

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2021

Оригинальные статьи

Диагностика состояния лесов на основе ретроспективного анализа спутниковых данных MODIS <i>А. В. Ковалев, В. И. Воронин, В. А. Осколков, В. Г. Суховольский</i>	3
Роль растительности в регулировании потоков тяжелых металлов в подтаежных лесных экосистемах центра Восточно-Европейской равнины <i>О. С. Железнова, С. А. Тобратов</i>	11
Влияние пространственной структуры древостоев сосны на отпад и диаметр деревьев <i>М. В. Рогозин</i>	28
Определение переходов между онтогенетическими состояниями лиственницы, сосны и кедра в северной тайге Западной Сибири <i>В. Р. Цибульский, И. Г. Соловьев, Д. В. Московченко, Д. А. Говорков</i>	42
Содержание фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной в городской среде Набережных Челнов <i>И. Л. Бухарина, И. И. Гибадулина</i>	52
Свойства лесных подстилок на ранних этапах естественного лесовозобновления после сплошных рубок в средней тайге Карелии <i>В. А. Долгая, О. Н. Бахмет</i>	65
Биологическая активность почв в поясе широколиственных лесов Центрального Кавказа <i>О. Н. Горобцова, Т. С. Улигова, Ф. В. Гедгафова, Р. Х. Темботов, Е. М. Хакунова</i>	78
Химические и микробиологические свойства дерново-подзолистой почвы в лесах Вологодской и Костромской областей <i>И. Ю. Кудреватых, Н. Д. Ананьева, С. В. Сушко, Е. А. Иванищева</i>	93
Алфавитный указатель за 2020 год	107

CONTENTS

No. 1, 2021

Original Articles

A Possibility to Analyse the Forest's Condition Based on the Remote Sensing Data from MODIS <i>A. V. Kovalev, V. I. Voronin, V. A. Oskolkov, and V. G. Sukhovolskiy</i>	3
The Vegetation's Role in Heavy Metals' Fluxes Regulation in Sub-Taiga Forest Ecosystems of the Center of the East-European Plain <i>O. S. Zheleznova and S. A. Tobratov</i>	11
Spatial Structure of Pine Stands Influencing the Mortality and Diameter of Trees <i>M. V. Rogozin</i>	28
Determining the Transition between the Ontogenetic States of Larch, Pine and Cedar in Northern Taiga of Western Siberia <i>V. R. Tsibul'skiy, I. G. Solov'ev, D. V. Moskovchenko, and D. A. Govorkov</i>	42
The Content of the Photosynthetic Pigments in the Small-Leaved Linden Leaves in Urban Environment of the Naberezhnye Chelny City <i>I. L. Bukharina and I. I. Gibadulina</i>	52
Forest Litter Layer Properties on the Early Stages of Natural Regrowth after Clear Cuts in Karelian Middle Taiga <i>V. A. Dolgaya and O. N. Bakhmet</i>	65
Biological Activity of Soils of the Deciduous Forests Belt in Central Caucasus <i>O. N. Gorobtsova, T. S. Uligova, F. V. Gedgafova, R. H. Tembotov, and Ye. M. Khakunova</i>	78
Chemical and Microbiological Properties of Forest Albic Retisoles in Vologda and Kostroma Regions <i>I. Yu. Kudrevatykh, N. D. Ananyeva, S. V. Sushko, and E. A. Ivanishcheva</i>	93
Alphabetical Index 2020	107

УДК 630*41:630*443:630*57

ДИАГНОСТИКА СОСТОЯНИЯ ЛЕСОВ НА ОСНОВЕ РЕТРОСПЕКТИВНОГО АНАЛИЗА СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ MODIS¹

© 2021 г. А. В. Ковалев^а, *, В. И. Воронин^б, **, В. А. Осколков^б, В. Г. Суховольский^с, ***

^аФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50, Красноярск, 660036 Россия

^бСибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Лермонтова, 132, Иркутск, 664033 Россия

^сИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: sunhi.prime@gmail.com

**E-mail: bioin@sifibr.irk.ru

***E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.02.2017 г.

После доработки 03.12.2019 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Рассмотрена возможность оценки состояния древесных растений по данным дистанционного зондирования. Для оценки использованы интегральные показатели кривой сезонной динамики вегетационного индекса (NDVI), которые в течение 2003–2017 гг. сопоставлялись для контрольных и поврежденных пробных площадей в зоне Хамар-Дабана вблизи побережья о. Байкал (Иркутская область). Показано, что использование предложенных интегральных показателей сезонной динамики NDVI позволяет классифицировать изученные пробные площади по состоянию деревьев.

Ключевые слова: лесные насаждения, повреждение, состояние, мониторинг, дистанционные данные, вегетационный индекс.

DOI: 10.31857/S0024114821010058

ВВЕДЕНИЕ

Контроль и мониторинг состояния древесных насаждений в лесах Сибири крайне затруднителен в связи с их гигантскими площадями. К тому же оценки по визуальным признакам (состоянию кроны, повреждениям стволов) появляются на тех этапах патологических процессов, когда управление состоянием этих насаждений становится практически невозможным. Для оценки состояния насаждений на обширных таежных территориях единственно возможным методом мониторинга является дистанционное зондирование. Однако неясно, какие дистанционные характеристики можно использовать для оценки состояния насаждений и насколько заблаговременно эти показатели могут сигнализировать об изменении состояния древесных растений. В настоящей работе рассмотрены возможности использования вегетационного индекса (Tucker, 1979) для оценки состояния древесных насаждений на территории Иркутской области, пораженных бактериальной водянойкой (Воронин и др., 2013; Воронин, 2018).

Всплеск бактериальных болезней хвойных и лиственных пород произошёл в последние десятилетия. При этом неблагоприятное состояние темнохвойных лесов Прибайкалья отмечается уже по крайней мере в течение последних сорока лет (Воронин, Соков, 2005; Плешанов, Морозова, 2009). Ухудшение состояния деревьев связывали с воздействием поллютантов, массовых грибных эпифитотий и размножением насекомых-дендрофагов (Плешанов, Морозова, 2009). В последние же годы картина еще более усложнилась в связи с обнаружением в районах Прибайкалья больших очагов бактериозов хвойных (Воронин и др., 2013; Воронин, 2018). Бактериальные болезни лесов, получившие широкое распространение в последние десятилетия, с большой долей вероятности вызваны климатическими изменениями (Краснобаев, Воронин, 2011).

Бактериальная водянка хвойных пород, поражающая, в том числе и кедр, представляет собой ранее несвойственное для Сибири заболевание. Впервые гибель лесов предположительно от этой болезни обнаружена в 2012 г. на стыке трех муниципальных районов, в Усольском, Слюдянском и Шелеховском лесничествах Иркутской области, относящихся к Байкальской природной территории. Симптомами бактериальной водянки хвой-

¹ Работа выполнена при поддержке РФФИ (17-05-41012 РГО_а и 17-29-05074 офи_м).

ных являются ослабление и усыхание деревьев, поперечные и продольные трещины в коре и активное смолотечение из них, наличие на поперечном срезе древесины ствола “мокрого ядра”, а у сильно ослабленных и недавно усохших деревьев — характерного “темного водослоя” (Щербин—Парфененко, 1963). Очень часто первым внешне заметным признаком болезни дерева является изменение окраски хвои: вначале она желтеет, обычно начиная с концов, а затем довольно быстро приобретает оранжево-красную или розовато-красную окраску, засыхает, но сразу обычно не осыпается. Это может произойти в любой части кроны — в вершине, сбоку, снизу, в середине кроны, нередко на отдельных мутовках и даже на отдельной ветви, а в некоторых случаях только на концах ветвей, иногда по всей кроне сразу. Для контроля заболеваемости лесов крайне важно своевременно выделить лесные территории, на которых происходят изменения состояния деревьев. В настоящей работе рассмотрена возможность использования для мониторинга состояния лесных насаждений методов дистанционного зондирования.

Вегетационные индексы широко используются для изучения состояния и комплексных изменений растительного покрова на различных пространственных масштабах.

В настоящей работе для классификации растительных сообществ с помощью дистанционных методов использовался нормализованный разностный вегетационный индекс растительности (NDVI), основанный на разнице отражения красного и ближнего инфракрасного излучения, полученного спутниковыми датчиками (Tucker, 1979).

Вегетационный индекс связан с продуктивностью и биофизическими свойствами экосистемы (Liu et al., 2017; Barr et al., 2009; Rechid et al., 2009; Richardson et al., 2010) и представляет собой спектральный индикатор фотосинтеза и интенсивности метаболизма растительности (Bayarjargal et al., 2006; Cunha, Richter, 2014; Ma et al., 2013). При изучении динамики вегетационных индексов растительного покрова рассматриваются как внутригодовые, так и межгодовые изменения, связанные с изменчивостью климата (Jacquin et al., 2010; Tottrup, Rasmussen, 2004) или с естественными или антропогенными изменениями растительного покрова (de Beurs, Henebry, 2005; Verbesselt et al., 2009).

Показатели NDVI успешно используются для различных оценок состояния и изменений в растительном покрове, поскольку значения NDVI связаны с фотосинтетически активным излучением. Дистанционное зондирование широко используется для картирования пространственной динамики вспышек насекомых (Verbesselt et al., 2012; Liang et al., 2014; Senf et al., 2017). Однако ос-

новной целью таких исследований является оценка ущерба, нанесенного вспышкой, и расчет площади потери. Попытки использовать данные дистанционного зондирования для оценки состояния (и, самое главное, устойчивости) лесных насаждений к внешним воздействиям не приводят к успеху (Spruce et al., 2011; Thayn, 2013; Olsson et al., 2016). Разработка таких методов необходима, так как важно определить районы будущих вспышек насекомых или воздействия болезней, по крайней мере, за один или два сезона до начала повреждения. Такая информация может улучшить прогнозы будущих воздействий и позволит заблаговременно разработать эффективные профилактические меры по снижению потерь в насаждениях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в зоне взаимопроникновения растительных сообществ Хамар-Дабанской гольцово-горно-таежной провинции Южносибирской горно-таежной области и Байкальской озерно-котловинной провинции Байкало-Джугджурской гольцово-горно-таежной области (Белов и др., 2002). Эдификаторами лесов в районе выступают кедр сибирский (*Pinus sibirica*), пихта сибирская (*Abies sibirica*) и ель обыкновенная (*Picea obovata*), при участии сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) (Растительность ..., 1988).

Исследовались деревья в возрасте 100–120 лет на контрольных пробных площадях Выдриной (51°28'16.1" с. ш., 104°51'21.6" в. д.), и Танхой (51°32'35.47" с. ш., 105°7'9.68" в. д.) размером 50 × 50 м, представлявших собой кедрч чернично-зеленомошный с породным составом 10К + П Б, средней высотой около 20 м и средним диаметром кедр в насаждении — 27 см. Кроме того, изучалось состояние деревьев с повреждениями на двух площадях тех же размеров. Насаждение на пробной площади Бабушкин (51°29'53.1" с. ш., 105°59'09.5" в. д.) характеризуется как кедрч чернично-зеленомошный в возрасте от 100 до 120 лет с породным составом 9К1П, средней высотой 18 м и средним диаметром кедр в насаждении 20.5 см. Насаждение на пробной площади Култук (51°46'06.6" с. ш., 103°37'16.6" в. д.) размером 50 × 50 м представляет собой пихтарник лиственнично-кедровый багульниково-зеленомошный с породным составом 9Л1К + Б, средней высотой около 17 м и средним диаметром кедр в насаждении 16.5 см.

Показатель NDVI вычисляется по стандартной формуле:

$$NDVI = \frac{NIR - RED}{NIR + RED},$$

где NIR и RED — нормализованные значения интенсивности отражения в ближнем инфракрас-

ном и красном диапазоне спектра для данной точки земной поверхности.

Территория вокруг пробных площадей была обследована с помощью квадрокоптера. Установлено, что характеристики насаждений вблизи пробных площадей такие же, как и на пробных площадях, после чего показатели NDVI рассчитывались для пикселей 250 × 250 м с центром на пробной площади.

Показатели были рассчитаны с помощью продукта MYD09Q1 измерительного комплекса MODIS (Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer), установленного на международном научно-исследовательском спутнике AQUA (EOS PM-1). Продукт MYD09Q1 включает в себя два спектральных значения для пикселя размером 250 × 250 метров. Для каждого пикселя формируется композит за 8-дневный период по критерию максимального качества с учетом атмосферных условий. Данные получены с ресурса The Earth Observing System Data and Information System EOSDIS (earthdata.nasa.gov). Значения NDVI представлены за период с 2003 по 2017 г. Типичный сезонный временной ряд NDVI приведен на рис. 1.

Как видно из рис. 1, кривая сезонной динамики NDVI(*n*) имеет сложную форму, и для упрощения ее описания предложена следующая процедура “свертки” сезонного временного ряда значений NDVI(*i*) в год *i* (Ковалев и др., 2019):

1. Определялись максимальное NDVI(*i*)_{max} и минимальное NDVI(*i*)_{min} значения NDVI для сезона *i*.

2. Временной ряд NDVI(*n*), в интервале значений от *n*(*i*)₀ до *n*(*i*)_f подвергался фильтрации высокочастотным скользящим фильтром по пяти точкам:

$$NDVIF(n) = NDVI(n - 2) + NDVI(n - 1) + NDVI(n) + NDVI(n + 1) + NDVI(n + 2).$$

3. Определялось критическое значение NDVIF(*i*)_{крит} за сезон: $NDVIF(i)_{крит} = NDVIF_{min} + 0.20 (NDVIF(i)_{max} - NDVIF(i)_{min})$.

4. Определялись значение *n*(*i*)₀ – начальная временная точка, до которой все значения NDVIF текущего года ниже значения NDVIF(*i*)_{крит}, и значение *n*(*i*)_f – конечная временная точка, после которой все значения NDVIF текущего года ниже значения NDVIF(*i*)_{крит}.

5. Полученный фильтрованный ряд {NDVIF(*n*, *i*)} аппроксимировался уравнением параболы $NDVIF(n, i) = a(i)n^2 + b(i)n + c(i)$ с помощью нелинейного метода наименьших квадратов, в результате сезонная динамика NDVIF(*n*) в диапазоне значений (*n*₀, *n*_f) характеризовалась тремя параметрами *a*(*i*), *b*(*i*), *c*(*i*);

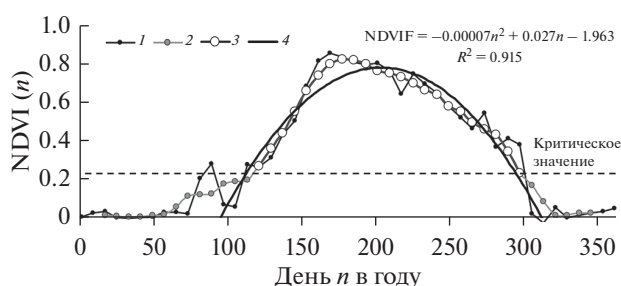


Рис. 1. Типичный временной ряд NDVI(*n*) на пробной площади Выдринной в 2003 г. (*n* – номер дня в течение года): 1 – сезонный ряд NDVI, 2 – фильтрованный ряд 1, 3 – ряд 2, обрезанный по критическому значению $NDVIF_{крит} = NDVIF_{min} + 0.2(NDVIF_{max} - NDVIF_{min})$, 4 – параболическая аппроксимация ряда 3; 5 – критическое значение NDVI(*n*).

6. Вместо параметров *a*(*i*), *b*(*i*), *c*(*i*) использовались две новых переменных, определяемых по уравнению NDVIF(*n*, *i*) сезонной динамики NDVIF:

– максимальное сезонное значение NDVIF(*i*)_{max}, находившееся стандартным способом из уравнения $\frac{dNDVIF(n, i)}{dn} = 2a(i)n + b(i) = 0$; $n_{max} = \frac{-b(i)}{2a(i)}$;

$$NDVIF(i)_{max} = a(i)n_{max}^2 + b(i)n_{max} + c(i);$$

– скорость $\frac{dNDVIF(i)}{dn} = 2a(i)n_{1/2} + b(i)$ нарастания NDVIF в точке $n(i)_{1/2} = \frac{(n(i)_{max} - n(i)_0)}{2} + n(i)_0$,

расположенной в середине интервала между точками *n*(*i*)₀ и *n*(*i*)_{max}. Эта характеристика примерно соответствует дате начала распускания листьев (Суховольский и др., 2017).

Таким образом, для классификации растительных сообществ предложено использовать два “интегральных” показателя фенологической динамики растительных сообществ NDVIF(*i*)_{max} и $dNDVIF/dn$. Использование этих фенологических маркеров вегетационной динамики растительных сообществ позволяет уменьшить число переменных, используемых для анализа и классификации.

Для сопоставления данных дистанционного зондирования с наземными данными на исследованных пробных площадях проводился пересчет деревьев с использованием визуальной шкалы категорий состояния деревьев (табл. 1)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ.

