад коры и ветвей, что объясняется механическим воздействием снеговых масс. Выявлено изменение сезонной динамики химического состава опада под влиянием аэротехногенного загрязнения, проявляющееся в накоплении Mg и K в хвойном опаде тёплого периода, что может объясняться нарушением процессов ретранслокации элементов внутри деревьев.

4. Размеры и структура древесного опада характеризуются значительной внутрибиогеоценотической изменчивостью: в древостоях всех стадий дигрессии и в фоновых условиях в опаде под кронами преобладают хвоя, ветки, шишки и кора сосны, между крон деревьев – хвоя сосны. Аэротехногенное загрязнение вызвало увеличение массы опада хвои под кронами дефолирующих лесов.

5. Внутрибиогеоценотической изменчивостью характеризуется и химический состав опада хвои сосны: в фоновых условиях под кронами опад содержит больше K и P, что объясняется вымыванием и выщелачиванием подвижных соединений этих элементов питания из крон и стволов, между крон – больше Fe, Zn, Ni и Cu в связи с фоновым воздушным загрязнением. В условиях высокого уровня загрязнения в опаде под кронами содержится больше Ca, Mg, K, Mn, P, N и S, что объясняется более интенсивными процессами выщелачивания элементов питания из крон.

6. Разложение опада хвои сосны в условиях загрязнения замедляется по сравнению с фоновыми условиями вследствие снижения исходных концентраций Ca, Mg, Mn и Zn, повышения концентраций Ni и Cu, а также накопления в процессе разложения Fe, Al, Ni и Cu, потерь Ca, K, Mg и Mn и увеличения соотношений C:N, лигнин:N и N:P.

7. Сравнение процессов разложения опада в сосновых и еловых лесах выявило различия, связанные с качеством растительного материала, обусловленного типом леса и видовыми особенностями. В фоновых условиях опад вечнозеленых растений еловых лесов с более высоким содержанием элементов питания и относительно узкими отношениями C:N и лигнин:N разлагался быстрее, чем сосновых. При этом в сосновых лесах опад листьев *B. pendula* с меньшим исходным отношением N:P разлагался активнее, чем опад листьев *B. pubescens* в ельниках.

8. Мощное негативное влияние аэротехногенного загрязнения привело к нивелированию различий в темпах потери массы опада между еловыми и сосновыми дефолирующими лесами и редколесьями. В дефолирующих ельниках наблюдаются более активное накопление Cu и Ni и значительные потери Ca и Mn в ходе разложения по сравнению с сосняками, что объясняется более высоким уровнем аэротехногенного загрязнения и более выраженным подкислением осадков в ельниках.

9. Результаты исследования наглядно демонстрируют необходимость учета сезонной и пространственной изменчивости процессов формирования и разложения древесного опада, связывающего древесный ярус растительности с почвой в лесных экосистемах, для достоверной оценки динамики состояния лесных экосистем в естественных условиях и при аэротехногенном загрязнении.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамова, Е. Р. Разложение опада в постпирогенных лиственничниках хребта Тукурингра (Верхнее Приамурье) / Е. Р. Абрамова, С. В. Брянин, А. В. Кондратова // Сибирский лесной журнал. – 2018. – № 2. – С. 71–77.
2. Алексеев, В. А. Влияние загрязнения на изменение морфоструктуры деревьев / В. А. Алексеев, И. В. Лянгузова // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. – Л.: Наука, 1990. – С. 87–94.
3. Алексеева, А. А. Применение листового опада в качестве сорбционного материала для ликвидации аварийных нефтяных разливов / А. А. Алексеева, С. В. Степанова // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. Сорбционная очистка от вредных примесей. – 2015. – № 7. – С. 9–13.
4. Алисов, Б. П. Курс климатологии. Часть III. Климаты земного шара. Учебное пособие для государственных университетов и гидрометеорологических институтов / Б. П. Алисов, И. А. Берлин, В. М. Михель; под ред. Е. С. Рубинштейн. – Л.: Гидрометеиздат, 1954. – 321 с.
5. Ананьева, С. И. Кольская горно-металлургическая компания (промышленные площадки «Никель» и «Заполярный»): влияние на наземные экосистемы / С. И. Ананьева, Е. А. Белова, А. Г. Булычев, И. А. Булычева, А. А. Заколдаева, И. В. Зацаринный, Л. Г. Исаева, А. Ю. Косякова, М. С. Ларькова, Н. В. Лукина, А. В. Мерщев, Н. В. Поликарпова, О. С. Трушицына, И. С. Собчук, Т. А. Сухарева, О. А. Хлебосолова; под общ. ред. О. А. Хлебосоловой. – Рязань: НП «Голос губернии», 2012. – 92 с.
6. Аникеев, Д. Р. Дифференциация деревьев сосны обыкновенной по комплексу признаков женской репродуктивной системы в условиях промышленного загрязнения / Д. Р. Аникеев, Л. Г. Бабушкина // Лесоведение. – 1997. – № 5. – С. 43–50.
7. Аникеев, Д. Р. Состояние репродуктивной системы сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении / Д. Р. Аникеев, Л. Г. Бабушкина, Г. В. Зуева. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. акад., 2000. – 81 с.
8. Артемкина, Н. А. Содержание лигнина и целлюлозы в опаде и подстилке ненарушенных и подверженных техногенному загрязнению северотаежных сосновых лесов / Н. А. Артемкина // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. – 2018. – № 15. – С. 418–421.
9. Архипов, Е. В. Динамика накопления лесных горючих материалов в сосновых лесах Казахского мелкосопочника / Е. В. Архипов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2014. – № 9 (119). – С. 64–68.
10. Атлас Мурманской области. – Москва: изд-во Главного Управления Геодезии и Картографии при Совете Министров СССР, 1971. – 44 с.

11. Базилевич, Н. И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова, В. В. Смирнов, Л. Е. Родин, Н. Т. Нечаева, Ф. И. Левин; под ред. А.А. Роде. – М.: Мысль, 1978. – 185 с.
12. Барбер, С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. Механистический подход / С. А. Барбер; пер. с англ. Ю. Я. Мазеля; под ред. и с предисл. Э. Е. Хавкина. – М.: Агропромиздат, 1988. – 376 с.
13. Белов, Н. П. Почвы Мурманской области. / Н. П. Белов, А.В. Барановская. – Л.: Наука, 1969. – 147 с.
14. Бергман, И. Е. Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах / И. Е. Бергман, Е. Л. Воробейчик // Лесоведение. – 2017. – № 1. – С. 24–38.
15. Бессонова, В. П. Запас макроэлементов (Р, К, Са, Mg) и азота в опаде и подстилке в противозерозионном насаждении *Robinia pseudoacacia* L. / В. П. Бессонова, М. В. Немченко, В. В. Ткач // Вестник Донского государственного аграрного университета. – 2017. – Вып. № 1 (23.1). – Ч. 1. Сельскохозяйственные науки. – С. 42–50.
16. Бобкова, К. С. Роль лесной подстилки в функционировании хвойных экосистем Европейского Севера [Электронный ресурс] / К. С. Бобкова // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2000. – № 9 (35) – Режим доступа: <https://ib.komisc.ru/add/old/t/ru/ir/vt/00-35/05.html>
17. Боев, В. А. Ртуть в листовом опаде подтаежных лесов на фоновой территории / В. А. Боев, Н. В. Барановская, В. В. Боев // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. – 2018. – Т. 329. – № 8. – С. 124–131.
18. Болдескул, А. Г. Роль древесных видов в процессах функционирования ландшафтов чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья / А. Г. Болдескул, Е. П. Кудрявцева, В. С. Аржанова // Сибирский экологический журнал. – 2015. – № 3. – С. 355–362.
19. Бондарева, Л. Г. Новые данные уровня загрязнения аэрозольными выпадениями трития в ближней зоне влияния горно-химического комбината ГК Росатома / Л. Г. Бондарева, А. И. Рубайло // Доклады академии наук. – 2016. – Т. 467. – № 1. – С. 67–70.
20. Брянин, С. В. Опад фитомассы в постпирогенных лиственничниках Зейского заповедника (Верхнее Приамурье) / С. В. Брянин, Е. Р. Абрамова // Сибирский лесной журнал. – 2017. – № 2. – С. 93–101.
21. Быков, Б. А. Геоботанический словарь. Изд. 2-е, переработ, и доп. / Б. А. Быков. – Алма-Ата: Наука» КазССР, 1973. – 216 с.