В таблице 2 приведены результаты наземных учетов состояния деревьев на исследованных пробных площадях, проведенных в августе 2018 г.

Как видно из табл. 2, все деревья на пробных площадях Выдринная и Танхой относятся в кате-

Таблица 1. Визуальная шкала категорий состояния деревьев

Характеристики деревьев	Категории состояния					
	1 – без признаков ослабления	2 – ослабленное	3 – сильно ослабленное	4 – усыхающее	5 – сухой текущий года (свежий)	6 – сухой прошлых лет (старый)
Дефолиация (опадение листьев/хвои)	0–5%	10–25%	25–60%	60–100%	100%	100%
Состояние кроны	Крона густая, симметричная, прирост нормальный	Крона слабо ажурная, прирост немного уменьшен	Крона ажурная, прирост заметно уменьшен	Крона изрежена, часто ненормального цвета.	Хвоя/листья усохли, ветви засыхают	Хвоя/листья и мелкие ветви опали
Состояние ствола	Нормальное	Нормальное	Повреждения коры ветвей и стволов стволовыми вредителями	Заметные повреждения ствола вредителями, наличие трутовых грибов	Кора начинает отслаиваться, грибные мицелии под корой	Кора отслаивается на большой площади, вылетные отверстия насекомых

Таблица 2. Распределение деревьев по категориям состояния на обследованных пробных площадях

Пробная площадь	Категория состояния*				
	1	2	3	4	5
Бабушкин	0	0	0.276	0.414	0.310
Култук	0	0.176	0.353	0.235	0.235
Выдринная	1	0	0	0	0
Танхой	1	0	0	0	0

* Подробнее категории см. в табл. 1.

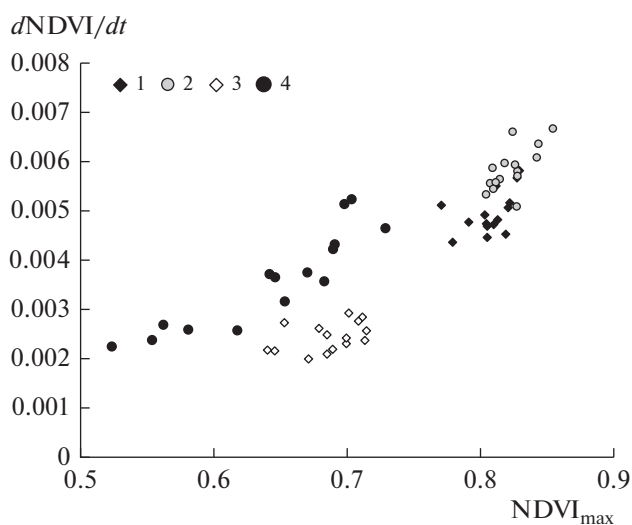


Рис. 2. Значения дистанционных показателей $NDVI_{max}$ и $d(NDVI)/dt$ на пробных площадях в 2003–2017 г. (1 – Выдринная, 2 – Танхой, 3 – Бабушкин, 4 – Култук).

гории 1, и на них отсутствуют видимые признаки повреждений. На пробной площади Култук примерно 20% деревьев принадлежит к категории 2, остальные деревья – к категориям 3, 4 и 5. Большинство (>70%) деревьев на пробных площадях Бабушкин и Култук можно отнести к погибшим (категории 4 и 5).

На рисунке 2 приведены сезонные показатели дистанционного зондирования для изученных пробных площадей в течение 2003–2017 гг. Как видно из рис. 2, дистанционные характеристики в течение 2003–2017 гг. на пробных площадях с поврежденными и неповрежденными деревьями существенно различаются. В таблице 3 приведена классификационная матрица дискриминантного анализа для неповрежденных (пробные площади 1 (Выдринная) и 2 (Танхой)) и поврежденных (площади 3 (Бабушкин) и 4 (Култук)) насаждений.

Из классификационной матрицы для 2003–2017 гг. следует, что все пробные площади практически безошибочно классифицируются по данным дистанционного зондирования (с некоторыми ошибками классифицируются неповрежденные пробные площади 1 и 2) (табл. 4). Качество дискриминации оценивалось по значению λ -критерия Вилкса. Значение $\lambda = 0.036$ в табл. 4 указывает на хорошую дискриминацию данных. Таким образом, возникает возможность оценки состояния насаждений по дистанционным показателям.

Как можно будет использовать полученные результаты для мониторинга состояния насаждений только по показателям NDVI? Для оценки состояния насаждений, для которых не проводились наземные, а лишь аэровизуальные обследования, был выбран трансекта, начинающаяся вблизи пробной площади 3 (Бабушкин) (точка M01) направлением к побережью Байкала. Вдоль вы-

Таблица 3. Классификационная матрица для классификации четырех пробных площадей в течение 15 лет (2003–2017 гг.) по дистанционным данным

Пробные площади по наземным оценкам	Процент точно классифицированных данных	Пробные площади по дистанционным оценкам				Всего лет
		1	2	3	4	
1	73.3	11	4	0	0	15
2	93.3	1	14	0	0	15
3	100.0	0	0	15	0	15
4	100.0	0	0	0	15	15
Всего	91.7	12	18	15	15	60

Таблица 4. Статистическая достоверность (по критерию λ -Вилкса) классификации пробных площадей в течение 2003–2009 гг. по дистанционным данным

переменные	Значение λ -Вилкса	F-критерий	Уровень значимости F-критерия
Всего	0.036	77.65	0
NDVI _{max}	0.167	65.405	0.000
dNDVI/dt	0.163	63.643	0.000

бранной трансекты через каждые 1000 м рассчитывались показатели NDVI за период 2003–2017 гг.

Для точек M01–M18 на трансекте для периода с 2003 по 2017 гг. были вычислены средние многолетние значения сезонных параметров NDVI_{max} и d(NDVI)/dt. На рисунке 3 приведены эти значения, а также средние многолетние показатели NDVI_{max} и d(NDVI)/dt для пробных площадей 3 (Бабушкин) и 1 (Выдринная).

Как видно из рис. 3, все точки на трансекте можно разделить на две группы: точки M01–M07, близкие по своим средним многолетним показателям к средним многолетним показателям поврежденного насаждения на пробной площади 3 (Бабушкин), и точки M08–M18 со средними много-

летними показателями, близкими к средним многолетним показателям для неповрежденного насаждения на пробной площади 1 (Выдринная).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ возможностей использования показателей сезонной динамики вегетационного индекса для оценки состояния лесных насаждений показал, что дистанционные характеристики насаждений, классифицируемых в 2018 г. по наземным оценкам, значимо различаются в предыдущие 15 лет, с 2003 по 2017 гг. (более ранние дистанционные данные отсутствуют). Так как индикаторные параметры NDVI_{max} и d(NDVI)/dt оцениваются с использованием кривой сезонной динамики NDVI, оценить состояние насаждения по дистанционным данным возможно только в конце сезона. При этом данные по сезонной динамике NDVI для всей территории лесов Сибири находятся в открытом доступе, что открывает возможности дистанционного мониторинга обширных лесных территорий. Для дальнейшего анализа возможностей использования дистанционных показателей для построения шкал состояния насаждений предполагается продолжить сопряженный анализ наземных и дистанционных показателей состояния.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белов А.В., Лямкин В.Ф., Соколова Л.П. Картографическое изучение биоты. Иркутск: Облмашинформ, 2002. 160 с.
 Воронин В.И. Бактериальная водянка хвойных в байкальских лесах: причины возникновения и риск эпифитотии // Механизмы устойчивости растений и мик-

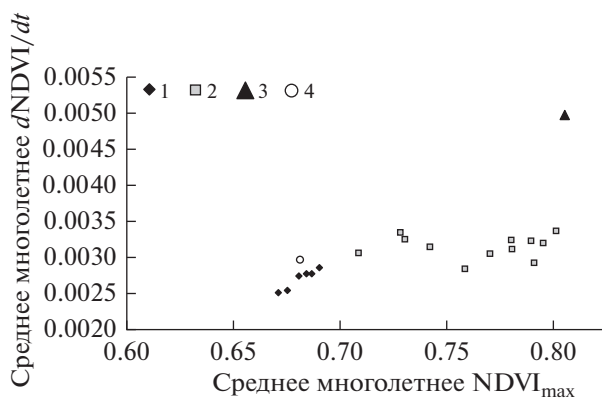


Рис. 3. Средние многолетние значения сезонных показателей NDVI_{max} и dNDVI/dt для точек M01–M07 (кластер 1) и M08–M18 (кластер 2) на трансекте, а также для пробной площади 1 (Выдринная, точка 3) и пробной площади 4 (Бабушкин, точка 4).

- роорганизмов к неблагоприятным условиям среды. Сб. матер. Годичного собрания Общества физиологов растений России, Всеросс. науч. конф. с междунар. участием и школы молодых ученых. Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. 2018. С. 9–12.
- Воронин В.И., Соков М.К.* Влияние сероорганических компонентов атмосферных выбросов на пихту сибирскую // Лесоведение. 2005. № 2. С. 62–64.
- Воронин В.И., Морозова Т.И., Ставников Д.Ю., Нечесов И.А., Осколков В.А., Буянтубеев В.А., Михайлов Ю.З., Говорин Я.В., Середкин А.Д., Шуварков М.А.* Бактериальное повреждение кедровых лесов Прибайкалья // Лесн. хоз-во. 2013. № 3. С. 39–41.
- Ковалев А.В., Воронин В.И., Суховольский В.Г.* Оценка повреждений кедровых насаждений южного берега оз. Байкал на основе многолетних спутниковых наблюдений MODIS/AQUA // Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии: Доклады VII Всерос. конф. (Москва, 22–24 апреля 2019 г.). М.: ЦЭПЛ РАН, 2019. С. 63–64.
- Краснобаев В.А., Воронин В.И.* Аномальные оттепели как одна из причин повреждений кроны молодых хвойных деревьев в южном Прибайкалье // География и природные ресурсы. 2011. № 2. С. 75–78.
- Плешанов А.С., Морозова Т.И.* Микромитеты пихты сибирской и атмосферное загрязнение лесов. Новосибирск: Гео, 2009. 115 с.
- Растительность хребта Хамар-Дабан. Новосибирск: Наука. 1988. 113 с.
- Суховольский В.Г., Иванова Ю.Д., Овчинникова Т.М., Ботвич И.Ю.* Моделирование фенодинамики листопадных древесных пород // Лесоведение. 2017. № 4. С. 293–302.
- Щербин-Парфененко А.Л.* Бактериальные заболевания лесных пород. М.: Гослесбуиздат, 1963. 148 с.
- Barr A., Black T.A., McCaughey H.* Climatic and phenological controls of the carbon and energy balances of three contrasting boreal forest ecosystems in western Canada // Phenology of Ecosystem Processes: Applications in Global Change Research. 2009. P. 3–34.
- Bayarjargal Y., Karnieli A., Bayasgalan M., Khudulmur S., Gandush C., Tucker C.J.* A comparative study of NOAA-AVHRR derived drought indices using change vector analysis // International Journal of Remote Sensing. 2006. V. 105. № 1. P. 9–22.
- Cunha M., Richter C.* A time-frequency analysis on the impact of climate variability with focus on semi-natural montane grassland meadows // IEEE Transaction Geoscience and Remote Sensing. 2014. V. 52. № 10. P. 6156–6164.
- de Beurs K.M., Henebry G.M.* Land surface phenology and temperature variation in the International Geosphere-Biosphere Program high-latitude transects // Global Change Biology. 2005. V. 11. № 5. P. 779–790.
- earthdata.nasa.gov
- Jacquin A., Sheeren D., Lacombe J.P.* Vegetation cover degradation assessment in Madagascar savanna based on trend analysis of MODIS NDVI time series // International J. Applied Earth Observation and Geoinformation. 2010. V. 12. P. S3–S10.
- Liang L., Chen Y., Hawbaker T., Zhu Z., Gong P.* Mapping mountain pine beetle mortality through growth trend analysis of time-series landsat data // Remote Sensing. 2014. V. 6. P. 5696–5716.
- Liu Yan, Hill M.J., Zhang Xiaoyang, Wang Zhuosen, Richardson A.D., Hufkens K., Filippa G., Baldocchi D.D., Ma Siyan, Verfaillie J., Schaaf C.B.* Using data from Landsat, MODIS, VIIRS and Pheno Cams to monitor the phenology of California oak/grass savanna and open grassland across spatial scales // Agricultural and Forest Meteorology. 2017. V. 237–238. P. 311–325.
- Ma X., Huete A., Yu Q., Coupe N.R., Davies K., Broich M., Ratana P., Beringer J., Hutley L.B., Cleverly J., Boulain N., Eamus D.* Spatial patterns and temporal dynamics in savanna vegetation phenology across the North Australian Tropical Transect // Remote Sensing of Environment. 2013. V. 139. P. 97–115.
- Olsson P.O., Lindstrom J., Eldundh L.* Near real-time monitoring of insect induced defoliation in subalpine birch forests with MODIS derived NDVI // Remote Sensing of Environment. 2016. V. 181. P. 42–53.
- Rechid D., Raddatz T.J., Jacob D.* Parameterization of snow-free land surface albedo as a function of vegetation phenology based on MODIS data and applied in climate modelling // Theoretical and Applied Climatology. 2009. V. 95. P. 245–255.
- Richardson A.D., Black A.T., Ciais P., Delbart N., Friedl M.A., Gobron N., Hollinger D.Y., Kutsch W.L., Longdoz B., Luysaert S., Migliavacca M., Montagnani L., Munger W.J., Moors E., Piao S., Rebmann C., Reichstein M., Saigusa N., Tomelleri E., Vargas R., Varlagin A.* Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010. V. 365. P. 3227–3246.
- Senf C., Seidl R., Hostert P.* Remote sensing of forest insect disturbances: Current state and future directions // International J. Applied Earth Observation and Geoinformation. 2017. V. 60. P. 49–60.
- Spruce J.P., Sader S., Ryan R.E., Smoot J., Kuper P., Ross K., Prados D., Russell J., Gasser G., McKellip R.* Assessment of MODIS NDVI time series data products for detecting forest defoliation by gypsy moth outbreaks // Remote Sensing of Environment. 2011. V. 115. P. 427–437.
- Thayn J.B.* Using a remotely sensed optimized Disturbance Index to detect insect defoliation in the Apostle Islands, Wisconsin, USA // Remote Sensing of Environment. 2013. V. 136. P. 210–217.
- Tottrup C., Rasmussen M.S.* Mapping long-term changes in savannah crop productivity in Senegal through trend analysis of time series of remote sensing data // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2004. V. 103. № 3. P. 545–560.
- Tucker C.J.* Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation // Remote Sensing of Environment. 1979. V. 8. P. 127–150.
- Verbesselt J., Zeileis A., Herold M.* Near real-time disturbance detection using satellite image time series // Remote Sensing of Environment. 2012. V. 123. P. 98–108.
- Verbesselt J., Robinson A., Stone C., Culvenor D.* Forecasting tree mortality using change metrics derived from MODIS satellite data // Forest Ecology and Management. 2009. V. 258. № 7. P. 1166–1173.

A Possibility to Analyse the Forest's Condition Based on the Remote Sensing Data from MODIS

A. V. Kovalev^{1,*}, V. I. Voronin^{2,**}, V. A. Oskolkov², and V. G. Sukhovolskiy^{3,***}

¹Federal Research Center Krasnoyarsk Science Center, Siberian branch of the RAS, Akademgorodok st., 50, Krasnoyarsk, 660036 Russia

²Siberian institute of plants physiology and biochemistry, Siberian branch of the RAS, Lermontova st. 132, Irkutsk, 664033 Russia

³Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (FI SB RAS), Akademgorodok st., 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: sunhi.prime@gmail.com

**E-mail: bioin@sifibr.irk.ru

***E-mail: soukhovolsky@yandex.ru

The possibility of assessment of the trees' state based on remote sensing data was studied. The integral indicators of the vegetation index (NDVI) seasonal dynamics were used, being compared for control (unharmed) and damaged test plots in the Khamar-Daban zone near the coast of Lake Baikal (Irkutsk region) in 2003–2017. It is shown that the use of the proposed integral indicators of the NDVI seasonal dynamics makes it possible to classify the test plots according to the state of the trees.

Keywords: forest stands, damage, condition, monitoring, remote sensing data, vegetation index.

Acknowledgements: The research was carried out with the financial support of RFBR (17-05-41012 PGO_a and 17-29-05074 офн_м).

REFERENCES

- Barr A., Black T.A., McCaughey H., Climatic and phenological controls of the carbon and energy balances of three contrasting boreal forest ecosystems in western Canada, *Phenology of Ecosystem Processes: Applications in Global Change Research*, 2009, pp. 3–34.
- Bayarjargal Y., Karnieli A., Bayasgalan M., Khudulmur S., Gandush C., Tucker C.J., A comparative study of NOAA-AVHRR derived drought indices using change vector analysis, *International J. Remote Sensing*, 2006, Vol. 105, No. 1, pp. 9–22.
- Belov A.V., Lyamkin V.F., Sokolova L.P., *Kartograficheskoe izuchenie bioty* (Mapping study of biota), Irkutsk: Oblmashinform, 2002, 160 p.
- Cunha M., Richter C., A time-frequency analysis on the impact of climate variability with focus on semi-natural montane grassland meadows, *IEEE Transaction Geoscience and Remote Sensing*, 2014, Vol. 52, No. 10, pp. 6156–6164
- De Beurs K.M., Henebry G.M., Land surface phenology and temperature variation in the International Geosphere-Biosphere Program high-latitude transects, *Global Change Biology*, 2005, Vol. 11, No. 5, pp. 779–790. earthdata.nasa.gov
- Jacquin A., Sheeren D., Lacombe J.P., Vegetation cover degradation assessment in Madagascar savanna based on trend analysis of MODIS NDVI time series, *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2010, Vol. 12, pp. S3–S10.
- Kovalev A.V., Voronin V.I., Sukhovol'skii V.G., Otsenka povrezhdenii kedrovyykh nasazhdenii yuzhnogo berega oz. Baikal na osnove mnogoletnikh sputnikovykh nablyudeni MODIS/AQUA (Estimation of siberian pine stands damages at the south shore of Baikal lake based on the long-term satellite observations of MODIS/AQUA), *Aerospace methods and GIS—technologies in forestry, forest management and ecology*, Proc. of the VII All-Russian Conf., Moscow, 22–24 April, 2019, Moscow, TsEPL RAN, 2019, pp. 63–64.
- Krasnobaev V.A., Voronin V.I., Anomal'nye ottepli kak odna iz prichin povrezhdenii krony molodykh khvoynykh derev'ev v yuzhnom Pribaikal'e (Abnormal thaws as one of the causes of damage to the crown of young coniferous trees in the southern Baikal region), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2011, No. 2, pp. 75–78.
- Liang L., Chen Y., Hawbaker T., Zhu Z., Gong P., Mapping mountain pine beetle mortality through growth trend analysis of time-series landsat data, *Remote Sensing*, 2014, Vol. 6, No. 5696–5716.
- Liu Y., Hill M.J., Zhang X., Wang Z., Richardson A.D., Hufkens K., Filippa G., Baldocchi D.D., Ma S., Verfaillie J., Schaaf C.B., Using data from Landsat, MODIS, VIIRS and Pheno Cams to monitor the phenology of California oak/grass savanna and open grassland across spatial scales, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, Vol. 237–238, pp. 311–325.
- Ma X., Huete A., Yu Q., Coupe N.R., Davies K., Broich M., Ratana P., Beringer J., Hutley L.B., Cleverly J., Boulain N., Eamus D., Spatial patterns and temporal dynamics in savanna vegetation phenology across the North Australian Tropical Transect, *Remote Sensing of Environment*, 2013, Vol. 139, pp. 97–115.
- Olsson P.O., Lindstrom J., Eldundh L., Near real-time monitoring of insect induced defoliation in subalpine birch forests with MODIS derived NDVI, *Remote Sensing of Environment*, 2016, Vol. 181, pp. 42–53.
- Pleshanov A.S., Morozova T.I., *Mikromitsety pikhty sibirskoi i atmosfernoie zagryaznenie lesov* (Micromycetes of Siberian fir and atmospheric pollution of forests), Novosibirsk: Geo, 2009, 115 p. *Rastitel'nost' khrebtba Khamar-Daban*, (Vegetation of the Khamar-Daban range), Novosibirsk: Nauka, 1988, 113 p.

- Rechid D., Raddatz T.J., Jacob D., Parameterization of snow-free land surface albedo as a function of vegetation phenology based on MODIS data and applied in climate modelling, *Theoretical and Applied Climatology*, 2009, Vol. 95, pp. 245–255.
- Richardson A.D., Black A.T., Ciais P., Delbart N., Friedl M.A., Gobron N., Hollinger D.Y., Kutsch W.L., Longdoz B., Luyssaert S., Migliavacca M., Montagnani L., Munger W.J., Moors E., Piao S., Rebmann C., Reichstein M., Saigusa N., Tomelleri E., Vargas R., Varlagin A., Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, Vol. 365, pp. 3227–3246.
- Senf C., Seidl R., Hostert P., Remote sensing of forest insect disturbances: Current state and future directions, *International J. Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2017, Vol. 60, pp. 49–60.
- Shcherbin-Parfenenko A.L., *Bakterial'nye zabolevaniya lesnykh porod* (Bacterial diseases of forest species), Moscow: Goslesbumizdat, 1963, 148 p.
- Spruce J.P., Sader S., Ryan R.E., Smoot J., Kuper P., Ross K., Prados D., Russell J., Gasser G., McKellip R. Assessment of MODIS NDVI time series data products for detecting forest defoliation by gypsy moth outbreaks // *Remote Sensing of Environment*. 2011. V. 115. P. 427–437.
- Sukhovol'skii V.G., Ivanova Y.D., Ovchinnikova T.M., Botvich I.Y., Modelirovanie fenodinamiki listopadnykh drevesnykh porod (Simulation of phenodynamics of deciduous tree species), *Lesovedenie*, 2017, No. 4, pp. 293–302.
- Thayn J.B., Using a remotely sensed optimized Disturbance Index to detect insect defoliation in the Apostle Islands, Wisconsin, USA *Remote Sensing of Environment*, 2013, Vol. 136, pp. 210–217.
- Tottrup C., Rasmussen M.S., Mapping long-term changes in savannah crop productivity in Senegal through trend analysis of time series of remote sensing data, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2004, Vol. 103, No. 3, pp. 545–560.
- Tucker C.J., Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation, *Remote Sensing of Environment*, 1979, Vol. 8, No. 2, pp. 127–150.
- Verbesselt J., Robinson A., Stone C., Culvenor D., Forecasting tree mortality using change metrics derived from MODIS satellite data, *Forest Ecology and Management*, 2009, Vol. 258, No. 7, pp. 1166–1173.
- Verbesselt J., Zeileis A., Herold M., Near real-time disturbance detection using satellite image time series, *Remote Sensing of Environment*, 2012, Vol. 123, No. 98–108.
- Voronin V.I., Bakterial'naya vodyanka khvoynykh v baikal'skikh lesakh: prichiny vozniknoveniya i risk epifitotii (Bacterial infections of the coniferous in the Baikal forests: causes and risks of epiphytetics), *Mechanisms of resistance of plants and microorganisms to unfavorable environmental. Annual meeting society of plant physiologists of Russia*, Book of Proceedings of the All-Russian Scientific Conference with International Participation and Schools of Young Scientists, Irkutsk, Irkutsk: Izd-vo Instituta geografii im. V.B. Sochavy SO RAN, Vol. 1, pp. 9–12.
- Voronin V.I., Morozova T.I., Stavnikov D.Y., Nechesov I.A., Oskolkov V.A., Buyantuev V.A., Mikhailov Y.Z., Govorin Y.V., Seredkin A.D., Shuvarkov M.A., Bakterial'noe povrezhdenie kedrovyykh lesov Pribaikal'ya (Bacterial damage to the cedar forests of the Baikal region), *Lesn. khoz-vo*, 2013, No. 3, pp. 39–41.
- Voronin V.I., Sokov M.K., Vliyanie seroorganicheskikh komponentov atmosferynykh vybrosov na pikhtu sibirskuyu (The influence of sulfurorganic components of atmospheric emissions on Siberian fir), *Lesovedenie*, 2005, No. 2, pp. 62–64.

УДК 581.192.6:581.133.9:58.02

РОЛЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РЕГУЛИРОВАНИИ ПОТОКОВ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ПОДТАЕЖНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЦЕНТРА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

© 2021 г. О. С. Железнова^а, *, С. А. Тобратов^а

^аРязанский государственный университет им. С.А. Есенина, ул. Свободы, 46, Рязань, 390000 Россия

*E-mail: zheleznova_rzn@mail.ru

Поступила в редакцию 04.07.2018 г.

После доработки 04.02.2019 г.

Принята к публикации 06.06.2020 г.

В методологии критических нагрузок древесная растительность рассматривается в качестве важнейшего источника буферности экосистем к потенциальному загрязнению, однако роль растений в регулировании потоков тяжелых металлов (ТМ) в лесных экосистемах изучена слабо. В настоящей работе на примере подтаежных экосистем Южной Мещеры (Рязанская область) анализируются факторы, влияющие на биогеохимическую устойчивость лесных экосистем к поступлению ТМ (Cu, Zn, Cd): закономерности транслокации и аккумуляции элементов в растительных органах; видовой состав растительности и геохимическая специализация видов; уровень биологической продуктивности древостоя; структура земель лесного фонда, в том числе доля антропогенно нарушенных земель. Результаты работы основываются на материалах почвенного и биогеохимического опробования 2013–2014 гг., таксационных данных, балансовых исследованиях. Показано, что накопление Cd в стволовой древесине может быть связано с его транспортом в ксилемном соке в свободной ионной форме, а накопление Cu – с акцепторной ролью древесины, лигнификация клеток которой невозможна без ряда Cu-содержащих ферментов. Построены картосхемы ежегодной иммобилизации ТМ в биомассе ствола и комля. Установлено, что пространственные закономерности аккумуляции ТМ в фитомассе существенно зависят от породного состава древостоя. Максимумы накопления Cu приурочены к участкам с преобладанием ариданитной сосны, а Zn и Cd – к участкам с преобладанием гумидокатных пород – березы и осины. Пространственные неоднородности биопродуктивности древостоев в существенной мере зависят от особенностей ландшафтной структуры территории – специфики погребенных морфоструктур и рельефа дневной поверхности. Результаты балансовых исследований свидетельствуют, что в фитомассе подтаежных экосистем в среднем может быть иммобилизовано до 46% атмосферных выпадений биофильных элементов – Cu и Zn – и менее 10% атмосферной поставки токсичного Cd. При этом Zn в Южной Мещере является слабодифицитным элементом, а Cu и особенно Cd – избыточными.

Ключевые слова: тяжелые металлы, долговременная иммобилизация, рецикличная миграция, гумидокатные и ариданитные растения, биологическая продуктивность, ксилемный транспорт элементов, биогеохимическая устойчивость экосистем.

DOI: 10.31857/S0024114820060108

Антропогенное воздействие на лесные экосистемы приводит к изменению концентраций химических элементов в их компонентах, включению веществ антропогенного происхождения, в т. ч. тяжелых металлов (ТМ), в естественные циклы миграции (Лукина и др., 1994; Черненко, 2004; Второва, Холопова, 2009). При этом биохимические механизмы миграции ТМ исследуются в настоящее время на достаточно ограниченном круге травянистых растений (Bellegheem et al., 2007; Waters, Grusak, 2008; Sofu et al., 2012) или на молодых древесных растениях в вегетационных экспериментах (Cocozza et al., 2008; Di Vaccio et al., 2009;

Caruana, 2011; Vandecasteele et al., 2015), что недостаточно не только для региональных, но даже для экосистемных оценок химического загрязнения.

Тем не менее анализу влияния антропогенного загрязнения на состояние растительности лесов посвящено много работ (Никонов и др., 2004; Österås, 2004; Мартынюк, 2009; Huang et al., 2011; Сибиркина, 2014; и др.), однако роль самой растительности в регулировании потоков загрязняющих веществ в лесных экосистемах изучена в существенно меньшей степени. В условиях загрязнения древесная растительность выступает в качестве важнейшего источника естественной буферности

лесных экосистем, обеспечивая долговременное изъятие элементов из миграции за счет их иммобилизации в тканях ствола и вероятное последующее их отчуждение при рубках (Manual ..., 2004). В дальнейшем древесина, вовлекающаяся в хозяйственный оборот, превращается в отходы, в основном в черте населенных пунктов. Тем самым отчуждение древесины при рубках оказывает положительный эффект на состояние экосистем, подвергающихся загрязнению через атмосферу. Оно, безусловно, не позволяет изъять ТМ из биосферы, но способствует существенной локализации их последующего участия в миграционных циклах.

Классические работы Н.И. Базилевич с соавт. (Базилевич, Родин, 1967; Базилевич, 1993), Н.П. Ремезова (1959) до сих пор считаются ключевым источником информации о биокруговоротах элементов в зональных экосистемах и рекомендуются к использованию при экологических оценках (Охрана ..., 2004). Однако в настоящее время очевидны значительные трудности в адекватной экстраполяции этих данных и преимущества данных Государственного учета лесного фонда (ГУЛФ), обеспечивающие значительный территориальный охват и высокую корректность результатов (Усольцев, 2002).

Признанным на международном уровне механизмом оценки эколого-геохимической устойчивости экосистем является методология критических нагрузок. Критическая нагрузка соответствует максимальному уровню поступления поллютантов в экосистему, который не сопровождается необратимыми изменениями в функционировании биоты, структуре экосистемы и ее продуктивности в течение длительного периода времени (Башкин, Припутина, 2010). Согласно уравнению масс-баланса, используемому в методологии критических нагрузок при оценке геохимической устойчивости фоновых лесных экосистем, общее поступление металла должно уравновешиваться его накоплением в ежегодном приросте древесной растительности и выносом со стоком (Охрана ..., 2004). Результаты наших предварительных исследований показывают, что долговременная иммобилизация ТМ в тканях ствола может составлять 22–76% от общей величины критической нагрузки (Кривцов и др., 2011).

Цель настоящей работы – рассмотреть факторы, определяющие регулируемую роль растительности лесных экосистем по отношению к потокам ТМ (на примере Cu, Zn, Cd), и оценить потенциал фитомассы по долговременной иммобилизации поллютантов. Cu и Zn – это биофильные элементы, активно участвующие в процессах метаболизма (фотосинтезе, дыхании, синтезе протеинов, защите от окислительного стресса, поддержании

целостности мембран), но становящиеся токсичными для растений при избыточном поступлении в среду (Marschner's ..., 2012; Sinclair, Kramer, 2012; Singh et al., 2016). Cd является геохимическим аналогом Zn, однако метаболической потребности в данном элементе у растений нет (Cocozza et al., 2008). Со второй половины XX в. Cd по темпам и масштабам загрязнения стал одним из приоритетных поллютантов планеты (Волков, 2003).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Территория исследования расположена на юго-западе Мещерской низины в центре Восточно-Европейской равнины (Солотчинский лесхоз Рязанской области) в зоне хвойно-широколиственных лесов (Природа ..., 2008) и занимает площадь 389.6 км². Характерная особенность Южной Мещеры – это мало контрастный рельеф влажных, сырых и заболоченных песчаных равнин. Затрудненная гидродинамика и низкотрофные песчаные субстраты, являющиеся наследием четвертичных оледенений, определяют специфику почвенно-растительных условий района исследований. Дерново-подзолистые почвы плакоров в условиях ослабления дренажа сменяются болотно-подзолистыми и болотными почвами. К видам-эдификаторам растительных сообществ относятся сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), мелколистственные породы – береза повислая (*Betula pendula*) и осина обыкновенная (*Populus tremula*), а в условиях повышенной трофности субстрата – также дуб черешчатый (*Quercus robur*), ель европейская (*Picea abies*) и ольха черная (*Alnus glutinosa*). Преобладающими древесными породами являются сосна и береза. Территория расположена на относительно удалении от крупных промышленных эмитентов (ближайший из них – южный промзавод г. Рязани в 30 км к югу).

Источником первичной информации о продуктивности растительных сообществ послужили таксационные описания ГУЛФ для Солотчинского лесхоза (таксация 2002 г.). Всего были обработаны данные по более чем 300 лесным кварталам (свыше 3000 лесотаксационных выделов). Запасы отдельных фракций фитомассы рассчитывались на основе разработанных нами регрессионных зависимостей запасов от таксационных показателей древостоя. Запасы и продуктивность нижних ярусов оценивались по обширной базе данных “Продуктивность экосистем Северной Евразии” (2002–2006 гг.), созданной Н.И. Базилевич с соавт. Методика расчета запасов биомассы и продуктивности древостоя и нижних ярусов фитоценозов изложена в наших работах (Тобратов и др., 2016; Железнова, 2017).

На основе абсолютных значений запасов биомассы ствола рассчитывался производный пара-

метр – коэффициент благоприятности состояния древостоя (K_6):

$$K_6 = \frac{B_{\text{факт}}}{B_{3Н}}, \quad (1)$$

где $B_{\text{факт}}$ – запасы биомассы стволов с корой при фактической полноте древостоя (в абсолютно сухом состоянии, т га^{-1}); $B_{3Н}$ – зональный возрастной норматив запасов биомассы стволов с корой (в абсолютно сухом состоянии, т га^{-1}) для подтаежных лесов центра Восточно-Европейской равнины в условиях современного климата, определяемый согласно (Усольцев, 2002). K_6 , в отличие от абсолютных значений запасов, свободен от влияния онтогенетического фактора – возраста и поэтому может быть использован для оценки воздействия экологических факторов на рост и продуктивность древостоев. Значения $K_6 > 1$ свидетельствуют о повышенных запасах биомассы стволов, что, как правило, говорит о благоприятности условий для функционирования сообществ; значения $K_6 < 1$ характеризуют противоположную ситуацию. K_6 позволяет оценить лесорастительный потенциал территории, реализованный в накопленных запасах фитомассы.