22. Ведрова, Э. Ф. Биогеохимическая оценка лесных экосистем в зоне влияния Норильского промышленного комплекса / Э. Ф. Ведрова, Л. В. Мухортова // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 6. – С. 933–944.
23. Ведрова, Э. Ф. Масса подстилки и интенсивность ее разложения в 40-летних культурах основных лесообразующих пород Сибири / Э. Ф. Ведрова, Т. В. Решетникова // Лесоведение. – 2014. – № 1. – С. 42–50.
24. Ветчинникова, Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Л. В. Ветчинникова. – М.: Наука, 2004. – 183 с.
25. Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова / Под. ред. Б. Н. Норина и В. Т. Ярмишко. – Л.: Ботанический институт АН СССР, 1990. – 195 с.
26. Воробейчик, Е. Л. Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения / Е. Л. Воробейчик, П. Г. Пищулин // Почвоведение. – 2011. – № 5. – С. 597–610.
27. Воробейчик, Е. Л. Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения / Е. Л. Воробейчик, П. Г. Пищулин // Почвоведение. – 2009. – № 8. – С. 927–939.
28. Воробейчик, Е. Л. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода / Е. Л. Воробейчик, М. Р. Трубина, Е. В. Хантемирова, И. Е. Бергман // Экология. – 2014. – № 6. – С. 448–458.
29. Воробейчик, Е. Л. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке / Е. Л. Воробейчик, П. Г. Пищулин // Экология. – 2016. – № 5. – С. 323–334.
30. Воробьева, И. Г. Интенсивность процесса деструкции растительного опада в почвах сухих местообитаний / И. Г. Воробьева, А. Н. Наумова // Продуктивность и устойчивость лесных почв: Материалы III международной конференции. – Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 2009. – С. 192–195.
31. Воробьева, Л. А. Химический анализ почв: Учебник. / Л. А. Воробьева. – М.: Изд-во Московского государственного университета, 1998. – 272 с.
32. Ганичева, С. Н. Техногенная дигрессия и восстановительная сукцессия в хвойных лесах Кольского полуострова / С. Н. Ганичева, Н. В. Лукина, В. А. Костина, В. В. Никонов // Лесоведение. – 2004. – № 3. – С. 57–67.
33. Гитарский, М. Л. Влияние промышленных выбросов на поглощение лесами диоксида углерода из атмосферы / М. Л. Гитарский // Метеорология и гидрология. – 2005. – № 11. – С. 33–38.



34. Годовой отчет ПАО «ГМК «Норильский никель» за 2017 год [Электронный ресурс] – 2018. – 311 с. Режим доступа: [https://www.nornickel.ru/upload/iblock/6b6/Godovoy\\_otchet\\_2017.pdf](https://www.nornickel.ru/upload/iblock/6b6/Godovoy_otchet_2017.pdf)
35. Горбачева, Т. Т. Динамика содержания полифенолов при разложении опада и подстилки в ельниках зеленомошных Кольского полуострова / Т. Т. Горбачева, Н. В. Лукина, Н. А. Артемкина // Лесоведение. – 2006. – № 3. – С. 15–23.
36. Горшков, В. В. Влияние атмосферного загрязнения окислами серы на эпифитный лишайниковый покров северотаежных сосновых лесов / В. В. Горшков // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. – Л.: Наука, 1990. – С. 144–159.
37. ГОСТ 18486-87. Государственный стандарт Союза ССР. Лесоводство. Термины и определения. – М.: Издательство стандартов, 1988. – 17 с.
38. Данилова, Е. Г. Переработка березового опада с целью получения товарного продукта (целлюлозы) / Е. Г. Данилова, С. В. Степанова // Вестник технологического университета. – 2017. – Т. 20. – № 7. – С. 37–40.
39. Демин, В. И. Основные климатические тенденции на Кольском полуострове за период инструментальных метеорологических измерений / В. И. Демин // Труды Кольского научного центра РАН. – 2012. – № 2. – С. 98–110.
40. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2014 году. – Мурманск: Министерство природных ресурсов и экологии Мурманской области, 2015. – 177 с.
41. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2020 году. – Мурманск: Министерство природных ресурсов, экологии и рыбного хозяйства Мурманской области, 2021. – 199 с.
42. Дылис, Н. В. Основы биогеоценологии. / Н. В. Дылис – М.: Изд-во Московского ун-та, 1978, – 152 с.
43. Евдокимова, Г. А. Трансформация растительных остатков в почве в зоне воздействия аэротехногенных выбросов алюминиевого завода / Г. А. Евдокимова, Н. П. Мозгова // Почвоведение. – 2013. – № 8. – С. 1005–1015.
44. Евсеева, В. И. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Вып. 2. Мурманская область / В. И. Евсеева, Н. О. Бут; отв. ред. П. В. Власенко. – Л.: Гидрометеиздат, 1988. – 314 с.
45. Ермакова, О. Д. Структура и динамика опада листопадных пород в древостоях северного макросклона хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) / О. Д. Ермакова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11. – №1 (3). – С 377–380.

46. Ершов, В. В. Оценка состава дождевых выпадений в хвойных лесах на северном пределе распространения при аэротехногенном загрязнении / В. В. Ершов, Н. В. Лукина, М. А. Данилова, Л. Г. Исаева, Т. А. Сухарева, В. Э. Смирнов // Экология. – 2020. – № 4. – С. 265–274.
47. Ершов, В. В. Фитогенное варьирование состава атмосферных выпадений и почвенных вод северотаежных лесов в условиях аэротехногенного загрязнения: дисс. ... канд. биол. наук: 1.5.15 / Ершов Вячеслав Вячеславович. – Апатиты, 2021. – 188 с.
48. Забоева, И. В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР / И. В. Забоева. – Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1975. – 344 с.
49. Зенкова, И. В. Структура сообществ беспозвоночных животных в лесных подзолах Кольского полуострова: дисс. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Зенкова Ирина Викторовна. – Апатиты, 2000. – 156 с.
50. Иванов, В. П. Формирование женских шишек и семян *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в зоне воздействия выбросов цементного производства (Брянская обл.) / В. П. Иванов, С. И. Марченко, И. Н. Глазун, Д. М. Паничева, Ю. В. Иванов // Растительные ресурсы. – 2013. – Вып. 4. – С. 547–557.
51. Иванова, А. Е. Изменение целлюлозолитической активности городских почв в связи с изъятием растительного опада (на примере Москвы) / А. Е. Иванова, В. В. Николаева, О. Е. Марфенина // Почвоведение. – 2015. – № 5. – С. 562–570.
52. Иванова, Е. А. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении / Е. А. Иванова, Н. В. Лукина // Лесоведение. – 2017. – № 5. – С. 47–58.
53. Иванова, Е. А. Влияние аэротехногенного загрязнения на скорость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения / Е. А. Иванова, Н. В. Лукина, М. А. Данилова, Н. А. Артемкина, В. Э. Смирнов, В. В. Ершов, Л. Г. Исаева // Лесоведение. – 2019. – № 6. – С. 533–546.
54. Иванова, Е. А. Влияние воздушного промышленного загрязнения на химический состав опада хвои сосны в сосновых лесах на северном пределе распространения / Е. А. Иванова, Н. В. Лукина, В. Э. Смирнов, Л. Г. Исаева // Лесоведение. – 2022. – № 2. – С. 157–171.
55. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
56. Казанцева, М. Н. Особенности репродукции сосны обыкновенной в насаждениях города Тюмени и его зелёной зоне / М. Н. Казанцева // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2005. – № 5. – С. 76–79.
57. Казимиров, Н. И. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии / Н. И. Казимиров, Р. М. Морозова. – Л.: Наука, 1973. – 175 с.

58. Козубов, Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере / Г. М. Козубов. – Л.: Наука, 1974. – 133 с.
59. Колмогорова, Е. Ю. Некоторые особенности химического состава опада сосны обыкновенной, произрастающей в условиях породного отвала / Е. Ю. Колмогорова, В. И. Уфимцев // Успехи современного естествознания. – 2018. – № 11. – Ч. 2. – С. 267–272.
60. Кольская энциклопедия [Электронный ресурс] – Мурманск, 2008 – Режим доступа: <http://ke.culture.gov-murman.ru/>
61. Комиссаров, М. А. Распределение и миграция радиоцезия в склоновых ландшафтах через 3 года после аварии на АЭС Фукусима-1 / М. А. Комиссаров, Ш. Огура // Почвоведение. – 2017. – № 7. – С. 886–896.
62. Копылова, Л. Ю. Накопление тяжелых металлов в древесных растениях на урбанизированных территориях восточного Забайкалья: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Копылова Любовь Викторовна. – Улан-Удэ, 2012. – 24 с.
63. Кузнецов, М. А. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике / М. А. Кузнецов // Лесоведение. – 2010. – № 6. – С. 54–60.
64. Кузнецов, М. А. Растительный опад как компонент биологического круговорота углерода в заболоченных хвойных сообществах средней тайги / М. А. Кузнецов, А. Ф. Осипов // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – № 9. – С. 10–12.
65. Ларионова, А. А. Влияние азота на минерализацию и гумификацию лесных опавов в модельном эксперименте / А. А. Ларионова, А. К. Квиткина, С. С. Быховец, В. О. Лопес-де-Гереню, Ю. Г. Колягин, В. В. Каганов // Лесоведение. – 2017. – № 2. – С. 128–139.
66. Лиханова, Н. В. Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на вырубках ельников средней тайги / Н. В. Лиханова // Известия ВУЗов. Лесной журнал. – 2014. – № 3. – С. 52–66.
67. Лихачев, А. И. Некоторые данные по биологии берёз пушистой и бородавчатой / А. И. Лихачев // Уч. зап. Орловск. пед. ин-та. – 1959. – Т. 14. – Вып. 5. – С. 107–119.
68. Луганский, Н. А. Лесоведение: учебн. пособие / Н. А. Луганский, С. В. Залесов, В. Н. Луганский. – Екатеринбург: изд-во УГЛУ, 2010. – 432 с.
69. Лукина, Н. В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения: в 2-х ч. / Н. В. Лукина, В. В. Никонов. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. – Ч. 1. – 213 с.; – Ч. 2. – 192 с.
70. Лукина, Н. В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты / Н. В. Лукина, В. В. Никонов. – Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1998. – 316 с.

71. Лукина, Н. В. Питательный режим почв северотаежных лесов / Н. В. Лукина, Л. М. Полянская, М. А. Орлова. – М.: Наука, 2008. – 342 с.
72. Лукина, Н. В. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах / Н. В. Лукина, Т. А. Сухарева, Л. Г. Исаева. – М.: Наука, 2005. – 245 с.
73. Лукина, Н. В. Техногенные сукцессии в лесах Кольского полуострова / Н. В. Лукина, Т. В. Черненькова // Экология. – 2008. – № 5. – С. 329–337.
74. Макарова, О. А. О семеношении хвойных пород в заповедниках Мурманской области / О. А. Макарова, Н. В. Поликарпова, Н. В. Берлина, Л. Г. Исаева, Н. В. Зануздаева, Л. А. Москвичева; под ред. В. А. Сагалаева. // Первые международные Беккеровские чтения: Сборник научных трудов по материалам конференции – Волгоград, 2010. – Ч. 1. – С. 133–136.
75. Манаков, К. Н. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера / К. Н. Манаков, В. В. Никонов. – Л.: Наука, 1981. – 196 с.
76. Мелехов, И. С. Лесоведение: Учебник для вузов / И. С. Мелехов. – М.: Лесная промышленность, 1980. – 408 с.
77. Мироненко, Л. М. Особенности биологического круговорота в древостоях некоторых лесообразующих пород Северной Евразии: математическое исследование / Л. М. Мироненко // Пятая национальная научная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» ЭкоМатМод-2017. – Пущино: ИФХиБПП РАН, 2017. – С. 125–127.
78. Мохначёв, П. Е. Особенности репродукции сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в условиях загрязнения магнетитовой пылью / П. Е. Мохначёв, С. Г. Махнёва, С. Л. Менщиков // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. Агрономия и лесное хозяйство. – 2013. – № 3(41). – С. 8–9.
79. Некрасова, Т. П. Семенные годы и проблема прогноза урожаев у хвойных древесных пород / Т. П. Некрасова // Труды по лесному хозяйству. Западно-сибирский филиал АН СССР. – 1957. – Вып. 3. – С. 185–191.
80. Никонов, В. В. Особенности распространения микроорганизмов в Al-Fe-гумусовых подзолах северотаежных еловых лесов: природные и техногенные аспекты / В. В. Никонов, Н. В. Лукина, Л. М. Полянская, А. Н. Паникова // Микробиология. – 2001. – Т. 70. – № 3. – С. 319–328.
81. Никонов, В. В. Рассеянные элементы в бореальных лесах / В. В. Никонов, Н. В. Лукина, В. С. Безель, Е. А. Бельский, А. Ю. Беспалова, А. В. Головченко, Т. Т. Горбачева, Т. Г. Добровольская, В. В. Добровольский, Н. В. Зукерт, Л. Г. Исаева, А. Г. Лапенис, И. А. Максимова, О. Е. Марфенина, А. Н. Паникова, Д. Л. Пинский, Л. М. Полянская, Е. Стайннес, А.

И. Уткин, М. В. Фронтасьева, В. В. Цибульский, И. Ю. Чернов, М. А. Яценко-Хмелевская. – М.: Наука, 2004. – 616 с.

82. Никонов, В. В. Численность и биомасса почвенных микроорганизмов северотаежных сосновых лесов при пирогенной сукцессии / В. В. Никонов, Н. В. Лукина, Л. М. Полянская, О. А. Фомичева, Л. Г. Исаева, Д. Г. Звягинцев // Почвоведение. – 2006. – № 4. – С. 484–494.

83. Новикова, М. А. Особенности естественного возобновления березы в условиях Ленинградской и Тверской областей: дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Новикова Мария Александровна. – Санкт-Петербург, 2016. – 156 с.

84. Осипов, А. Ф. Запасы и потоки органического углерода в экосистеме спелого сосняка черничного средней тайги / А. Ф. Осипов // Сибирский лесной журнал. – 2017. – № 2. – С. 70–80.

85. Переверзев, В. Н. Лесные почвы Кольского полуострова / В. Н. Переверзев. – М.: Наука, 2004. – 232 с.

86. Петроченко, К. А. Вермикомпост на основе листового опада – перспективное кальциевое удобрение / К. А. Петроченко, А. В. Куровский, А. С. Бабенко, Ю. Е. Якимов // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2015. – № 2 (30). – С. 20–34.

87. Полянская, Л. М. Микроорганизмы Al-Fe-гумусовых подзолов сосняков лишайниковых в условиях аэротехногенного загрязнения / Л. М. Полянская, В. В. Никонов, Н. В. Лукина, А. Н. Паникова, В. Г. Звягинцев // Почвоведение. – 2001. – № 2. – С. 215–226.

88. Помогайбин, Е. А. Влияние деревьев рода *Juglans* L. на целлюлозоразрушающую активность почвы в условиях дендрария ботанического сада Самарского университета / Е. А. Помогайбин, А. В. Помогайбин // Самарский научный вестник. – 2018. – Т. 7. – № 1 (22). – С. 105–109.

89. Рахлеева, А. А. Динамика зоомикробных комплексов при разложении растительного опада в ельниках Южной тайги / А. А. Рахлеева, Т. А. Семенова, Б. Р. Стриганова, В. А. Терехова // Почвоведение. – 2011. – № 1. – С. 44–55.