Сезонный отбор образцов почв (горизонт А1) и различных структурных компонентов фитоценозов (фракции фитомассы надземных и подземных органов древостоя и растений нижних ярусов) осуществлялся в 2013–2014 гг. в соответствии с классическими методиками изучения биологического круговорота (Базилевич и др., 1978). Были отработаны 23 ключевых участка, различных по условиям произрастания и видовой структуре сообществ. Образцы фитомассы измельчались и высушивались до воздушно-сухого веса. Корни тщательно отмывались и высушивались.

Химические анализы образцов фитомассы и почв осуществлялись на базе лаборатории геохимии ландшафтов Рязанского государственного университета им. С.А. Есенина. Для определения концентраций ТМ в фитомассе проводилось кислотное разложение образцов в автоклавах с использованием микроволновой системы (объемное соотношение реактивов на 1 г фитомассы 24.3 : 6 : 2 : 1 для HNO_3 , H_2O_2 , H_2SO_4 , HF, соответственно) и последующее упаривание. Для почв определялись подвижные формы ТМ (экстракция ацетатно-аммонийным буферным раствором с рН 4.8) и их валовые несиликатные формы (экстракция царской водкой) (Методические ..., 1992; МУК 4.1.985-00; ПНД Ф 16.1:2.2:2.3:3.36-2002). Определение концентраций ТМ осуществлялось атомно-абсорбционным методом на плазменном спектрометре “Спектр 5-4”; всего проанализировано свыше 400 образцов. Для Zn в торфяных почвах и для Cd в минеральных и торфяных почвах нами зафиксированы превышения экологи-

ческих нормативов (верхних пределов накопления элементов в почве данного типа при отсутствии техногенного загрязнения) по подвижным формам (Железнова и др., 2018).

Для оценки потенциала растительности экосистем по иммобилизации ТМ осуществлялся синтез пространственных оценок продуктивности и запасов фитомассы сообществ с оценками содержания элементов в различных структурных компонентах фитоценозов. Расчет баланса ТМ произведен относительно приходной статьи баланса в соответствии с идеологией метода критических нагрузок (Manual ..., 2004). Расчет выноса ТМ с поверхностными водами осуществлялся на основании гидрохимических (концентрация ТМ) и гидрометрических (расход воды) исследований в замыкающем створе бассейна р. Белой – основного водотока района исследований. Всего в течение годового цикла 2010–2011 гг. отобрано 15 проб поверхностных вод; пробоотбор был сопряжен с измерениями расхода воды в живом сечении водотока при помощи гидрометрической вертушки ГР-21 (Наставления ..., 1972). Среднегодовой удельный водный вынос ТМ был определен по формуле:

$$M_{\text{runoff}} = C_{\text{ср-взв}} \frac{Q_{\text{год}}}{F}, \quad (2)$$

где M_{runoff} – искомый удельный вынос (г км^{-2} год), интегрально характеризующий интенсивность водной миграции элементов; $C_{\text{ср-взв}}$ – средневзвешенные концентрации ТМ в водах р. Белой (мкг л^{-1}), определенные с учетом не только колебаний химического состава в течение года, но и динамики водности основных гидрологических фаз (половодья, летней и зимней межени и т.д.); $Q_{\text{год}}$ – объем воды, проходящий через живое сечение р. Белой за годовой цикл ($\text{м}^3 \text{год}^{-1}$); F – площадь водосборного бассейна выше замыкающего створа (343 км^2).

Атмосферные выпадения ТМ оценивались на основании данных снегосъемки, осуществленной в марте 2010 г. Определение запасов зимних осадков, накопленных в период устойчивого существования снежного покрова (конец декабря – середина марта 2010 г.: всего 78 дней), и концентраций ТМ в образцах снеговой воды позволило оценить среднесуточную интенсивность атмосферного потока ТМ на земную поверхность. Каждый смешанный образец снежного покрова (1 образец на 35 км^2) состоял из 6–10 индивидуальных проб, отбираемых при помощи поршневого пробоотборника на двух идентичных участках площадью 20 м^2 каждый. Расположение мест взятия индивидуальных проб отвечало принципу типического пропорционального отбора (Дмитриев, 1972), отражая фактическое соотношение между площадями крон, межкрупных пространств

и безлесных территорий (если они имелись); учитывалось также соотношение площадей, занимаемых кронами различных видов деревьев и кустарников. Полученные данные были экстраполированы на весь годовой цикл, в соответствии с имеющимися методическими подходами (Микроэлементы ..., 1974; Учватов, 1994): считается, что отличия между концентрациями ТМ в осадках холодного и теплого сезонов и величинами плотности их потока из атмосферы, как правило, не превышают 30%.

Аккумуляция элементов в торфе рассчитана по данным радиоуглеродной датировки торфяника “Емельяново болото”, согласно которой торф на глубине 45.5 см имеет возраст 2085 ± 51 лет (ИГАН-3877, калиброванные данные). Это свидетельствует о средних темпах накопления торфа в субатлантический период голоцена около $0.218 \text{ мм год}^{-1}$. Указанную скорость торфонакопления следует признать низкой, но типичной для ландшафтов центра Русской равнины в ветровой тени Среднерусской и Смоленско-Московской возвышенностей. Аналогичные данные (в диапазоне $0.20\text{--}0.33 \text{ мм год}^{-1}$) получены независимо друг от друга иными авторами для низинных и верховых болот севера Мещерской низменности (Абрамова, 1999; Новенко и др., 2016) и пойменных торфяников верховьев Дона в районе Куликова поля (Новенко, 2015). В менее континентальных регионах Русской равнины – Белоруссии, Прибалтике и даже Карелии – скорости вертикального роста торфяников в 1.5–10 раз выше (Козлов, 2011; Кузнецов, 2012; Инишева и др., 2013; Напреенко-Дорохова и др., 2016; Напреенко, Напреенко-Дорохова, 2018).

Статистическая обработка данных выполнена в программных пакетах Statistica и Excel, построение картосхем – в среде ГИС “Карта 2005” (производство ОКБ “Панорама”).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного исследования свидетельствуют, что регулирующая роль растительности по отношению к потокам ТМ и в целом биогеохимическая устойчивость лесных экосистем к поступлению поллютантов определяются следующими основными факторами:

- 1) закономерностями транслокации и аккумуляции ТМ в растительных органах;
- 2) видовым составом растительности и геохимической специализацией видов;
- 3) уровнем биологической продуктивности древостоя;
- 4) структурой земель лесного фонда, в том числе долей антропогенно нарушенных земель.

Первый фактор – закономерности транслокации и аккумуляции ТМ в растительных органах –

определяет потенциальные пулы элементов, ассоциированные с различными фракциями фитомассы. Различия в продолжительности жизни фракций и их дальнейшей судьбе после вырубki древостоя определяют емкость и интенсивность круговоротов элементов. Так, пул элементов, ассоциированный с периодически обновляющимися тканями и органами (листьями и хвоей, тонкими корнями), определяет масштабы рециклической миграции, а элементы, иммобилизованные в стволовой древесине, надолго изымаются из миграции и могут отчуждаться из экосистемы в результате рубок. Наиболее характерные закономерности транслокации и аккумуляции ТМ растительностью подтаежных лесных экосистем установлены нами ранее (Железнова и др., 2017) и могут быть проиллюстрированы материалами табл. 1 и 2, в которых приведены значения запасов и ежегодной фиксации ТМ в структурных компонентах фитоценозов Южной Мещеры.

Как следует из табл. 1, на долю стволовой древесины приходится около 59% биомассы фитоценоза, однако с данной фракцией фитомассы ассоциировано менее половины запасов ТМ (23–40% от общего количества запасов ТМ в растительности экосистем) в связи с низкой зольностью древесины. При этом минимальное накопление в стволовой древесине характерно для Zn (22.6%), что является вполне закономерным. Zn, существенная доля которого в ксилемном соке мигрирует в комплексе с хелаторами (Sinclair, Kramer, 2012; Vouain et al., 2014), поступает в ветви и листья деревьев (транспорт в комплексе с хелаторами ограничивает связывание металла с отрицательными зарядами клеточных стенок и увеличивает его транслокацию в побеги). Его геохимический аналог Cd, мигрирующий в ксилемном соке в основном в свободной ионной форме Cd^{2+} (Conn, Gilliam, 2010; Nazama et al., 2015), накапливается в ксилеме (36.6%), притягиваясь отрицательными зарядами полигалактуроновых кислот клеточных стенок.

Еще большее накопление в древесине (39.7%) характерно для Cu. Данный факт нельзя объяснить высоким сродством ионов Cu^{2+} с материалом клеточных стенок, поскольку ксилемный транспорт Cu, в отличие от Cd, осуществляется преимущественно в комплексе с хелаторами (Burkhead et al., 2009). По нашему мнению, накопление Cu в древесине связано с тем, что данная фракция фитомассы, наряду с фотосинтезирующими органами, является одним из ключевых акцепторов комплексов “Cu–лиганд”. Известно, что Cu оказывает сильное влияние на формирование и химический состав клеточных стенок, при этом влияние Cu на лигнификацию особенно выражено в клетках склеренхимы стеблевых тканей (Marschner’s ..., 2012). Недостаточная лигнификация сосудов ксилемы в условиях тяжелого

Таблица 1. Запасы органического вещества и тяжелых металлов в лесных экосистемах Южной Мещеры

Ярус, фракция фитомассы		Фитомасса		Тяжелые металлы в фитомассе					
				Cu		Zn		Cd	
		т га ⁻¹	%	г га ⁻¹	%	г га ⁻¹	%	г га ⁻¹	%
Древесный ярус	Надземная часть	84.24	77.4	199.27	67.8	1863.37	68.1	18.39	61.2
	в т.ч. в древесине ствола	63.91	58.7	116.80	39.7	617.69	22.6	11.00	36.6
	в т.ч. в коре ствола	6.72	6.2	20.54	7.0	502.76	18.4	2.48	8.3
	в т.ч. в тонких ветвях*	3.87	3.6	24.24	8.2	225.04	8.2	1.59	5.3
	в т.ч. в хвое и листьях	3.70	3.4	26.43	9.0	337.68	12.3	1.26	4.2
	Подземная часть	19.05	17.5	59.12	20.1	601.74	22.0	8.78	29.2
	в т.ч. в тонких корнях**	4.24	3.9	21.00	7.1	234.07	8.6	2.69	8.4
Подлесок, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы		5.52	5.1	35.69	12.1	269.18	9.9	2.89	9.6
Итого по фитоценозу		108.81	100	294.08	100	2734.29	100	30.06	100

Примечание. В табл. 1 и 2: * диаметр тонких ветвей ≤ 5 мм; ** диаметр тонких корней ≤ 5 мм. Данные представительны для земель лесного фонда; земли населенных пунктов и сельхозназначения не учитывались.

Таблица 2. Биологическая продуктивность лесных экосистем Южной Мещеры и вовлечение тяжелых металлов в продукционные процессы

Ярус, фракция фитомассы		Прирост		Тяжелые металлы в продукции					
				Cu		Zn		Cd	
		т га ⁻¹ год	%	г га ⁻¹ год	%	г га ⁻¹ год	%	г га ⁻¹ год	%
Древесный ярус	Надземная часть	3.74	44.9	18.38	40.4	208.08	46.5	1.15	29.6
	в т.ч. в тканях ствола	1.45	17.5	2.76	6.1	24.92	5.5	0.29	7.4
	в т.ч. в хвое и листьях	1.61	19.3	11.77	25.9	165.93	37.0	0.59	15.2
	Подземная часть	2.37	28.5	11.33	24.7	121.66	27.2	1.41	36.3
	в т.ч. в тонких корнях	2.15	25.9	10.68	23.5	116.48	26.0	1.35	34.7
Подлесок, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы		2.09	25.1	15.29	33.7	115.35	25.7	1.28	32.9
Средняя аккумуляция в ежегодно нарастающем слое торфа (0.218 мм)		0.12	1.5	0.56	1.2	2.81	0.6	0.05	1.2
Итого по фитоценозу		8.32	100	45.56	100	447.90	100	3.89	100

Примечание. См. подписи к табл. 1.

дефицита Cu связана с участием в биосинтезе лигнина по меньшей мере двух Cu-содержащих ферментов: полифенолоксидазы и диаминооксидазы. Дефицит Cu в высших растениях и связанные с ним нарушения биосинтеза лигнина вызывают изгибание и скручивание стеблей и ветвей, а также летнюю суховершинность у деревьев. Последний признак – характерное проявление нарушения водного транспорта вследствие недостаточной лигнификации сосудов ксилемы или структурной ослабленности клеточных стенок. Таким образом, молодая древесина, выступая одним из важнейших акцепторов Cu, транспорти-

руемой в комплексе с хелаторами, способна аккумулировать и структурно связывать существенные количества данного металла.

Другой характерной особенностью распределения ТМ во фракциях фитомассы, как следует из табл. 1, является интенсивное накопление биофильных Cu и Zn в тонких ветвях, хвое и листьях. Накопление Cd в данных фракциях фитомассы снижено из-за существования биологического барьера (повышения избирательности мембранных транспортных систем в направлении от корней к фотосинтезирующим органам). Повышенная аккумуляция Cd в подземной фитомассе (по-

что 30% его суммарных запасов в растительности экосистем) связана с функционированием корневого биологического барьера (поясков Каспари), препятствующего интенсивной транслокации токсичных ТМ в надземные органы.

Как следует из табл. 2, долговременная иммобилизация ТМ в ежегодном приросте древесины и коры – важнейший источник буферности экосистем к потенциальному загрязнению – составляет 5.5–7.4% от величины суммарной ежегодной фиксации ТМ в приросте всех основных компонентов фитоценоза. В целом, на фоне рециклической миграции, такая иммобилизация невелика: как следует из табл. 2, циклические потоки ТМ, связанные с обновлением листвы, хвои и тонких корней, в 6.8 (Cd)–11.3 (Zn) раза масштабнее. Минимальный масштаб рециклической миграции характерен для токсичного Cd, что связано как с его ограниченной транслокацией в тонкие ветви и листья, так и с повышенной аккумуляцией в древесине стволов.

С нижними ярусами фитоценозов, как показано в табл. 1, ассоциировано около 10% запасов ТМ. При этом вклад растений нижних ярусов в продукционные процессы почти в 5 раз выше, чем в запасы вещества, в соответствии с этим возрастает и их роль в ежегодной фиксации ТМ в приросте биомассы (табл. 2).

Определенную прибавку к долговременной иммобилизации ТМ в тканях ствола может дать аккумуляция элементов в ежегодно нарастающем слое торфа, которая также представляет собой долговременное изъятие ТМ из миграции и, следовательно, фактор естественной буферности экосистем. Согласно нашим расчетам (табл. 2), аккумуляция ТМ в ежегодно нарастающем слое торфа в 5–10 раз меньше их иммобилизации в тканях ствола. Это связано, в первую очередь, с незначительной величиной ежегодных торфяных аккумуляций, которая в среднем в 12 раз меньше ежегодного прироста ствола.

Второй фактор, определяющий регулируемую роль растительности по отношению к потокам ТМ, – видовой состав и геохимическая специализация растений. Влияние биологических особенностей видов на их химический состав проявляется в существовании закрепленных наследственностью альтернативных стратегий устойчивости (толерантности) растений к ТМ: индикации, избегания (исключения) и истинной толерантности (гипераккумуляции) (Ernst, 2006; Серегин, 2009; Maestri et al., 2010; Sofo et al., 2012). Ярким примером реализации наследственного фактора в химической композиции растений является гумидокатность и ариданидность. Известно (Перельман, Касимов, 1999), что гумидокатные виды (в том числе произрастающие на территории исследования береза и осина), сформировавшиеся в гу-

мидных ландшафтах, где преобладают кислые почвы, энергично накапливают подвижные в кислой среде катионогенные микроэлементы (в том числе Zn^{2+} и Cd^{2+}). Ариданидные растения (дуб и сосна), возникшие в аридных ландшафтах, энергичнее накапливают подвижные в нейтральной и щелочной среде анионогенные микроэлементы. К числу последних может быть отнесен также Cu, поскольку известно (Ладонин, Марголина, 1997), что данный элемент тесно ассоциирован с органическим веществом почвы и мигрирует в основном в составе отрицательно заряженных органоминеральных комплексов.