90. Решетникова, Т. В. Лесные подстилки как депо биогенных элементов / Т. В. Решетникова // Вестник КрасГАУ. – 2011. – № 12. – С. 74–81.

91. Родин, Л. Е. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах / Л. Е. Родин, Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. – Л.: Наука, 1967. – 145 с.

92. Сазонова, Т. А. Морфофизиологическая реакция деревьев сосны обыкновенной на промышленное загрязнение / Т. А. Сазонова, В. Б. Придача, Е. Н. Теребова, С. М. Шредерс, С. В. Колосова, Т. Ю. Таланова // Лесоведение. – 2005. – № 3. – С. 11–19.

93. Сазонова, Т. А. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной / Т. А. Сазонова, В. К. Болондинский, В. Б. Придача; РАН, Карельский науч. центр. Ин-т леса. – Петрозаводск: Verso, 2011. – 207 с.

94. Свергузова, С. В. Использование листового опада каштанов для извлечения ионов никеля из растворов / С. В. Свергузова, Ж. А. Сапронова, А. В. Святченко // Сборник докладов III Международной научно-технической конференции «Энерго- и ресурсосберегающие экологически чистые химико-технологические процессы защиты окружающей среды». – Белгород: Изд-во «Белгородский государственный технологический университет им. В.Г. Шухова», 2017. – С. 84–89.
95. Семко, А. П. Гидротермический режим почв лесной зоны Кольского полуострова / А. П. Семко. – Апатиты, 1982. – 142 с.
96. Силайчева, М. В. Изучение возможности многократного использования кленового опада в качестве сорбционного материала для очистки модельной воды от ионов железа (II) / М. В. Силайчева, С. В. Степанова // Достижения вузовской науки. Экология и науки о земле. – 2016. – № 23. – С 230–235.
97. Смирнова, Н. В. Влияние солей натрия и железа на минерализацию опада берёзы в инкубационном эксперименте / Н. В. Смирнова, А. В. Тиунов, Т. В. Нечаева, С. А. Худяев, В. С. Крутень, И. И. Любечанский; отв. ред. А. И. Сысо. // Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 110-летию выдающегося организатора науки и первого директора ИПА СО РАН Р.В. Ковалева «Почвенные ресурсы Сибири: вызовы XXI века». – Томск: Изд. дом Томского государственного университета, 2017. – Ч. I. – С. 254–257.
98. Собачкин, Р. С. Структура горючих материалов в сосняках разного возраста Красноярской лесостепи / Р. С. Собачкин, Н. М. Ковалева, А. Е. Петренко, Д. С. Собачкин // Лесоведение. – 2017. – № 6. – С. 431–436.
99. Соколова, Т. А. Низкомолекулярные органические кислоты в почвах: источники, состав, содержание, функции в почвах (обзор) / Т. А. Соколова // Почвоведение. – 2020. № 5. – С. 559–575.
100. Ставрова, Н. И. Влияние атмосферного загрязнения на семеношение хвойных пород / Н. И. Ставрова // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. – Л.: Наука, 1990. – С.115–121.
101. Старцев, А. И. Фитомасса древостоев сосны обыкновенной / А. И. Старцев // Леса Урала и хозяйство в них: сборник научных трудов. – 2005. – Вып. 26. – С. 51–63.
102. Стороженко, В. Г. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза / В. Г. Стороженко // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 27. – №. 3-4. – С. 279–283.
103. Сукачев, В. Н. Основы лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев, Н. В. Дылис. – М.: Наука, 1964. – 574 с.

104. Сухарева, Т. А. Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове / Т. А. Сухарева, Н. В. Лукина // Экология. – 2014. – № 2. – С. 97–104.
105. Сухарева, Т. А. Пространственно-временная динамика микроэлементного состава хвойных деревьев и почвы в условиях промышленного загрязнения / Т. А. Сухарева // Известия ВУЗов. Лесной журнал. – 2013. – № 6 (336). – С. 19–28. 102.
106. Тарасов, П. А. Основные характеристики лесной подстилки производных мелколиственных насаждений / П. А. Тарасов, А. В. Тарасова, В. А. Иванов // Вестник КрасГАУ. – 2015. – № 2 (101). – С. 197–200.
107. Тарханов, С. Н. Поврежденность хвойных древостоев устья и дельты Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения / С. Н. Тарханов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2009. – Т. 11. – № 1-3. – С. 394–399.
108. Татаринцев, А. И. К вопросу пораженности корневой гнилью сосняков Минусинской котловины / А. И. Татаринцев, О. П. Каленская, А. Г. Бубликов // Хвойные бореальной зоны. – 2015. – Т. 33. – № 5-6. – С. 240–247.
109. Тельнова, Н. А. Мурманская область. Большая российская энциклопедия. Том 21 / Н. А. Тельнова, А. А. Лукашов, М. Д. Горячко, В. Я. Шумкин, Е. М. Колпаков, А. В. Воронин, А. Н. Прокинова, П. С. Павлинов, О. В. Фраёнова [и др.]. – Москва, 2012. – С. 476–488.
110. Усольцев, В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география / В. А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – 707 с.
111. Уфимцев, В. И. Роль растительного опада в формировании фитогенных полей сосны обыкновенной на техногенных элювиях Кузбасса / В. И. Уфимцев, И. Н. Егорова // Успехи современного естествознания. – 2016. – № 4. – С. 116–120.
112. Федорец, Н. Г. Особенности формирования почв и почвенного покрова Карело-Кольского региона / Н. Г. Федорец, О. Н. Бахмет // Труды Карельского научного центра РАН. – 2016. – № 12. – С. 39–51.
113. Федорков, А. Л. Адаптация хвойных к стрессовым условиям Крайнего Севера / А. Л. Федорков. – Екатеринбург: УрО РАН, 1999. – 98 с.
114. Фомичева, О. А. Численность и биомасса почвенных микроорганизмов в старовозрастных коренных еловых лесах северной тайги / О. А. Фомичева, Л. М. Полянская, В. В. Никонов, Н. В. Лукина, М. А. Орлова, Л. Г. Исаева // Почвоведение. – 2006. – № 12. – С. 1469–1478.
115. Хромов, С. П. Метеорология и климатология: Учебник – 5-е изд., перераб. и доп. / С. П. Хромов, М. А. Петросянц. – М.: Изд-во Московского государственного университета, 2001. – 528 с.

116. Цандекова, О. Л. Динамика накопления золы в опаде *Acer negundo* L. в условиях нарушенных пойменных фитоценозов / О. Л. Цандекова // Бюллетень науки и практики. – 2018. – Т. 4. – № 12. – С. 148–152.
117. Цветков, В. Ф. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения / В. Ф. Цветков, И. В. Цветков. – Архангельск: Кн. изд-во, 2003. – 354 с.
118. Цветков, В. Ф. Лесной биогеоценоз (2-е изд., исправленное, дополненное) / В. Ф. Цветков. – Архангельск, 2004. – 267 с.
119. Цветков, В. Ф. Некоторые особенности биологии сосны на Кольском полуострове / В. Ф. Цветков // Биологические ресурсы Севера: Тезисы докладов VII симпозиума. – Петрозаводск, 1976. – С. 204–206.
120. Цветков, В. Ф. О динамике древостоя в сосняке брусничном / В. Ф. Цветков. // Биологическая продуктивность и обмен в лесных биогеоценозах Кольского полуострова. – Апатиты: КО АН СССР, 1978. – С. 69–80.
121. Цветков, В. Ф. Промышленное загрязнение окружающей среды и лес / В. Ф. Цветков, И. В. Цветков. – Архангельск: Изд-во Северного (Арктического) федерального университета имени М. В. Ломоносова, 2012. – 312 с.
122. Цветков, В. Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них / В. Ф. Цветков. – Архангельск: Изд-во Архангельского государственного технического университета, 2002. – 377 с.
123. Цветков, В. Ф. Структура и запасы фитомассы хвои в сосновых молодняках Кольского полуострова / В. Ф. Цветков, В. В. Никонов // Лесоведение. – 1985. – № 1. – С. 32–39.
124. Черненькова, Т. В. Воздействие природно-антропогенных факторов на радиальный прирост деревьев Кольского Севера / Т. В. Черненькова, Ю. Н. Бочкарев, М. Фридрих, Т. Беттгер // Лесоведение. – 2012. – № 4. – С. 3–15.
125. Черненькова, Т. В. Изменение организации лесного покрова макросклонов к озеру Имандра в условиях техногенного загрязнения / Т. В. Черненькова, Н. Е. Королева, Е. А. Боровичев, А. В. Мелехин // Труды Карельского научного центра РАН. – 2016. – № 12. – С. 3–24.
126. Чертов, О. Г. Изменение лесных почв под действием кислых осадков / О. Г. Чертов, Г. П. Меньшикова // Известия АН СССР. Серия биология. – 1983. – № 6. – С. 110–115.
127. Чульдиене, Д. Распад и сохранность органических соединений и питательных элементов в листовном опаде после зимнего сезона под лесопосадками лиственницы европейской, бука обыкновенного и дуба красного в Литве / Д. Чульдиене, Ю. Алейниковиене, М. Мурашкиене, В. Марозас, К. Армолайтис // Почвоведение. – 2017. – № 1. – С. 53–63.
128. Шаймарданова, А. Ш. Исследование возможности многократного использования листового опада в качестве сорбционного материала по отношению к ионам железа / А. Ш.



Шаймарданова, С. В. Степанова, И. Г. Шайхиев // Известия ВУЗов. Прикладная химия и биотехнология. – 2017. – Т. 7. – № 7. – С. 164–172.

129. Шпаковская, И. М. Динамика древесного опада в лесных экосистемах Стрийско-Санской Верховины (Украинские Карпаты) / И. М. Шпаковская, В. П. Рожак // Журнал научных публикаций аспирантов и докторантов. – 2014. – Вып. 1. – С. 175–179.

130. Юсупов, И. А. Особенности динамики и структуры древесного опада в сосновых молодняках в зоне действия аэропромвыбросов на Среднем Урале / И. А. Юсупов, С. В. Залесов, С. А. Шавнин, Н. А. Луганский // Леса Урала и хозяйство в них: сборник научных трудов. – 1995. – Вып. 18. – С. 59–74.

131. Ярмишко, В. Т. Динамика лесных сообществ северо-запада России / В. Т. Ярмишко, И. Ю. Баккал, О. В. Борисова, В. В. Горшков, П. Н. Катютин, И. В. Лянгузова, Е. А. Мазная, Н. И. Ставрова, М. А. Ярмишко; отв. ред. В. Т. Ярмишко. – СПб.: ВВМ, 2009. – 276 с.

132. Ярмишко, В. Т. Крона дерева как индикатор его состояния в условиях техногенного загрязнения окружающей среды / В. Т. Ярмишко // Проблемы экологии растительных сообществ; отв. ред. В. Т. Ярмишко. – СПб.: ВВМ, 2005. – С. 28–57.

133. Ярмишко, В. Т. Многолетняя динамика параметров и состояния хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения на Европейском Севере / В. Т. Ярмишко, И. В. Лянгузова // Известия СПбЛТА. – 2013. – № 2 (203). – С. 30–46.

134. Ярмишко, В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере / В. Т. Ярмишко. – СПб.: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1997. – 210 с.

135. Albrektson, A. Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in Sweden, in relation to site quality, stand age, and latitude / A. Albrektson // Scandinavian Journal of Forest Research. – 1988. – No. 3. – P. 333–342.

136. Aponte, C. Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: A feedback mechanism favouring species coexistence / C. Aponte, L. V. García, T. Marañón // Forest Ecology and Management. – 2013. – V. 309. – P. 36–46.

137. Becker, H. Annual net nitrogen mineralization and litter flux in well-drained downy birch, Norway spruce and Scots pine forest ecosystems / H. Becker, J. Aosaar, M. Varik, G. Morozov, K. Aun, Ü. Mander, K. Soosaar, V. Uri // Silva Fennica. – 2018. – V. 52 – No. 4. – Article id 10013. – 18 p.

138. Belote, R. T. Tree leaf litter composition and nonnative earthworms influence plant invasion in experimental forest floor mesocosms / R. T. Belote, R. H. Jones // Biological Invasions. – 2009. – V. 11. – Iss. 4. – P. 1045–1052.

139. Berg, B. Amounts of litter fall in some pine forests in European transect, in particular Scots pine / B. Berg, A. Albrektson, M. P. Berg, J. Cortina, M.-B. Johansson, A. Gallardo, M.

Mgadeira, J. Pausas, W. Kiratz, R. Vallejo, C. McClaugherty // *Annals of Forest Science*. – 1999. – V. 56. – P. 625–639.

140. Berg, B. Calcium in decomposing foliar litter – A synthesis for boreal and temperate coniferous forests / B. Berg, M.-B. Johansson, C. Liu, M. Faituri, P. Sanborn, L. Vesterdal, X. Ni, K. Hansen, L. Ukonmaanaho // *Forest Ecology and Management*. – 2017. – V. 403. – P. 137–144.

141. Berg, B. Decomposition patterns for foliar litter – A theory for influencing factors / B. Berg // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2014. – V. 78. – P. 222–232.

142. Berg, B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils / B. Berg // *Forest Ecology and Management*. – 2000. – V. 133. – P. 13–22.

143. Berg, B. Litter fall in some European coniferous forests as dependent on climate: a synthesis / B. Berg, V. Meentemeyer // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2001. – V. 31. – P. 292–301.

144. Berg, B. Plant litter – decomposition, humus formation, carbon sequestration, 2nd ed. / B. Berg, C. McClaugherty. – Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2008. – 340 p.

145. Blanco, J. A. Thinning affects *Pinus sylvestris* needle decomposition rates and chemistry differently depending on site conditions / J. A. Blanco, J. Bosco Imbert, F. J. Castillo // *Biogeochemistry*. – 2011. – V. 106. – Iss. 3. – P. 397–414.

146. Bödeker, I. T. M. Mycorrhizal and saprotrophic fungal guilds compete for the same organic substrates but affect decomposition differently / I. T. M. Bödeker, B. D. Lindahl, Å. Olson, K. E. Clemmensen // *Functional Ecology*. British Ecological Society. – 2016. – V. 30. – Iss. 12. – P. 1967–1978.

147. Bonanomi, G. Nitrogen transfer in litter mixture enhances decomposition rate, temperature sensitivity, and C quality changes / G. Bonanomi, M. Capodilupo, G. Incerti, S. Mazzoleni // *Plant Soil*. – 2014. – V. 381. – Iss. 1-2. – P. 307–321.

148. Bradford, M. A. Understanding the dominant controls on litter decomposition / M. A. Bradford, B. Berg, D. S. Maynard, W. R. Wieder, S. A. Wood // *Journal of Ecology*. – 2016. – No. 104. – Iss.1. – P. 229–238.

149. Bray, J. R. Litter production in forests of the world / J. R. Bray, E. Gorham // *Advances in Ecological Research*. – 1964. – V. 2. – P. 101–157.

150. Breymeyer, A. I. Carbon budget: temperate coniferous forests / A. I. Breymeyer, B. Berg, S. T. Gower, D. Johnson // *Global change: effects on coniferous forests and grasslands*. S.C.O.P.E. (A. I. Breymeyer, D. O. Hall, J. M. Melillo, G. I. Ågren, eds.) – New York: Wiley. – 1996. – V. 56. – P. 41–67.

151. Brovkin, V. Plant-driven variation in decomposition rates improves projections of global litter stock distribution / V. Brovkin, P. M. van Bodegom, T. Kleinen, C. Wirth, W. K. Cornwell, J. H. C. Cornelissen, Kattge J. // *Biogeosciences*. – 2012. – V. 9. – Iss. 1. – P. 565–576.