Влияние видового состава растений на регулирование потоков ТМ в экосистемах Южной Мещеры рассмотрим совместно с еще одним фактором – биологической продуктивностью древостоя. При прочих равных условиях чем выше значение биопродуктивности, тем большее количество элемента будет вовлечено в рециркуляцию и иммобилизацию в многолетних тканях. В табл. 3 приведены значения коэффициентов корреляции между параметрами биогенной миграции ТМ и двумя факторами – породным составом древостоя и уровнем его биопродуктивности. Как следует из табл. 3, на накоплении рассматриваемых ТМ в фитомассе отражается ариданидность сосны и гумидокатность березы и осины. Чем больше доля сосны в древостое, тем больше масштаб иммобилизации Cu в тканях ствола и комля. Биогенная миграция Zn и Cd, напротив, отрицательно коррелирует с долей сосны и положительно – с долей березы и осины. Иммобилизация и рециркуляция всех ТМ положительно связана с уровнем биопродуктивности как сосны, так и березы. Исключением является лишь отсутствие значимой связи в системе параметров “иммобилизация Cu – продуктивность березы”, что обусловлено гумидокатностью данной древесной породы.

На рисунке 1 представлены картосхемы, иллюстрирующие пространственные закономерности масштабов ежегодной иммобилизации ТМ в биомассе ствола и комля. Ландшафтные местности, границы которых приведены на рис. 1, отражают объективное существование в пределах района исследований различных условий для функционирования сообществ. Различия между местностями обусловлены неодинаковой абсолютной высотой, набором морфоскульптурных форм, историей развития, спецификой погребенных морфоструктур и, следовательно, современной гидродинамикой (степенью дренированности). Эти факторы определяют пространственные неоднородности продуктивности древостоев района исследований (Железнова, Тобратов, 2017). Подчеркнем, что ландшафтную структуру территории, влияющую на породный состав древостоя и его биопродуктивность, можно выделить в качестве еще одного фактора, определяющего регу-

Таблица 3. Корреляция параметров биогенной миграции тяжелых металлов – ежегодной иммобилизации в тканях ствола и комля и рецикличной миграции с породным составом древостоя и уровнем его биологической продуктивности

Элемент	Параметр			
	корреляция между M_{upl} (M_{cycl}) и			
	долей сосны, %	долей березы и осины, %	K_6 сосны	K_6 березы
Cu	0.49 (–0.01)	–0.47 (–0.01)	0.51 (0.29)	–0.07 (0.15)
Zn	–0.63 (–0.32)	0.69 (0.36)	0.19 (0.24)	0.46 (0.31)
Cd	–0.10 (–0.20)	0.15 (0.22)	0.45 (0.25)	0.29 (0.24)

Примечание. M_{upl} – ежегодная иммобилизация тяжелого металла в тканях ствола и комля; M_{cycl} – рецикличная миграция; K_6 – коэффициент благоприятности состояния древостоя. При расчете M_{cycl} учтены периодически обновляющиеся ткани и органы растений древесного яруса (хвоя и листья, тонкие ветви (диаметр ≤ 5 мм), тонкие корни (диаметр ≤ 5 мм)), а также растения травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Коэффициенты корреляции, выделенные полужирным шрифтом, значимы на высоком уровне ($p < 0.05$).

Таблица 4. Породный состав и уровень биологической продуктивности древостоев Южной Мешеры

Территория	Диапазон абсолютных высот, м	Породный состав древостоя, %	K_6 сосны	K_6 березы
Весь лесхоз	103.5–130.2	Сосна – 50.6; береза – 37.6; осина – 6.6; ольха – 3.1; дуб – 1.1; ель – 0.7; другие породы – 0.3	1.05 (0.37–1.79)	0.80 (0.24–1.19)
Солотчинская останцовая местность I	120.0–130.2	Сосна – 92.4; береза – 3.1; дуб – 1.6; осина – 0.2; другие породы – 2.7	1.38 (1.01–1.74)	0.96
Борисковская сырая равнина VII	108.9–116.8	Береза – 55.5; сосна – 18.5; осина – 12.3; ольха – 9.4; дуб – 2.8; ель – 1.2; другие породы – 0.3	1.26 (0.96–1.79)	0.89 (0.66–1.19)
Переделецкая заболоченная равнина X	105.6–116.5	Сосна – 54.3; береза – 40.2; осина – 2.6; ольха – 2.0; ель – 0.6; дуб – 0.2; другие породы – 0.1	0.92 (0.37–1.38)	0.73 (0.43–0.96)

Примечание. В скобках указан диапазон варьирования значений K_6 (коэффициента благоприятности состояния древостоя). Березняки в Солотчинской местности I представлены локально и учтены таксаторами только в одном квартале, поэтому оценить варьирование K_6 березы в данном случае невозможно.

лирующую роль растительности экосистем по отношению к потокам поллютантов.

Как следует из рис. 1А, наиболее пространственно выраженные максимумы накопления Cu в фитомассе характерны для Солотчинской останцовой местности I и примыкающих территорий на западе района исследований. Особенностью местности I являются максимальные в пределах района исследований высотные отметки и вследствие этого – хорошая дренированность, господство старовозрастных, почти монодоминантных сосновых лесов, а также существенно превышающие зональный возрастной норматив запасы биомассы древостоя (табл. 4). Эти факторы обуславливают интенсивное накопление Cu в фитомассе экосистем Солотчинской местности I. Локальные максимумы биокруговоротов Cu вне местности I также соответствуют территориям с преобладанием высокопродуктивных сосновых древостоев. При этом аккумуляция Zn и Cd на этих участках и в самой Солотчинской местности близка к минимальной, что связано с ничтожным

участием в породном составе древостоя гумидокатных березы и осины (рис. 1Б, В; табл. 4).

Борисковская сырая равнина VII расположена на сниженной высотной ступени (табл. 4), что обеспечивает ее повышенное грунтовое увлажнение, однако она приурочена к характерному элементу погребенного рельефа – вершине доюрского известнякового эрозионного останца. Это частично компенсирует эффект переувлажнения и приводит к тому, что в пределах местности VII распространены сообщества с преобладанием гумидокатных влаголюбивых видов (влияние современного рельефа), но с максимальной для района исследований продуктивностью (фактор погребенного рельефа). В этой связи в данной местности масштабы ежегодной иммобилизации Cu в тканях ствола снижаются почти в 2 раза и соответствуют средним для территории значениям, в то время как биокруговороты Zn и Cd, напротив, максимальны (рис. 1). Максимумы биокруговоротов Zn и Cd обусловлены, таким образом, сочетанием двух факторов – активной аккумуля-

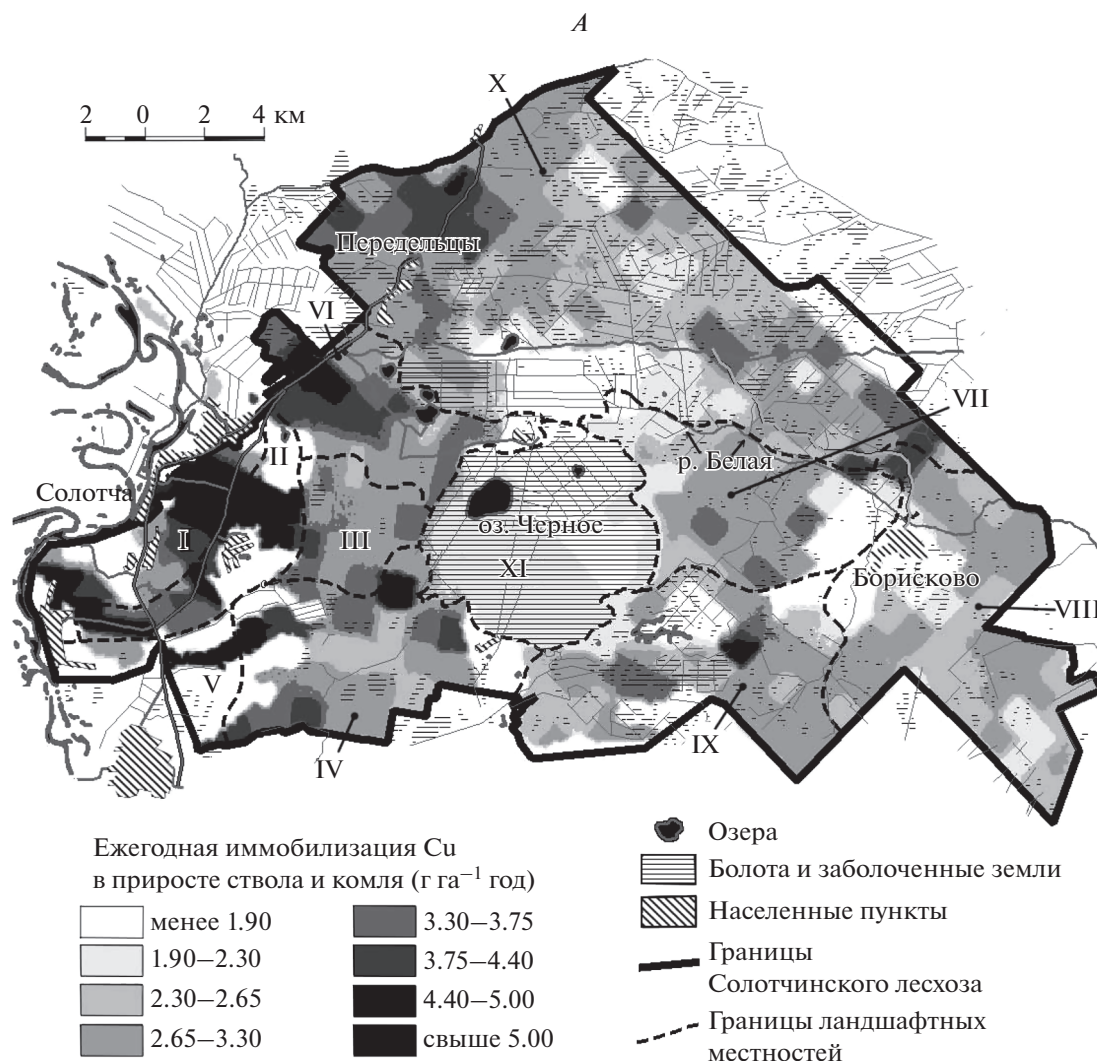


Рис. 1. Ежегодная иммобилизация тяжелых металлов (А – Cu; Б – Zn; В – Cd) в биомассе ствола и комля древостоев подтаежных экосистем Южной Мещеры. Ландшафтные местности: I – Солотчинская останцовая местность; II – Полковская депрессия; III – Пяткинская возвышенность; IV – Лопуховская наклонная равнина; V – Полянская наклонная равнина; VI – Ласковская поозерная равнина; VII – Борисовская равнина; VIII – Дорофеевская равнина; IX – Темновская равнина (бывшая Юго-Западная ложбина стока); X – Переделецкая равнина (бывшая Северная ложбина стока); XI – Красное болото.

цией данных ТМ березой и осиной и высоким уровнем продуктивности древостоя.

Заболоченные территории (Переделецкая заболоченная равнина X (табл. 4), обособленная в контурах крупной доплейстоценовой эрозионной ложбины, врезанной в кровлю регионального водоупора) с характерными для них сниженными запасами биомассы древостоя, в том числе и за счет его низкой полноты, маркируются сниженными масштабами иммобилизации ТМ в тканях стволов (рис. 1). При этом фактор породного состава так же, как и в случае с Борисовской местностью VII, играет приоритетную роль в пространственных закономерностях биокруговоротов ТМ. Локальные максимумы накопления Cu в

тканях стволов в пределах Переделецкой местности X приурочены к соснякам на сухих верях, а Zn и Cd – к гидроморфным эдатомам с преобладанием березы.

Таким образом, биогеохимические особенности сосняков Солотчинской местности I определяют повышенную долговременную иммобилизацию Cu (в 1.8–2.0 раза выше, чем в местностях VII и X), что является ее наиболее характерной особенностью. Гумидокатные породы Борисовской равнины, напротив, определяют приуроченность к ней максимумов биопоглощения Zn и Cd (соответственно в 1.8–3.6 и в 1.2–1.4 раза выше, чем в местностях X и I). Несмотря на полуторакратное отставание в приросте, экосистемы Пе-

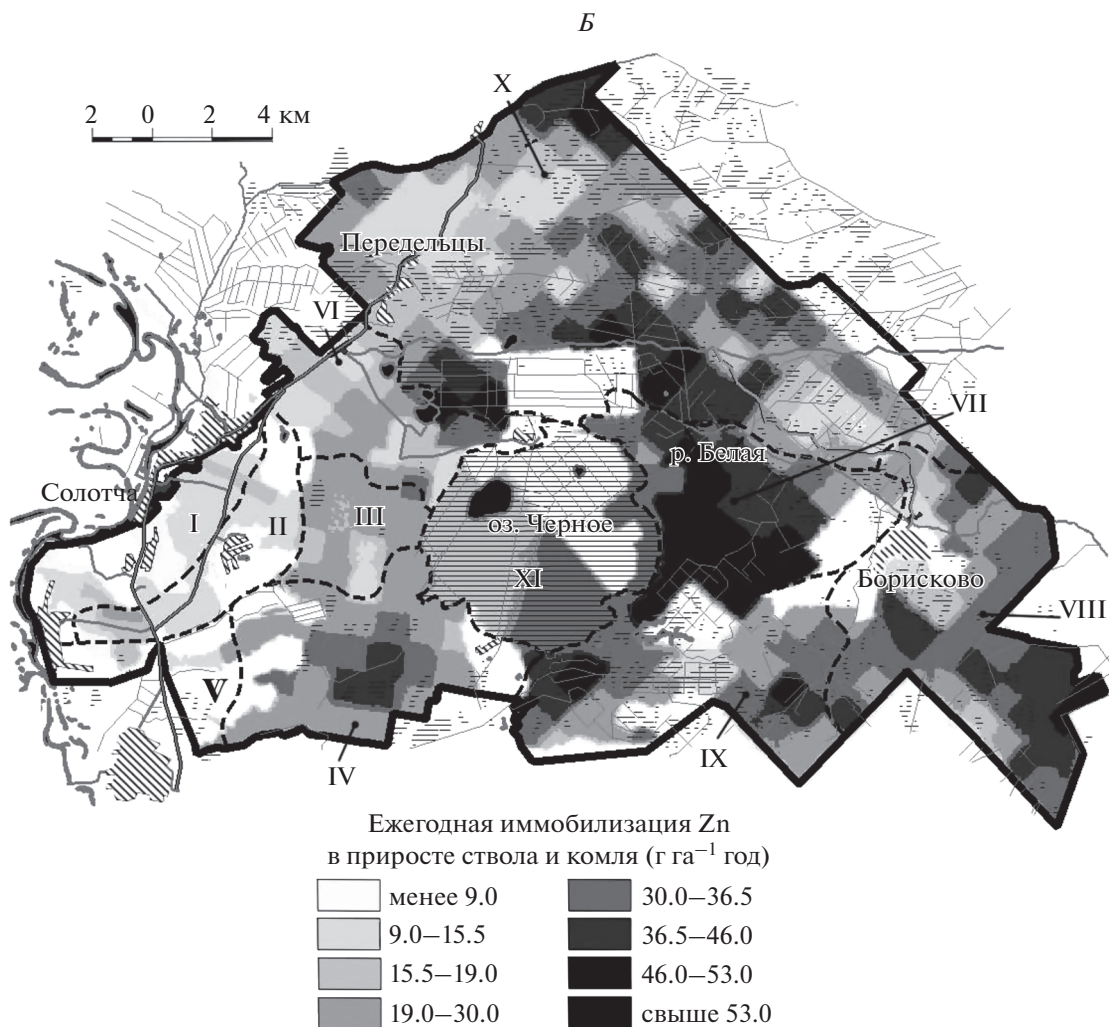


Рис. 1. Продолжение.

ределецкой гидроморфной равнины, тем не менее, в 2 раза опережают сосняки Солотчинской местности по ежегодной иммобилизации Zn в приросте древесины и коры ствола. Это наглядно свидетельствует, что при формировании иммобилизационного пула элементов в лесных экосистемах фактор породного состава более важен, чем фактор биопродуктивности.

Наконец, четвертый фактор, определяющий регулируемую роль растительности по отношению к потокам ТМ, – это особенности структуры земель лесного фонда. При этом особое значение имеет рост площади территорий, не покрытых лесом, где долговременная иммобилизация ТМ в приросте отсутствует, что приводит к снижению потенциала устойчивости экосистем к химическому загрязнению. Наличие территорий с нулевой или близкой к ней биогеохимической устойчивостью может быть обусловлено природными причинами: в условиях Мещеры – в основном развитием гидроморфных экосистем в термокар-

стовых понижениях рельефа (травяные болота – 1082.6 га, термокарстовые озера и речные русла – 240.8 га). Однако даже несмотря на высокую заболоченность Мещерской низменности, свыше 82% площадей безлесных территорий обусловлено антропогенным фактором: вырубki, кварталные просеки и дороги занимают в районе исследований 1456.1 га, антропогенные пустоши – 386.6 га, торфоразработки и заброшенные агроценозы – 4254.0 га. Заболачивание и уничтожение лесов способствуют снижению иммобилизационного потенциала лесных экосистем, определяемого масштабами накопления ТМ в тканях ствола, на 19.0% от теоретически возможного максимума, в том числе антропогенный фактор – на 15.7%. Следовательно, антропогенное вмешательство в лесные экосистемы центра Русской равнины приводит не только к снижению радиационного баланса территории на 11–12% (Дьяконов, 1991), но и к сопоставимому по масштабам снижению емкости биокруговоротов элементов.

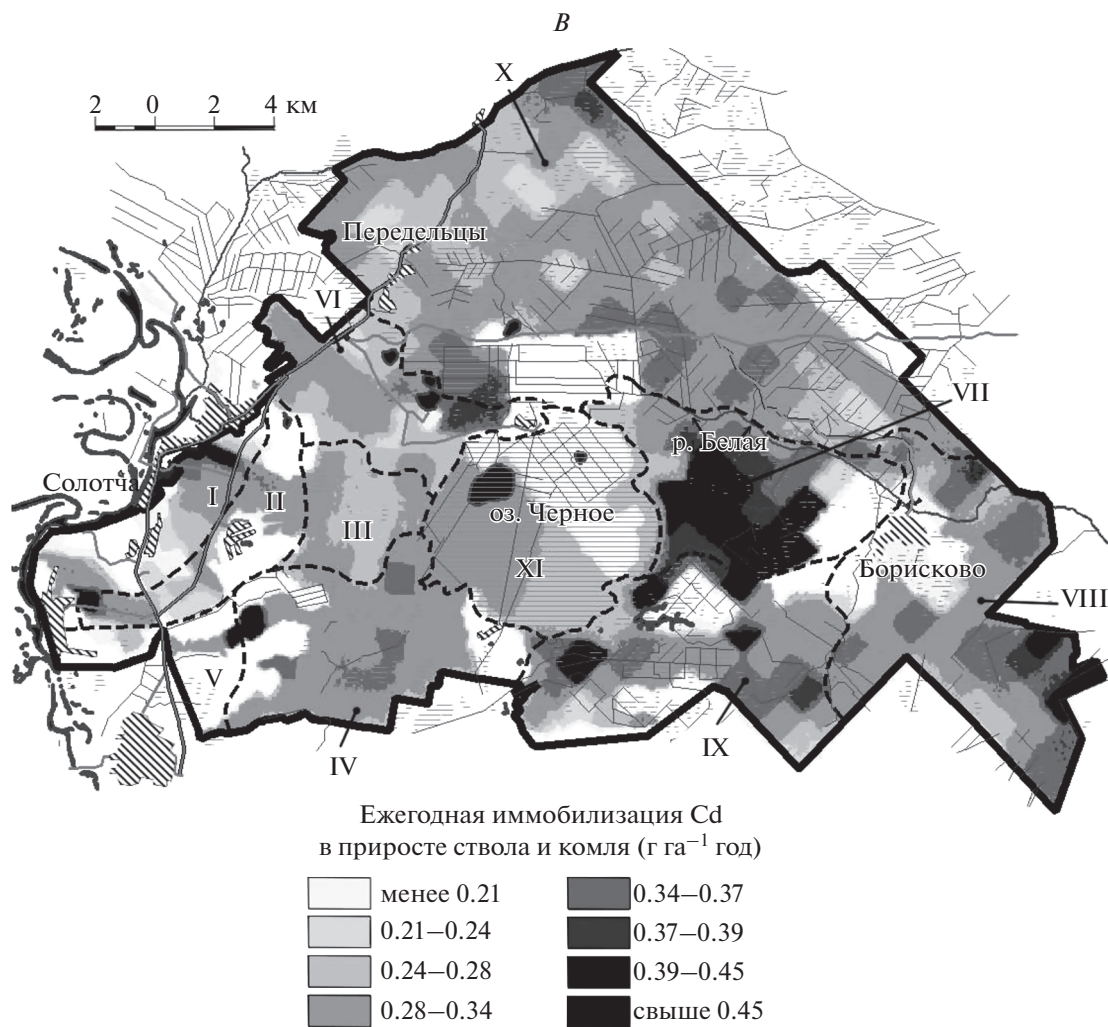


Рис. 1. Окончание.

На рисунке 2 представлены результаты расчета балансов ТМ в экосистемах Южной Мещеры, которые позволяют дать интегральную оценку роли растительности в регулировании потоков ТМ. Как следует из рис. 2, биотический блок подтаежных экосистем способен иммобилизовать 39–46% атмосферных выпадений биофильных элементов – Cu и Zn – и менее 10% атмосферной поставки токсичного Cd (за счет аккумуляции в приросте древесины и коры ствола, тканей комля, а также накопления в ежегодно нарастающем слое торфа). При этом Zn в Южной Мещере является слабodefицитным элементом (невязка баланса равна -5.1%), а Cu и особенно Cd – избыточными (невязка балансов $+20.4$ и $+55.7\%$, соответственно). Избыточность Cu обусловлена его сниженным водным выносом (слабая подвижность в природных растворах), а Cd – высоким уровнем антропогенного поступления по сравнению с санационными возможностями экосистем.

Zn, будучи типоморфным элементом подтаежных ландшафтов, обладает одновременно и повышенным биопоглощением, и высокой гидрохимической подвижностью, которая и является главной причиной его дефицитности.

Топологическая (внутриландшафтная) дифференциация природы приводит к заметным колебаниям миграционных потоков ТМ от места к месту. При этом меняются как емкости их биоциркулов, так и плотность потока металлов из атмосферы. В результате в разных местностях могут складываться различные соотношения входных и выходных потоков миграции ТМ, особенно с учетом того, что биогенная и абиогенная миграция управляются разными факторами с низкой вероятностью пространственных соответствий. Так, основная закономерность атмотехногенеза – повышенный уровень выпадений в “пойменном канале” воздушной миграции (Кривцов и др., 2011) и на “лесных”, пограничных территориях, непо-

средственно прилегающих к нему. Такое пограничное экотонное положение характерно для Солотчинской местности I, лесные массивы которой выступают в роли атмосферного фильтра для техногенных ТМ. К востоку от местности I атмосферные выпадения ТМ снижаются в 1.5–2 раза. Пространственные закономерности биогенной миграции значительно сложнее, но, как видно из табл. 5, масштаб внутриландшафтных различий, тем не менее, вполне сопоставим с таковым для абиогенных атмосферных выпадений. “Ядра типичности” наиболее показательных местностей I, VII и X различаются по интенсивности долговременной иммобилизации ТМ в 1.75–2.72 раза, и только типоморфный Zn является исключением – его биогенная миграция более контрастна, более зависима от местных условий, и различия между выбранными для анализа территориями достигают 5.8 раз.

Биопоглощение ТМ определяется в основном геохимической специализацией и продуктивностью лесных экосистем. При этом монодоминантные ариданитные сосняки местности I специализируются на накоплении Cu, а на сниженных равнинах VII и X преобладают гумидокатные сообщества с преимущественным средством к Zn и Cd. Однако местность X обладает затрудненной гидродинамикой, и биогенная миграция элементов на ее территории снижена в связи с подавленностью продукционных процессов. К центру Борисковской равнины VII, наоборот, приурочен максимум биопродуктивности и параллельно с ним – один из минимумов атмосферной поставки ТМ. В результате экосистемы местности VII наиболее устойчивы к антропогенному поступлению Zn и Cd: доля долговременной иммобилиза-

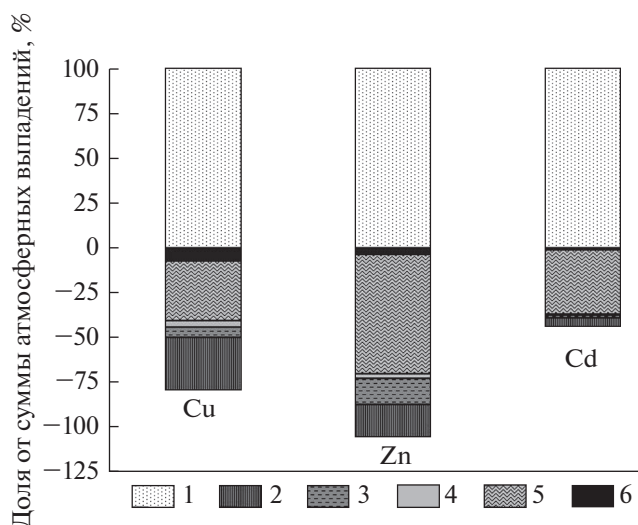


Рис. 2. Баланс тяжелых металлов в лесных экосистемах Южной Мещеры. 1 – атмосферные выпадения; 2 – долговременная иммобилизация в древесине ствола; 3 – долговременная иммобилизация в коре ствола; 4 – долговременная иммобилизация в комле; 5 – вынос с поверхностными водами; 6 – накопление в ежегодно нарастающем слое торфа.

ции от атмосферной поставки данных элементов превышает средние для Южной Мещеры значения в 2–2.5 раза (табл. 5 и рис. 2). В Солотчинской местности I, наоборот, иммобилизационные возможности древесного яруса по отношению к Zn и Cd в 1.5–6.0 раз ниже средних величин. Этому способствуют как незначительное участие гумидокатных видов в древостое, так и высокий уровень атмосферной поставки ТМ в местности I. Тем самым снижению устойчивости солотчин-

Таблица 5. Соотношение биогенных и абиогенных потоков тяжелых металлов в “ядрах типичности” некоторых местностей как характеристика масштаба пространственных ландшафтно-геохимических различий

Элемент	Местность	Атмосферные выпадения, кг км ⁻² год	Долговременная иммобилизация в фитомассе, кг км ⁻² год	Доля долговременной иммобилизации от атмосферных выпадений, %
Cu	I	1.408	0.419	29.74
	VII	0.982	0.311	31.69
	X	0.872	0.269	30.87
Zn	I	12.169	0.930	7.64
	VII	6.072	5.452	89.79
	X	6.684	2.531	37.87
Cd	I	0.552	0.0271	4.91
	VII	0.206	0.0455	22.10
	X	0.404	0.0295	7.30

Примечание. “Ядро типичности” – территория, прилегающая, как правило, к геометрическому центру местности, охватывающая наиболее типичный для нее набор фаций и урочищ, с наиболее характерным проявлением ландшафтно-геохимических свойств всей местности. При расчете долговременной иммобилизации в фитомассе учтена ежегодная аккумуляция элементов в тканях ствола и комля. Названия ландшафтных местностей I, VII, X см. табл. 4.

ских сосняков к атмосферному поступлению Zn и Cd одновременно способствуют пространственные вариации и природных, и техногенных факторов. В то же время для Cu характерны противоположные закономерности: повышенный уровень атмосферной поставки в местности I компенсируется повышенным накоплением Cu, а в иных, менее экотонных местностях, удаленных от поймы р. Оки, биогенная иммобилизация и атмосферная поставка снижаются синхронно. Следствием этого является высокая пространственная стабильность буферных свойств экосистем к атмосферным выпадениям Cu, что следует признать примечательным, но случайным территориальным соответствием полей биогенной и абиогенной миграции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, растительность может играть существенную роль в регулировании потоков загрязняющих веществ в подтаежных лесных экосистемах, иммобилизуя и выводя из миграции (за счет депонирования в тканях ствола, комля и последующего отчуждения при рубках) до 46% атмосферных выпадений ТМ. Наименьшая регулирующая роль растительности проявляется в отношении типичных токсикантов: например, долговременной иммобилизации Cd в фитомассе подвергается менее 10% его атмосферной поставки. При этом масштабы долговременной иммобилизации ТМ существенно варьируют в пределах района исследований: различия между ландшафтными местностями могут достигать 1.8–5.8 раз.

Основными факторами, определяющими емкость и интенсивность биокруговоротов ТМ и в целом биогеохимическую устойчивость лесных экосистем к поступлению поллютантов, являются закономерности транслокации и аккумуляции элементов в растительных органах, видовая специфика накопления ТМ, уровень биологической продуктивности древостоя, а также структура земель лесного фонда. Влияние этих факторов на масштабы иммобилизации ТМ в тканях ствола — важнейший, согласно методологии критических нагрузок, источник естественной буферности экосистем к загрязнению — рассмотрено нами на примере подтаежных лесных экосистем Южной Мещеры. Изучение пространственных закономерностей аккумуляции ТМ в ежегодном приросте тканей ствола показало, что приоритетная роль в определении масштабов иммобилизации ТМ в фитомассе принадлежит породному составу древостоя. Сообщества с преобладанием ариданитной породы — сосны — наиболее эффективно иммобилизуют Cu (сосняки на хорошо дренируемых почвах иммобилизуют Cu в 2 раза интенсивнее, чем в среднем для района исследований). При преобладании гумидокатных березы и осины

активно — в среднем в 1.2–3.6 раза выше, чем в сосновых сообществах — иммобилизуются Zn и Cd. Поскольку уровень биопродуктивности древостоя и его породный состав являются функцией ландшафтной структуры территории, данный фактор также можно считать одним из определяющих при оценке регулирующей роли растительности по отношению к потокам ТМ. Установленные нами закономерности геохимических и биопродукционных процессов актуальны для большинства подтаежных ландшафтов полесского типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Т.А.* Результаты комплексного палеоботанического изучения эволюции ландшафтов Центральной Мещеры в голоцене // Ландшафтная школа Московского университета: традиции, достижения, перспективы / Под ред. Дьяконова К.Н., Мамай И.И. М.: РУСАКИ, 1999. С. 96–108.
- Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
- Базилевич Н.И., Родин Л.Е.* Картограммы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши // Известия Всесоюзного географ. общества. 1967. Т. 99. № 3. С. 190–194.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В.* Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, 1978. 183 с.
- Башкин В.Н., Припутина И.В.* Управление экологическими рисками при эмиссии поллютантов. М.: Газпром ВНИИГАЗ, 2010. 186 с.
- Волков С.Н.* Геохимическая эволюция кадмия в естественном и техногенном циклах миграции // Техногенез и биохимическая эволюция таксонов биосферы: Труды биогеохимической лаборатории. М.: Наука, 2003. Т. 24. С. 113–141.
- Второва В.Н., Холопова Л.Б.* Концентрации химических элементов в растениях и почве и оценка состояния лесных экосистем // Лесоведение. 2009. № 1. С. 11–17.
- Дмитриев Е.А.* Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во МГУ, 1972. 272 с.
- Дьяконов К.Н.* Геофизика ландшафта. Биоэнергетика, модели, проблемы. М.: Изд-во МГУ, 1991. 96 с.
- Железнова О.С.* Комплексная оценка биогеохимической устойчивости экосистем в условиях техногенеза (на примере подтаежных лесов Южной Мещеры): Дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.02.08). М.: Российский университет дружбы народов, 2017. 297 с.
- Железнова О.С., Тобратов С.А.* Опыт ландшафтного анализа пространственных закономерностей продуктивности зональных экосистем Южной Мещеры // Известия РАН. Серия географ. 2017. № 6. С. 47–62.
- Железнова О.С., Тобратов С.А., Кадыров А.С.* Цинк и кадмий в подтаежных лесных экосистемах Восточно-Европейской равнины // Матер. Всеросс. науч. конф. “Химическое и биологическое загрязнение почв” (г. Пушкино, 18–22 июня 2018 г.). Пушкино: Товарищество научных изданий КМК, 2018. С. 18–20.