152. Chavez-Vergara, B. Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico / B. Chavez-Vergara, A. Merino, G. Vázquez-Marrufo, F. García-Oliva // *Geoderma*. – 2014. – V. 235–236. – P. 133–145.
153. Chen, X. Interaction of initial litter quality and thinning intensity on litter decomposition rate, nitrogen accumulation and release in a pine plantation / X. Chen, D. Page-Dumroese, R. Lv, W. Wang, G. Li, Y. Liu // *Silva Fennica*. – 2014. – V. 48. – No. 4. – Article id 1211. – 13 p.
154. Chung, M.-S. Flowering characteristics of *Pinus sylvestris* L. with special emphasis on the reproductive adaptation to local temperature factor / M.-S. Chung // *Acta Forestalia Fennica*. – 1981. – No. 169. – Article id 7616. – 69 p.
155. Davey, M. P. Decomposition of oak leaf litter is related to initial litter Mn concentrations / M. P. Davey, B. Berg, B. A. Emmett, P. Rowland // *Canadian Journal of Botany*. – 2007. – V. 85. – Iss. 1. – P. 16–24.
156. De Marco, A. Nutrient dynamics during decomposition of four different pine litters / A. De Marco, P. Vittozzi, F. A. Rutigliano, A. Virzo de Santo // *Proceedings of the international workshop MEDPINE 3: conservation, regeneration and restoration of Mediterranean pines and their ecosystems* (V. Leone, R. Lovreglio, eds.). – Bari: CIHEAM, 2007. – P. 73–77.
157. De Weirtdt, M. Seasonal leaf dynamics for tropical evergreen forests in a process-based global ecosystem model / M. De Weirtdt, H. Verbeeck, F. Maignan, P. Peylin, B. Poulter, D. Bonal, P. Ciais, K. Steppe // *Geoscientific Model Development*. – 2012. – V. 5. – Iss. 5. – P. 1091–1108.
158. Dearden, F. M. Changes in the ratio of twig to foliage in litterfall with species composition, and consequences for decomposition across a long term chronosequence / F. M. Dearden, H. Dehlin, D. A. Wardle, M.-C. Nilsson // *Oikos*. – 2006. – V. 115. – Iss. 3. – P. 453–462.
159. Derome, J. Effects of heavy metal contamination on macronutrient availability and acidification parameters in forest soil in the vicinity of the Harjavalta Cu-Ni smelter, SW Finland / J. Derome, A.-J. Lindroos // *Environmental Pollution*. – 1998. – V. 99. – Iss. 2. – P. 225–232.
160. Dulya, O. V. Pollution-induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species / O. V. Dulya, I. E. Bergman, V. V. Kukarskih, E. L. Vorobeichik, G. Yu. Smirnov, V. S. Mikryukov // *Forest Ecology and Management*. – 2019. – V. 448. – P. 312–320.
161. Dupuy, J. M. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests / J. M. Dupuy, R. L. Chazdon // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – V. 255. – P. 3716–3725.

162. Fang, X. Increased litter input increases litter decomposition and soil respiration but has minor effects on soil organic carbon in subtropical forests / X. Fang, L. Zhao, G. Zhou, W. Huang, J. Liu // *Plant Soil*. – 2015. – V. 392. – P. 139–153.
163. Flower-Ellis, J. G. K. Litterfall in an age series of Scots pine stands: Summary of results for the period 1973-1983 / J. G. K. Flower-Ellis. – Department of Ecology and Environmental Research. Swedish University of Agricultural Sciences, 1985. – Rep. 19. – P. 75–94.
164. Freedman, B. Effects of smelter pollutants on forest leaf litter decomposition near a nickel–copper smelter at Sudbury, Ontario / B. Freedman, T. C. Hutchinson // *Canadian Journal of Botany*. – 1980. – V. 58. – No. 15. – P. 1722–1736.
165. Guo, C. Non-negligible contribution of subordinates in community-level litter decomposition: Deciduous trees in an evergreen world / C. Guo, J. H. C. Cornelissen, B. Tuo, H. Ci, E.-R. Yan // *Journal of Ecology*. – 2020. – V. 108. – Iss. 4. – P. 1713–1724.
166. Hale, B. Plant community and litter composition in temperate deciduous woodlots along two field gradients of soil Ni, Cu and Co concentrations / B. Hale, P. Robertson // *Environmental Pollution*. – 2016. – V. 212. – P. 41–47.
167. Hilli, S. Significance of litter production of forest stands and ground vegetation in the formation of organic matter and storage of carbon in boreal coniferous forests / S. Hilli // *Forest condition monitoring in Finland – National report* (P. Merilä, S. Jortikka, eds.). – The Finnish Forest Research Institute, 2013. – URL: <http://www.metla.fi/metinfo/forest-condition/projects/litter.htm>
168. Hobbie, E. A. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence / E. A. Hobbie, S. A. Macko, H. H. Shugart // *Oecologia*. – 1999. – V. 118. – Iss. 3. – P. 353–360.
169. Högborg, P. Tamm Review: On the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests / P. Högborg, T. Näsholm, O. Franklin, M. N. Högborg // *Forest Ecology and Management*. – 2017. – V. 403. – P. 161–185.
170. Husson, F. *Exploratory multivariate analysis by example using R*. 2nd ed. / F. Husson, S. Le, J. Pages. – London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017. – 248 p.
171. Ilvesniemi, H. Long-term measurements of the carbon balance of a boreal Scots pine dominated forest ecosystem / H. Ilvesniemi, J. Levula, R. Ojansuu, P. Kolari, L. Kulmala, J. Pumpanen, S. Launiainen, T. Vesala, E. Nikinmaa // *Boreal Environment Research*. – 2009. – V. 14. – P. 731–753.
172. Isidorov, V. A. Chemical composition of volatile and extractive compounds of pine and spruce leaf litter in the initial stages of decomposition / V. A. Isidorov, M. Smolewska, A. Purzyńska-Pugacewicz, Z. Tyszkiewicz // *Biogeosciences*. – 2010. – V. 7. – Iss. 9. – P. 2785–2794.
173. Johnson, D. White birch (*Betula papyrifera* Marshall) foliar litter decomposition in relation to trace metal atmospheric inputs at metal-contaminated and uncontaminated sites near

Sudbury, Ontario and Rouyn-Noranda, Quebec, Canada / D. Johnson, B. Hale // Environmental Pollution. – 2004. – V. 127. – Iss. 1. – P. 65–72.

174. Jonczak, J. The content of heavy metals in the soil and litterfall in a beech-pine-spruce stand in northern Poland / J. Jonczak, A. Parzych // Archives of environmental protection. – 2014. – V. 40. – No. 4. – P. 67–77.

175. Kiikkilä, O. Heavy-metal pollution and remediation of forest soil around the Harjavalta Cu-Ni smelter, in SW Finland / O. Kiikkilä // Silva Fennica. – 2003. – V. 37. – No. 3. – P. 399–415.

176. Kopáček, J. Composition of Norway spruce litter and foliage in atmospherically acidified and nitrogen-saturated Bohemian Forest stands, Czech Republic / J. Kopáček, P. Cudlín, M. Svoboda, E. Chmelikova, J. Kaňa, T. Pícek // Boreal Environment Research. – 2010. – V. 15. – No. 4. – P. 413–426.

177. Kopáček, J. Dynamics and composition of litterfall in an unmanaged Norway spruce (*Picea abies*) forest after bark-beetle outbreak / J. Kopáček, P. Cudlín, H. Fluksová, J. Kaňa, T. Pícek, H. Šantrůčková, M. Svoboda, D. Vaněk // Boreal Environment Research. – 2015. – V. 20. – No. 3. – P. 305–323.

178. Kouki, J. Long-term needle litterfall of a Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand: relation to temperature factors / J. Kouki, Y. Hokkanen // Oecologia. – 1992. – No. 89. – P. 176–181.