- Железнова О.С., Черных Н.А., Тобратов С.А.* Цинк и кадмий в фитомассе древесных растений лесных экосистем: закономерности транслокации, аккумуляции и барьерных механизмов // Вестник РУДН. Серия “Экология и безопасность жизнедеятельности”. 2017. Т. 25. № 2. С. 253–270.
- Инишева Л.И., Кобак К.И., Турчинович И.Е.* Развитие процесса заболачивания и аккумуляция углерода в болотных экосистемах России // География и природные ресурсы. 2013. № 3. С. 60–68.
- Козлов Е.А.* Географические особенности изменений скоростей накопления торфа // Вестник Брестского университета. Серия 5. 2011. № 1. С. 18–29.
- Кривцов В.А., Тобратов С.А., Водорезов А.В., Комаров М.М., Железнова О.С., Соловьева Е.А.* Природный потенциал ландшафтов Рязанской области. Рязань: Рязанский гос. университет им. С.А. Есенина, 2011. 768 с.
- Кузнецов О.Л.* Динамика растительности верховых болот // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1. С. 1288–1291.
- Ладонин Д.В., Марголина С.Е.* Взаимодействие гуминовых кислот с тяжелыми металлами // Почвоведение. 1997. № 7. С. 806–811.
- Лукина Н.В., Никонов В.В., Райтхо Х.* Химический состав хвой сосны на Кольском полуострове // Лесоведение. 1994. № 6. С. 10–21.
- Мартынюк А.А.* Сосновые экосистемы в условиях аэротехногенного загрязнения, их сохранение и реабилитация: Дисс. ... д-ра с.-х. наук (спец. 06.03.03). М.: Всерос. НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, 2009. 380 с.
- Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельхозугодий и продукции растениеводства: Изд. 2-е, перераб. и доп. М.: Изд-во ЦИНАО, 1992. 61 с.
- Микроэлементы в природных водах и атмосфере / Под ред. Жигаловской Т.Н., Малахова С.Г. М.: Гидрометеиздат, 1974. 183 с.
- МУК 4.1.985-00 Определение содержания токсичных элементов в пищевых продуктах и продовольственном сырье. Методика автоклавной пробоподготовки: Метод. указания. М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2000. 19 с.
- Напреенко М.Г., Напреенко-Дорохова Т.В.* История формирования болотной растительности в дельтовом ландшафте реки Неман в голоцене // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия “Естественные и медицинские науки”. 2018. № 2. С. 62–72.
- Напреенко-Дорохова Т.В., Напреенко М.Г., Субетто Д.А.* История развития природных экосистем в центральной части Калининградской области в связи с изменениями общегеографической обстановки и деятельностью человека // Общество. Среда. Развитие. 2016. № 2. С. 101–109.
- Наставления гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 6. Ч. II. Гидрологические наблюдения и работы на малых реках. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 266 с.
- Никонов В.В., Лукина Н.В., Безель В.С.* Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. 616 с.
- Новенко Е.Ю.* Растительность и климат Центральной и Восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене: Дис. ... д-ра геогр. наук (спец. 25.00.25). М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2015. 322 с.
- Новенко Е.Ю., Мироненко И.В., Волкова Е.М., Куприянов Д.А., Батанова А.К.* Динамика ландшафтов Юго-восточной Мещеры в голоцене // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2016. № 2. С. 91–102.
- Охрана природы. Городские экосистемы. Расчет величин критических нагрузок поллютантов на городские экосистемы: Методические рекомендации / разраб.: В.Н. Башкин, А.С. Курбатова, Д.С. Савин. М.—Смоленск: Маждента, 2004. 59 с.
- Перельман А.И., Касимов Н.С.* Геохимия ландшафта. М.: Астрей-2000, 1999. 768 с.
- ПНД Ф 16.1:2.2:2.3:3.36-2002 Методика измерений валового содержания кадмия, кобальта, марганца, меди, никеля, свинца, хрома и цинка в почвах, донных отложениях, осадках сточных вод и отходах методом пламенной атомно-абсорбционной спектрометрии. М.: Изд-во ФГБУ “ФЦАО”, 2002. 22 с.
- Природа Рязанской области / под ред. Кривцова В.А. Рязань: Рязанский гос. университет им. С.А. Есенина, 2008. 407 с.
- Продуктивность экосистем Северной Евразии [Электронный ресурс] // База данных. 2002–2006. — URL: <http://biodat.ru/db/prod/index.htm> (дата обращения 29.09.2017).
- Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М.* Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1959. 284 с.
- Серегин И.В.* Распределение тяжелых металлов в растениях и их действие на рост: Дис. ... д-ра биол. наук (спец. 03.00.12). М.: Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, 2009. 333 с.
- Сибиркина А.Р.* Биогеохимическая оценка содержания тяжелых металлов в сосновых борах Семипалатинского Прииртышья: Дис. ... д-ра биол. наук (спец. 03.02.08). Омск: Челябинский гос. университет, 2014. 496 с.
- Тобратов С.А., Железнова О.С., Водорезов А.В.* Оценка пространственных закономерностей лесорастительного потенциала территории на основе “коэффициентов благоприятности” (на примере смешанных лесов Восточно-Европейской равнины) // Восточно-Европейский научный журн. 2016. Т. 8. № 5. С. 127–133.
- Усольцев В.А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2002. 762 с.
- Учватов В.П.* Природные и антропогенные потоки вещества в ландшафтах Русской равнины: Дис. ... д-ра биол. наук (спец. 04.00.03). М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 1994. 471 с.
- Чернышова Т.В.* Закономерности аккумуляции тяжелых металлов сосной обыкновенной в фоновых и техногенных местообитаниях // Лесоведение. 2004. № 2. С. 25–35.
- Belleghem F.V., Cuypers A., Semane B., Smeets K., Vangronsveld J., d’Haen J., Valcke R.* Subcellular localization of cadmium in roots and leaves of *Arabidopsis thaliana* // New Phytologist. 2007. V. 173. № 3. P. 495–508.
- Bouain N., Shahzad Z., Rouached A., Khan G.A., Berthomieu P., Abdelly C., Poirier Y., Rouached H.* Phosphate and zinc transport and signalling in plants: toward a better un-

- derstanding of their homeostasis interaction // *J. Experimental Botany*. 2014. V. 65. № 20. P. 5725–5741.
- Burkhead J.L., Gogolin Reynolds K.A., Abdel-Ghany S.E., Cohu C.M., Pilon M. Copper homeostasis // *New Phytologist*. 2009. V. 182. № 4. P. 799–816.
- Capuana M. Heavy metals and woody plants – biotechnologies for phytoremediation // *iForest – Biogeosciences & Forestry*. 2011. V. 4. № 1. P. 7–15.
- Cocozza C., Minnocci A., Tognetti R., Iori V., Zacchini M., Scarascia-Mugnozza G. Distribution and concentration of cadmium in root tissue of *Populus alba* determined by scanning electron microscopy and energy-dispersive x-ray microanalysis // *iForest – Biogeosciences & Forestry*. 2008. V. 1. № 1. P. 96–103.
- Conn S., Gilliham M. Comparative physiology of elemental distributions in plants // *Annals of Botany*. 2010. V. 105. № 7. P. 1081–1102.
- Di Baccio D., Tognetti R., Minnocci A., Sebastiani L. Responses of the *Populus × euramericana* clone I-214 to excess zinc: Carbon assimilation, structural modifications, metal distribution and cellular localization // *Environmental & Experimental Botany*. 2009. V. 67. № 1. P. 153–163.
- Ernst W.H.O. Evolution of metal tolerance in higher plants // *Forest Snow & Landscape Research*. 2006. V. 80. № 3. P. 251–274.
- Hazama K., Nagata S., Fujimori T., Yanagisawa S., Yoeneyama T. Concentrations of metals and potential metal-binding compounds and speciation of Cd, Zn and Cu in phloem and xylem saps from castor bean plants (*Ricinus communis*) treated with four levels of cadmium // *Physiologia Plantarum*. 2015. V. 154. № 2. P. 243–255.
- Huang J.-H., Ilgen G., Matzner E. Fluxes and budgets of Cd, Zn, Cu, Cr and Ni in a remote forested catchment in Germany // *Biogeochemistry*. 2011. V. 103. № 1–3. P. 59–70.
- Maestri E., Marmiroli M., Visioli G., Marmiroli N. Metal tolerance and hyperaccumulation: Costs and trade-offs between traits and environment // *Environmental & Experimental Botany*. 2010. V. 68. № 1. P. 1–13.
- Manual on methodologies and criteria for modeling and mapping critical loads & levels and air pollution effects, risks and trends [Электронный ресурс] / UNECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. 2004. <http://www.icrptmapping.org/> (дата обращения 25.09.2015).
- Marschner's mineral nutrition of higher plants: 3rd ed. / Ed. P. Marschner. Adelaide: School of Agriculture, Food and Wine, the University of Adelaide Australia, 2012. 672 p.
- Österås A.H. Interactions between calcium and heavy metals in wood and bark: dissertation. Stockholm: Department of Botany, Stockholm University, 2004. 52 p.
- Sinclair S.A., Kramer U. The zinc homeostasis network of land plants // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular Cell Research*. 2012. V. 1823. № 9. P. 1553–1567.
- Singh S., Parihar P., Singh R., Singh V.P., Prasad S.M. Heavy metal tolerance in plants: role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics // *Frontiers in Plant Science*. 2016. V. 6. № 1143.
- Sofo A., Scopa A., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. Biochemical and functional responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium, copper and zinc // *The plant family Brassicaceae: contribution towards phytoremediation*, 2012. V. 21. P. 239–263.
- Vandecasteele B., Quataert P., Piesschaert F., Lettens S., De Vos B., Du Laing G. Translocation of Cd and Mn from bark to leaves in willows on contaminated sediments: Delayed budburst is related to high Mn concentrations // *Land*. 2015. V. 4. № 2. P. 255–280.
- Waters B.M., Grusak M.A. Whole-plant mineral partitioning throughout the life cycle in *Arabidopsis thaliana* ecotypes Columbia, Landsberg erecta, Cape Verde Islands, and the mutant line *ysl1ysl3* // *New Phytologist*. 2008. V. 177. № 2. P. 389–405.

The Vegetation's Role in Heavy Metals' Fluxes Regulation in Sub-Taiga Forest Ecosystems of the Center of the East-European Plain

O. S. Zheleznova^{1,*} and S. A. Tobratov¹

¹Ryazan State University, Svobody st., 46, Ryazan, 390000 Russia

*E-mail: zheleznova_rzn@mail.ru

In critical loads methodology the arboreal vegetation is regarded as the main source of the ecosystems buffer capacity for the potential pollution. However, the vegetation's role in heavy metals' fluxes regulation in forest ecosystems is still poorly studied. This work analyses on the example of the sub-taiga ecosystems of the Southern Meshchera (Ryazan Oblast) the factors that affect the biogeochemical sustainability of forest ecosystems towards heavy metals' (Cu, Zn, Cd) influx: regularities in their translocation and accumulation in plants' organs, species structure of the vegetation and the geochemical specialization of the species; the rate of the forest stand's biological productivity; forest areas organization, including the rate of the anthropogenically disturbed territories. The results of the work are based on the materials of soil biogeochemical sampling of 2013–2014, forest inventory data and the balance studies. It was shown that the accumulation of Cd in trunks' wood could be related to its transportation in the xylem sap in a form of free ions, while the Cu accumulation is associated with the acceptor function of the xylem itself, requiring Cu-containing enzymes for the lignification of its cells. Map schemes of the annual immobilization of the heavy metals in the trunks and butt biomass. It was determined that spatial regularities of heavy metals accumulation in phytomass depend heavily on species structure of the stand. Cu accumulation maximums were found in plots with aridic pines domination while Zn and Cd maximums were found to occur in plots with a dominance of more humidic species, birch and aspen. Spatial heterogeneity of stands' bioproductivity depend significantly on the area's landscape

structure – buried morphostructures features as well as the daylight surface relief. Balance studies results showed that the phytomass of sub-taiga ecosystems can immobilize up to 46% of atmospheric fall of biophile elements – Cu and Zn – and less than 10% of atmospheric supply of toxic Cd. Besides, Zn was found to be in deficiency in the South Meshchera, while Cu and Cd were abundant.

Keywords: heavy metals, long-term immobilization, recycling migration, humidic and aridic plants, biological productivity, xylem transportation of nutrients, biogeochemical sustainability of the ecosystems.

REFERENCES

- Abramova T.A., Rezul'taty kompleksnogo paleobotanicheskogo izucheniya evolyutsii landshaftov Tsentral'noi Meshchery v golotsene (Results of a comprehensive paleobotanical study of the evolution of landscapes in the Central Meshchera in the Holocene), In: *Landshaftnaya shkola Moskovskogo universiteta: traditsii, dostizheniya, perspektivy* (Landscape School of Moscow University: Traditions, Achievements, Prospects), M.: RUSAKI, 1999, pp. 96–108.
- Bashkin V.N., Pripulina I.V., *Upravlenie ekologicheskimi riskami pri emissii pollutantov* (Environmental risk management in pollutant emissions), M.: Gazprom VNIIGAZ, 2010, 186 p.
- Bazilevich N.I., *Biologicheskaya produktivnost' ekosistem Severnoi Evrazii* (Biological productivity of ecosystems in Northern Eurasia), M.: Nauka, 1993, 292 p.
- Bazilevich N.I., Rodin L.E., Kartoskhemy produktivnosti i biologicheskogo krugovorota glavneishikh tipov rastitel'nosti sushi (Schematic maps of productivity and biological circulation of the main types of land vegetation), *Izvestiya Vsesoyuznogo geograf. obshchestva*, 1967, Vol. 99, No. 3, pp. 190–194.
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., Smirnov V.V., *Metody izucheniya biologicheskogo krugovorota v razlichnykh prirodnykh zonakh* (Methods for studying the biological cycle in various natural zones), M.: Mysl', 1978, 183 p.
- Belleghem F.V., Cuypers A., Semane B., Smeets K., Vangronsveld J., D'haen J., Valcke R., Subcellular localization of cadmium in roots and leaves of *Arabidopsis thaliana*, *New Phytologist*, 2007, Vol. 173, No. 3, pp. 495–508.
- Bouain N., Shahzad Z., Rouached A., Khan G.A., Berthomieu P., Abdely C., Poirier Y., Rouached H., Phosphate and zinc transport and signalling in plants: toward a better understanding of their homeostasis interaction, *J. Experimental Botany*, 2014, Vol. 65, No. 20, pp. 5725–5741.
- Burkhead J.L., Gogolin Reynolds K.A., Abdel-Ghany S.E., Cohu C.M., Pilon M., Copper homeostasis, *New Phytologist*, 2009, Vol. 182, No. 4, pp. 799–816.
- Capuana M., Heavy metals and woody plants – biotechnologies for phytoremediation, *iForest – Biogeosciences & Forestry*, 2011, Vol. 4, No. 1, pp. 7–15.
- Chernen'kova T.V., Zakonomernosti akkumulyatsii tyazhelykh metallov sosnoi obyknovЕННОИ v fonovykh i tekhnogennykh mestoobitaniyakh (Regularities of heavy metal accumulation by Scots pine in modal and technogenic sites), *Lesovedenie*, 2004, No. 2, pp. 25–35.
- Cocozza C., Minnocci A., Tognetti R., Iori V., Zacchini M., Scarascia-Mugnozza G., Distribution and concentration of cadmium in root tissue of *Populus alba* determined by scanning electron microscopy and energy-dispersive x-ray microanalysis, *iForest – Biogeosciences & Forestry*, 2008, Vol. 1, No. 1, pp. 96–103.
- Di Baccio D., Tognetti R., Minnocci A., Sebastiani L., Responses of the *Populus × euramericana* clone I-214 to excess zinc: Carbon assimilation, structural modifications, metal distribution and cellular localization, *Environmental & Experimental Botany*, 2009, Vol. 67, No. 1, pp. 153–163.
- Dmitriev E.A., *Matematicheskaya statistika v pochvovedenii* (Mathematical statistics in soil science), M.: Izd-vo MGU, 1972, 272 p.
- D'yakonov K.N., *Geofizika landshafta. Bioenergetika, modeli, problemy* (Geophysics of the landscape. Bioenergy, models, challenges), M.: Izd-vo MGU, 1991, 96 p.
- Ernst W.H.O., Evolution of metal tolerance in higher plants, *Forest Snow & Landscape Research*, 2006, Vol. 80, No. 3, pp. 251–274.
- Hazama K., Nagata S., Fujimori T., Yanagisawa S., Yoeneyama T., Concentrations of metals and potential metal-binding compounds and speciation of Cd, Zn and Cu in phloem and xylem saps from castor bean plants (*Ricinus communis*) treated with four levels of cadmium, *Physiologia Plantarum*, 2015, Vol. 154, No. 2, pp. 243–255.
<http://biodat.ru/db/prod/index.htm> (September 29, 2017).
<http://www.icpmapping.org/> (September 25, 2015).
- Huang J.-H., Ilgen G., Matzner E., Fluxes and budgets of Cd, Zn, Cu, Cr and Ni in a remote forested catchment in Germany, *Biogeochemistry*, 2011, Vol. 103, No. 1–3, pp. 59–70.
- Inisheva L.I., Kobak K.I., Turchinovich I.E., Evolution of the paludification process, and carbon accumulation rate in bog ecosystems of Russia, *Geography and Natural Resources*, 2013, Vol. 34, No. 3, pp. 246–253.
- Kozlov E.A., Geograficheskie osobennosti izmenenii skorosti nakopleniya torfa (Geographical features of change of peat accumulation speeds), *Vestnik Brestskogo universiteta. Seriya 5*, 2011, No. 1, pp. 18–29.
- Krivtsov V.A., Tobratov S.A., Vodorezov A.V., Komarov M.M., Zheleznova O.S., Solov'eva E.A., *Prirodnyi potentsial landshaftov Ryazanskoi oblasti* (Natural potential of the Ryazan region landscapes), Ryazan: Ryazanskii gos. universitet im. S.A. Esenina, 2011, 768 p.
- Kuznetsov O.L., Dinamika rastitel'nosti verkhovykh bolot (Dynamics of raised bogs vegetation), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2012, Vol. 14, No. 1, pp. 1288–1291.
- Ladonin D.V., Margolina S.E., Vzaimodeistvie guminovykh kislot s tyazhelymi metallami (Interaction of humic acids with heavy metals), *Pochvovedenie*, 1997, No. 7, pp. 806–811.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., Raitio K., Khimicheskii sostav khvoi sosny na Kol'skom poluostrove (The chemical composition of pine needles on the Kola Peninsula), *Lesovedenie*, 1994, No. 6, pp. 10–21.
- Maestri E., Marmioli M., Visioli G., Marmioli N., Metal tolerance and hyperaccumulation: Costs and trade-offs be-