179. Kozlov, M. Decomposition of birch leaves in heavily polluted industrial barrens: relative importance of leaf quality and site of exposure / M. Kozlov, E. Zvereva // Environmental Science and Pollution Research. – 2015. – V. 22. – Iss. 13. – P. 9943–9950.

180. Krishna, M. P. Litter decomposition in forest ecosystems: a review / M. P. Krishna, M. Mohan // Energy, Ecology and Environment. – 2017. – V. 2. – Iss. 4. – P. 236–249.

181. Lamppu, J. Relations between Scots pine needle element concentrations and decreased needle longevity along pollution gradients / J. Lamppu, S. Huttunen // Environmental Pollution. – 2003. – V. 122. – Iss. 1. – P. 119–126.

182. Lenthonen, A. Testing dependence between growth and needle litterfall in Scots pine – a case study in northern Finland / A. Lenthonen, M. Lindholm, T. Hokkanen, H. Salminen, R. Jalkanen // Tree Physiology. – 2008. – V. 28. – P. 1741–1749.

183. Liu, C. Cadmium pollution alters earthworm activity and thus leaf-litter decomposition and soil properties / C. Liu, C. Duan, X. Meng, M. Yue, H. Zhang, P. Wang, Y. Xiao, Z. Hou, Y. Wang, Y. Pan // Environmental Pollution. – 2020. – V. 267. – Article 115410. – 12 p.

184. Lorenc-Plucinska, G. Chronic environmental pollution alters adenylate levels in needles and fine roots of Scots pine / G. Lorenc-Plucinska, A. Byczynska, A. Plucinski // Acta Physiol. Plant. – 2003. – Vol. 25. – No 1. – P. 19–29.

185. Loydi, A. Distribution and effects of tree leaf litter on vegetation composition and biomass in a forest–grassland ecotone / A. Loydi, K. Lohse, A. Otte, T. W. Donath, R. L. Eckstein // *Journal of Plant Ecology*. – 2014. – V. 7. – Iss. 3. – P. 264–275.
186. Lukina, N. V. Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution / N. V. Lukina, M. A. Orlova, E. Steinnes, N. A. Artemkina, T. T. Gorbacheva, V. E. Smirnov, E. A. Belova // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2017. – V. 24. – Iss. 24. – P. 19874–19887.
187. Lyanguzova, I. Impact of Heavy Metals on Forest Ecosystems of the European North of Russia / I. Lyanguzova, V. Yarmishko, V. Gorshkov, N. Stavrova, I. Bakkal // *Heavy Metals* (Ed. by H. E. D. M. Saleh, R. F. Aglan). – IntechOpen, 2018. – URL: <https://www.intechopen.com/books/heavy-metals/impact-of-heavy-metals-on-forest-ecosystems-of-the-european-north-of-russia>
188. Marian, F. Leaf and root litter decomposition is discontinued at high altitude tropical montane rainforests contributing to carbon sequestration / F. Marian, D. Sandmann, V. Krashevskaya, M. Maraun, S. Scheu // *Ecology and Evolution*. – 2017. – V. 7. – Iss. 16. – P. 6432–6443.
189. McEnroe, N. A. Decomposition of coniferous forest litter along a heavy metal pollution gradient, south-west Finland / N. A. McEnroe, H.-S. Helmisaari // *Environmental Pollution*. – 2001. – V. 113. – Iss. 1. – P. 11–18.
190. Meier, I. C. Nutrient return with leaf litter fall in *Fagus sylvatica* forests across a soil fertility gradient / I. C. Meier, Ch. Leuschner, D. Hertel // *Plant Ecology*. – 2005. – V. 177. – Iss. 1. – P. 99–112.
191. Methods to study litter decomposition. A practical guide / Eds. M. A. S. Graça, F. Bärlocher, M. O. Gessner. – Springer, 2005. – 329 p.
192. Michopoulos, P. Fluxes, stocks and availability of nitrogen in evergreen broadleaf and fir forests: similarities and differences / P. Michopoulos, A. Bourletsikas, K. Kaoukis // *Journal of Forestry Research*. – 2020. – 8 p.
193. Moore, T. R. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests / T. R. Moore, J. A. Trofymow, C. E. Prescott, J. Fyles, B. D. Titus, CIDET working group // *Ecosystems*. – 2006. – V. 9. – No. 1. – P. 46–62.
194. Nakazato, R. K. Trace metals at the tree-litter-soil- interface in Brazilian Atlantic Forest plots surrounded by sources of air pollution / R. K. Nakazato, I. S. Lourenço, M. P. Esposito, M. E. L. Lima, M. L. Ferreira, R. de O. A. Campos, M. C. S. Rinaldi, M. Domingos // *Environmental Pollution*. – 2021. – V. 268. – Part A. – Article 115797. – 11 p.
195. Neumann, M. Quantifying carbon and nutrient input from litterfall in European forests using field observations and modeling / M. Neumann, L. Ukonmaanaho, J. Johnson, S. Benham, L.

Vesterdal, R. Novotný, A. Verstraeten, L. Lundin, A. Thimonier, P. Michopoulos, H. Hasenauer // Global Biogeochemical Cycles. – 2018. – V. 32. – No. 5. – P. 784–798.

196. Nieminen, T. M. Interactions between precipitation and Scots pine canopies along a heavy-metal pollution gradient / T. M. Nieminen, J. Derome, H.-S. Helmisaari // Environmental Pollution – 1999. – V. 106. – Iss. 1. – P. 129–137.

197. Nieminen, T. M. Nutrient retranslocation in the foliage of *Pinus sylvestris* L. growing along a heavy metal pollution gradient / T. M. Nieminen, H.-S. Helmisaari // Tree Physiology. – 1996. – V. 16. – Iss. 10. – P. 825–831.

198. Novák, J. Quantity and quality of litterfall in young oak stands / J. Novák, D. Dušek, M. Slodičák // Journal of Forest Science. – 2014. – V. 60. – No. 6. – P. 219–225.

199. Ogden, A. E. Litterfall and soil characteristics in canopy gaps occupied by vine maple in a coastal western hemlock forest / A. E. Ogden, M. G. Schmidt // Canadian Journal of Soil Science. – 1997. – V. 77. – Iss. 4. – P. 703–711.

200. Pausas, J. G. Litter fall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forests of the eastern Pyrenees / J. G. Pausas // Journal of Vegetation Science. – 1997. – V. 8. – P. 643–650.

201. Pedersen, L. B. A comparison of litterfall and element fluxes in even aged Norway spruce, sitka spruce and beech stands in Denmark / L. B. Pedersen, J. Bille-Hansen // Forest Ecology and Management. – 1999. – V. 114. – P. 55–70.

202. Portillo-Estrada, M. Climatic controls on leaf litter decomposition across European forests and grasslands revealed by reciprocal litter transplantation experiments / M. Portillo-Estrada, M. Pihlatie, J. F. J. Korhonen, J. Levula, A. K. F. Frumau, A. Ibrom, J. J. Lembrechts, L. Morillas, L. Horváth, S. K. Jones, Ü. Niinemets // Biogeosciences. – 2016. – V. 13. – P. 1621–1633.

203. Portillo-Estrada, M. Inter- and intra-annual variations in canopy fine litterfall and carbon and nitrogen inputs to the forest floor in two European coniferous forests / M. Portillo-Estrada, J. F. J. Korhonen, M. Pihlatie, J. Pumpanen, A. K. F. Frumau, L. Morillas, T. Tosens, Ü. Niinemets // Annals of Forest Science. – 2013. – V. 70. – Iss. 4. – P. 367–379.

204. Preston, C. M. Stocks, chemistry, and sensitivity to climate change of dead organic matter along the Canadian boreal forest transect case study / C. M. Preston, J. S. Bhatti, L. B. Flanagan, C. Norris // Climate Change. – 2006. – V. 74. – P. 233–251.

205. Purahong, W. Influence of different forest system management practices on leaf litter decomposition rates, nutrient dynamics and the activity of ligninolytic enzymes: a case study from Central European forests / W. Purahong, D. Kapturska, M. J. Pecyna, E. Schulz, M. Schloter, F. Buscot, M. Hofrichter, D. Krüger // PLoS ONE. – 2014. – V. 9. – Iss. 4. – 11 p.

206. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. – Vienna, Austria, 2017. – URL: <http://www.R-project.org>

207. Raal, A. Content and dynamics of polyphenols in *Betula* spp. leaves naturally growing in Estonia / A. Raal, T. Boikova, T. Püssa // Records of Natural Products. – 2015. – V. 9. – No. 1. – P. 41–48.
208. Rahman, M. M. Lignin and its effects on litter decomposition in forests ecosystems / M. M. Rahman, J. Tsukamoto, M. M. Rahman, A. Yoneyama, K. M. Mostafa // Chemistry and Ecology. – 2013. – V. 29. – Iss. 6. – P. 540–553.
209. Rautio, P. Effects of sulphur and heavy metal deposition on foliar chemistry of Scots pines in Finnish Lapland and on the Kola Peninsula / P. Rautio, S. Huttunen, J. Lamppu // Chemosphere. – 1998a. – V. 36. – Iss. 4. – P. 979–984.
210. Rautio, P. Seasonal foliar chemistry of northern Scots pine under sulphur and heavy metal pollution / P. Rautio, S. Huttunen, J. Lamppu // Chemosphere. – 1998b. – V. 37. – Iss. 2. – P. 271–287.
211. Read, D. J. The mycorrhizal mycelium / D. J. Read // Mycorrhizal functioning (Edt. by M. F. Allen). – Chapman & Hall, New York, 1992. – P. 102–133.
212. Rowland, A. P. Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid-detergent fibre methods / A. P. Rowland, J. D. Roberts // Communications in Soil Science and Plant Analysis. – 1994. – V. 25. – No. 3-4. – P. 269–277.
213. Salemaa, M. Element accumulation in boreal bryophytes, lichens and vascular plants exposed to heavy metal and sulfur deposition in Finland / M. Salemaa, J. Derome, H.-S. Helmisaari, T. Nieminen, I. Vanha-Majamaa // Science of the Total Environment. – 2004. – V. 324. – Iss. 1-3. – P. 141–160.
214. Sayer, E. J. Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling / E. J. Sayer, E. V. J. Tanner // Journal of Ecology. – 2010. – V. 98. – No. 5. – P. 1052–1062.
215. Sayer, E. J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems / E. J. Sayer // Biological Reviews. – 2005. – V. 80. – P. 1–31.
216. Scherer-Lorenzen, M. Tree species richness affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity experiment / M. Scherer-Lorenzen, J. L. Bonilla, C. Potvin // Oikos. – 2007. – V. 116. – Iss. 12. – P. 2108–2124.
217. Slade, E. M. Interacting effects of leaf litter species and macrofauna on decomposition in different litter environments / E. M. Slade, T. Riutta // Basic and Applied Ecology. – 2012. – V. 13. – Iss. 5. – P. 423–431.
218. Steinnes, E. A gradient study of 34 elements in the vicinity of a copper-nickel smelter in the Kola Peninsula / E. Steinnes, N. Lukina, V. Nikonov, D. Aamlid, O. Røyset // Environmental Monitoring and Assessment. – 2000. – V. 60. – Iss. 1. – P. 71–88.
219. Stojnić, S. Heavy metals content in foliar litter and branches of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. observed at two ICP Forests monitoring plots / S. Stojnić, M. Kebert, M.



Drekić, Z. Galić, L. Kesić, A. Tepavac, S. Orlović // Southeast European forestry. – 2019. – V. 10. – No. 2. – P. 151–157.

220. Symonds, J. Effects of harvest intensity and soil moisture regime on the decomposition and release of nutrients from needle and twig litter in northwestern Ontario / J. Symonds, D. M. Morris, M. M. Kwiaton // Boreal environment research. – 2013. – V. 18. – No. 5. – P. 401–413.

221. Trap, J. Forest ageing: an unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes / J. Trap, S. Hättenschwiler, I. Gattin, M. Aubert // Forest Ecology and Management. – 2013. – V. 302. – P. 338–345.

222. Tu, L-h. Nitrogen addition significantly affects forest litter decomposition under high levels of ambient nitrogen deposition / L-h. Tu, H-l. Hu, G. Chen, Y. Peng, Y-l. Xiao, T-x. Hu, J. Zhang, X-w. Li, L. Liu, Y. Tang // PLoS ONE. – 2014. – V. 9. – Iss. 2. – 9 p.

223. Ľupek, B. Foliar turnover rates in Finland — comparing estimates from needle-cohort and litterfall-biomass methods / B. Ľupek, R. Mäkipää, J. Heikkinen, M. Peltoniemi, L. Ukonmaanaho, T. Hokkanen, P. Nöjd, S. Nevalainen, M. Lindgren, A. Lehtonen // Boreal Environment Research. – 2015. – V. 20. – No. 2. – P. 283–304.

224. Ukonmaanaho, L. Litterfall production and nutrient return of the forest floor in Scots pine and Norway spruce stands in Finland / L. Ukonmaanaho, P. Merila, P. Nöjd, T. M. Nieminen // Boreal Environment Research. – 2008. – V. 13 (Suppl. B). – P. 67–91.

225. Ukonmaanaho, L. Part XIII: Sampling and Analysis of Litterfall / L. Ukonmaanaho, R. Pitman, A. Bastrup-Birk, N. Breda, P. Rautio // Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. – Eberswald: UNECE ICP Forests programme co-ordinating centre, 2016. – 15 p.

226. Vacek, S. Structure, regeneration and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with respect to changing climate and environmental pollution / S. Vacek, Z. Vacek, L. Bílek, J. Simon, J. Remeš, I. Hůnová, J. Král, T. Putalová, M. Mikeska // Silva Fennica. – 2016. – V. 50 – No. 4. – Article id 1564. – 21 p.

227. Van Nevel, L. Metal and nutrient dynamics in decomposing tree litter on a metal contaminated site / L. Van Nevel, J. Mertens, A. Demey, A. De Schrijver, S. De Neve, F. M. G. Tack, K. Verheyen // Environmental Pollution. – 2014. – V. 189. – P. 54–62.

228. Vavrova, P. Decomposition of Scots pine fine woody debris in boreal conditions: Implications for estimating carbon pools and fluxes / P. Vavrova, T. Penttilä, R. Laiho // Forest Ecology and Management. – 2009. – V. 257. – Iss. 2. – P. 401–412.

229. Vesterdal, L. Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species / L. Vesterdal, B. Elberling, J. R. Christiansen, I. Callesen, I. K. Schmidt // Forest Ecology and Management. – 2012. – V. 264. – P. 185–196.

230. Wardle, D. A. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest / D. A. Wardle, M.-C. Nilsson, O. Zackrisson, C. Gallet // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2003. – V. 35. – Iss. 6. – P. 827–835.
231. Wood, T. E. Determinants of leaf litter nutrient cycling in a tropical rain forest: soil fertility versus topography / T. E. Wood, D. Lawrence, D. A. Clark // *Ecosystems*. – 2006. – No. 9. – P. 700–710.
232. Wood, T. E. Rain forest nutrient cycling and productivity in response to large-scale litter manipulation / T. E. Wood, D. Lawrence, D. A. Clark, R. L. Chazdon // *Ecology*. – 2009. – V. 90. – No. 1. – P. 109–121.
233. Xu, S. Variability of above-ground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: a meta-analysis of litterfall-manipulation experiments / S. Xu, L. L. Liu, E. J. Sayer // *Biogeosciences*. – 2013. – V. 10. – Iss. 11. – P. 7423–7433.
234. Yavitt, J. B. Conifer litter identity regulates anaerobic microbial activity in wetland soils via variation in leaf litter chemical composition / J. B. Yavitt, C. J. Williams // *Geoderma*. – 2015. – V. 243–244. – P. 141–148.
235. Zhang, D. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors / D. Zhang, D. Hui, Y. Luo, G. Zhou // *Journal of Plant Ecology*. – 2008. – V. 1. – Iss. 2. – P. 85–93.