- tween traits and environment, *Environmental & Experimental Botany*, 2010, Vol. 68, No. 1, pp. 1–13.
- Marschner's mineral nutrition of higher plants, Adelaide: School of Agriculture, Food and Wine, the University of Adelaide Australia, 2012, 672 p.
- Martynyuk A.A., *Sosnovye ekosistemy v usloviyakh aerotekhnogenogo zagryazneniya, ikh sokhraneniye i reabilitatsiya. Diss. d-ra s.-kh. nauk* (Pine ecosystems under conditions of airborne industrial pollution, their preservation and rehabilitation. Doctor's agric. sci. thesis), M.: Vseros. NII lesovodstva i mekhanizatsii lesnogo khozyaistva, 2009, 380 p.
- Metodicheskie ukazaniya po opredeleniyu tyazhelykh metallov v pochvakh sel'khozugodii i produktsii rastenievodstva*, (Methodological guidelines for the determination of heavy metals in agricultural soils and crop production), M.: Izd-vo TsINAO, 1992, 61 p.
- Mikroelementy v prirodnykh vodakh i atmosfere* (Trace minerals in natural waters and atmosphere), Moscow: Gidrometeoizdat, 1974, 183 p.
- MUK 4.1.985-00 Opredeleniye sodержaniya toksichnykh elementov v pishchevykh produktakh i prodovol'stvennom syr'e. Metodika avtoklavnoi probopodgotovki* (MUK 4.1.985-00 Determination of the content of toxic elements in food products and food raw materials. Autoclave sample preparation technique), M.: Federal'nyi tsentr gossanepidnadzora Minzdrava Rossii, 2000, 19 p.
- Napreenko M.G., Napreenko-Dorokhova T.V., Istoriya formirovaniya bolotnoi rastitel'nosti v del'tovom landshafte reki Neman v golotsene (The major stages in wild vegetation development in the Neman deltaic landscape in the Holocene), *Vestnik Baltiiskogo federal'nogo universiteta im. I. Kantata. Seriya "Estestvennyye i meditsinskie nauki"*, 2018, No. 2, pp. 62–72.
- Napreenko-Dorokhova T.V., Napreenko M.G., Subetto D.A., storiya razvitiya prirodnykh ekosistem v tsentral'noi chasti Kaliningradskoi oblasti v svyazi s izmeneniyami obshchegeograficheskoi obstanovki i deyatel'nost'yu cheloveka (The history of the development of natural ecosystems in the central part of the Kaliningrad region in connection with changes in the general geographic situation and human activities), *Obshchestvo. Sreda. Razvitiye*, 2016, No. 2, pp. 101–109.
- Nastavleniya gidrometeorologicheskim stantsiyam i postam*, (Instructions for hydrometeorological stations and posts), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1972, Vol. 6, Part II. Gidrologicheskie nablyudeniya i raboty na malykh rekakh (Hydrological observations and works on small rivers).
- Nikonov V.V., Lukina N.V., Bezel' V.S., Bel'skii E.A., Bepalova A.Y., Golovchenko A.V., Gorbacheva T.T., Dobrovol'skaya T.G., Dobrovol'skii V.V., Zukert N.V., Isaeva L.G., Lapenis A.G., Maksimova I.A., Marfenina O.E., Panikova A.N., Pinskiy D.L., Polyanskaya L.M., Staines E., Utkin A.I., Frontas'eva M.V., Tsubul'skii V.V., Chernov I.Y., Yatsenko-Khmelevskaya M.A., *Rasseyannyye elementy v boreal'nykh lesakh* (Sparse elements in boreal forests), M.: Nauka, 2004, 616 p.
- Novenko E.Y., Mironenko I.V., Volkova E.M., Kupriyanov D.A., Batanova A.K., Dinamika landshaftov Yugo-vostochnoi Meshchery v golotsene (Dynamics of landscapes of the south-eastern dynamics of landscapes during the Holocene), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2016, No. 2, pp. 91–102.
- Novenko E.Y., *Rastitel'nost' i klimat Tsentral'noi i Vostochnoi Evropy v pozdnem pleistotsene i golotsene. Diss. d-ra geograf. nauk* (Vegetation and climate of Central and Eastern Europe in the Late Pleistocene and Holocene. Doctor's geograf. sci. thesis), M.: MGU im. M.V. Lomonosova, 2015, 322 p.
- Okhrana prirody. Gorodskie ekosistemy. Raschet velichin kriticheskikh nagruzok pollyutantov na gorodskie ekosistemy: Metodicheskie rekomendatsii* (Protection of nature. Urban ecosystems. Calculation of critical loads of pollutants on urban ecosystems: methodical recommendations), M.—Smolensk: Mazhdenta, 2004, 59 p.
- Österås A.H., *Interactions between calcium and heavy metals in Norway spruce. Accumulation and binding of metals in wood and bark. Dissertation*, Stockholm: Stockholm University, Department of Botany, 2004, 52 p.
- Perel'man A.I., Kasimov N.S., *Geokhimiya landshafta* (Landscape geochemistry), M.: Astreya-2000, 1999, 768 p.
- PND F 16.1:2.2:2.3:3.36-2002 Metodika izmerenii valovogo sodержaniya kadmiya, kobal'ta, margantsa, medi, nikelya, svintsy, khroma i tsinka v pochvakh, donnykh otlozheniyakh, osadkakh stochnykh vod i otkhodakh metodom plamennoi atomno-absorbtsionnoi spektrometrii*, (PND F 16.1:2.2:2.3:3.36-2002 Methods for measuring the gross content of cadmium, cobalt, manganese, copper, nickel, lead, chromium and zinc in soils, bottom sediments, sewage sludge and waste by the method of flame atomic absorption spectrometry), M.: Izd-vo FGBU "FTsAO", 2002, 22 p.
- Priroda Ryazanskoi oblasti*, (The nature of Ryazan region), Ryazan: Ryazanskii gos. universitet im. S.A. Esenina, 2008, 407 p.
- Remezov N.P., Bykova L.N., Smirnova K.M., *Potrebleniye i krugovorot azota i zol'nykh elementov v lesakh Evropeiskoi chasti SSSR* (Consumption and cycling of nitrogen and mineral constituents in forests of European part of the USSR), M.: Izd-vo MGU, 1959, 284 p.
- Seregin I.V., *Raspredeleeniye tyazhelykh metallov v rasteniyakh i ikh deistvie na rost. Diss. d-ra biol. nauk* (Distribution of heavy metals in plants and their effect on growth. Doctor's biol. sci. thesis), M.: Institut fiziologii rastenii im. K.A. Timiryazeva RAN, 2009, 333 p.
- Sibirskina A.R., *Biogeokhimicheskaya otsenka sodержaniya tyazhelykh metallov v sosnovykh borakh Semipalatinskogo Priirtysh'ya. Diss. d-ra biol. nauk* (Biogeochemical assessment of the content of heavy metals in the pine forests of the Semipalatinsk Irtysh region. Doctor's biol. sci. thesis), Omsk: Chelyabinskii gos. universitet, 2014, 496 p.
- Sinclair S.A., Kramer U., The zinc homeostasis network of land plants, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular Cell Research*, 2012, Vol. 1823, No. 9, pp. 1553–1567.
- Singh S., Parihar P., Singh R., Singh V.P., Prasad S.M., Heavy metal tolerance in plants: role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics, *Frontiers in Plant Science*, 2016, Vol. 6, No. 1143.
- Sofa A., Scopa A., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A., Biochemical and functional responses of Arabidopsis thaliana exposed to cadmium, copper and zinc, *The plant family Brassicaceae: contribution towards phytoremediation*, 2012, Vol. 21, pp. 239–263.
- Tobratov S.A., Zheleznova O.S., Vodorezov A.V., Otsenka prostranstvennykh zakonornosti lesorastitel'nogo potentsiala territorii na osnove "koeffitsientov blagopriyatno-

- sti" (na primere smeshannykh lesov Vostochno-Evropetskoi ravniny) (Spatial patterns of forest growth potential based on "advantage ratios" (example of subtaiga forests of the East European plain)), *Vostochno-Evropetskii nauchnyi zhurnal*, 2016, Vol. 8, No. 5, pp. 127-133.
- Uchvatov V.P., *Prirodnye i antropogennyye potoki veshchestva v landshaftakh Russkoi ravniny. Diss. d-ra biol. nauk* (Natural and anthropogenic flows of matter in the landscapes of the Russian Plain. Doctor's biol. sci. thesis), M.: MGU im. M.V. Lomonosova, 1994, 471 p.
- Usol'tsev V.A., *Fitomassa lesov Severnoi Evrazii. Normativy i elementy geografii* (Forest biomass of Northern Eurasia. Norms and elements of geography), Yekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2002, 762 p.
- Vandecasteele B., Quataert P., Piesschaert F., Lettens S., De Vos B., Du Laing G., Translocation of Cd and Mn from bark to leaves in willows on contaminated sediments: Delayed budburst is related to high Mn concentrations, *Landscape & Urban Planning*, 2015, Vol. 4, No. 2, pp. 255–280.
- Volkov S.N., Geokhimicheskaya evolyutsiya kadmii v estestvennom i tekhnogennom tsiklakh migratsii (Geochemical evolution of cadmium in natural and man-made migration cycles), In: *Tekhnogenez i biokhimicheskaya evolyutsiya taksonov biosfery: Trudy biogeokhimicheskoi laboratorii* (Technogenesis and biochemical evolution of biosphere taxa: Proceedings of the biogeochemical laboratory), M.: Nauka, 2003, Vol. 24, pp. 113–141.
- Vtorova V.N., Kholopova L.B., Kонтсentratsii khimicheskikh elementov v rasteniyakh i pochve i otsenka sostoyaniya lesnykh ekosistem (Concentrations of chemical elements in plants and soils and assessment of forest ecosystem state), *Lesovedenie*, 2009, No. 1, pp. 11–17.
- Waters B.M., Grusak M.A., Whole-plant mineral partitioning throughout the life cycle in *Arabidopsis thaliana* ecotypes Columbia, Landsberg erecta, Cape Verde Islands, and the mutant line ysl1ysl3, *New Phytologist*, 2008, Vol. 177, No. 2, pp. 389–405.
- Zheleznova O.S., Chernykh N.A., Tobratov S.A., Tsink i kadmii v fitomasse drevesnykh rastenii lesnykh ekosistem: zakonomernosti translokatsii, akumulatsii i bar'ernykh mekhanizmov (Zinc and cadmium in tree species of forest ecosystems: patterns of translocation, accumulation and barrier mechanisms), *Vestnik RUDN. Seriya "Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti"*, 2017, Vol. 25, No. 2, pp. 253–270.
- Zheleznova O.S., *Kompleksnaya otsenka biogeokhimicheskoi ustoychivosti ekosistem v usloviyakh tekhnogeneza (na primere podtaezhnykh lesov Yuzhnoi Meshchery). Diss. kand. biol. nauk* (Comprehensive assessment of biogeochemical stability of ecosystems under conditions of technogenesis (case study of subtaiga forests of South Meshchera). Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: Rossiiskii universitet druzhby narodov, 2017, 297 p.
- Zheleznova O.S., Tobratov S.A., Kadyrov A.S., Tsink i kadmii v podtaezhnykh lesnykh ekosistemakh Vostochno-Evropetskoi ravniny (Zinc and cadmium in subtaiga forest ecosystems of the East European Plain), *Khimicheskoe i biologicheskoe zagryaznenie pochv* (Chemical and biological pollution of soils), Proc. All-Russian Conference. Pushchino, 18–22 June 2018, Pushchino: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, pp. 18–20.
- Zheleznova O.S., Tobratov S.A., Opyt landshaftnogo analiza prostranstvennykh zakonomernostei produktivnosti zonal'nykh ekosistem Yuzhnoi Meshchery (Landscape analysis experience of spatial patterns of zonal ecosystems productivity: a case study of subtaiga forests of southern Meshchera), *Izvestiya RAN. Seriya geograf.*, 2017, No. 6, pp. 47–62.

УДК 630*165:582.47

ВЛИЯНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЕВ СОСНЫ НА ОТПАД И ДИАМЕТР ДЕРЕВЬЕВ

© 2021 г. М. В. Рогозин*

Пермский государственный национальный исследовательский университет, ул. Генкеля, 4, Пермь, 614990 Россия

*E-mail: rog-mikhail@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.03.2019 г.

После доработки 12.08.2019 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

С целью выяснить силу влияния густоты микро- и макроценозов на отпад и размер деревьев в количественном выражении изучено 184-летнее насаждение сосны обыкновенной I класса бонитета с полнотой 0.91–0.95. На площади 2.16 га живые и естественным образом отпавшие примерно за 60 лет деревья нанесли на план с точностью ± 10 –35 см, далее план оцифровали в программе ArcMap и механически разбили на 216 площадок (микроценозов) размером 0.01 га. Следы пней позволили установить густоту на них в возрасте около 120 лет, а также в возрасте 170 лет – до ветровала 14 лет назад, когда пострадало 7% деревьев. Силу влияния фактора густоты площадок на диаметр дерева рассчитали как среднее значение из трех показателей: детерминации по квадрату корреляции, аппроксимации тренда по линейной связи и среднего из аппроксимаций трендов по пяти типам полиномов. Установлено, что на уровне миди- и макроценозов на пробных площадях размером по 0.12 и 0.24 га естественные флуктуации их густоты в 120–170 лет повлияли на средний диаметр сосны в 184 года с силой в среднем 47%. В то же время густота микроценозов на площадках 10×10 м в тех же возрастах повлияла на средний диаметр сосны с силой от 8.8 до 11.8% (в среднем 10.1%), что в 4.7 раза слабее, чем действие густоты на уровне макроценоза. Этот факт позволяет предположить, что в микроценозах внутривидовая конкуренция между деревьями резко слабеет и меняется на взаимное партнерство. Кроме того, густота на площадках 0.01 га в 120 лет повлияла на отпад деревьев на них к 184 годам с силой всего лишь 4.7%. В остальных 95.3% случаев на отпад повлияли неустановленные факторы.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, древостой, микроценозы, густота, отпад, размер деревьев.

DOI: 10.31857/S0024114821010095

Густота признана одним из мощных биоценологических факторов, влияющих на рост древостоев, и публикаций на эту тему достаточно много (Рогозин, Разин, 2015). Однако сила ее влияния на развитие деревьев в *микроценозах* до сих пор точно не известна. Между тем в лесоводстве регулицию густоты насаждения рубками осуществляют именно через микроценозы, вырубая в них часть живых деревьев. В горизонтальной структуре древостоев они играют главную роль, и для их изучения применяют целый спектр методов на основе изучения площадей питания деревьев (Мартынов, 1976; Борисов и др., 2014; Вайс, 2014) и достаточно сложные пространственные модели (Нагимов, 1999; Грабарник, 2010; Усольцев, 2013), в том числе с выяснением динамики прироста в течение сезона (Горячев, 1999) и анализом структуры биогрупп (Рогозин, 2018б).

Согласно анализу данных методов (Рогозин, 2018а), если в них принималось, что чем больше диаметр деревьев, тем больше приходящиеся на них площади питания, тогда использовали три зависимых переменных величины: текущий при-

рост дерева по диаметру (величина 1); диаметр дерева (величина 2) и площадь питания, определяемая делением расстояний от соседей пропорционально их диаметрам (величина 3). Так как первая и третья величины зависят от второй (являются ее частью при расчетах), то первая величина будет зависима от третьей. Но тогда площадь питания оказывается непригодна как фактор для выяснения силы ее влияния на размеры дерева. Поэтому независимой переменной величиной в площади питания дерева будет, по нашему мнению, ее значение, определяемое по полигонам питания с простым делением расстояний между соседями. Иными словами, следует выяснить, как дерево распорядилось доставшейся ему ранее площадью питания, причем безотносительно к размерам соседей, которые признаются все потенциально равными в ее освоении в прошлом. В этом отношении более адекватным является изучение отпада и структур фитоценоза при детальном картировании всех деревьев, а не только их моделей (Kenkel, 1988; Grenfell et al., 2011; Omelko et al., 2018).

По-видимому, следует выяснить влияние густоты фитоценоза на онтогенез деревьев на двух уровнях: всего древостоя (в макроценозах) и индивидуальных взаимодействий между деревьями (в микроценозах). Определение количественных значений влияния густоты на этих уровнях позволит понять, на какой из них следует воздействовать для улучшения роста — на общую густоту или на густоту локальную. Такая постановка вопроса вытекает из закона и моделей развития древостоев в зависимости от их начальной густоты, где ее регуляция эффективна только в фазе прогресса, т.е. в период повышения прироста. Этот период достаточно короткий и, например, в продуктивных ельниках продолжается до 45–50 лет, причем в изначально густых древостоях он заканчивается уже в 15–20 лет, после чего наступает фаза регресса, когда регуляция густоты рубками уже слабо влияет на развитие древостоя (Рогозин, Разин, 2015).

Между тем, действующие правила ухода за лесом (Правила ..., 2017) предписывают регулировать текущую густоту насаждений вплоть до приспевающего возраста. Процедура ее регуляции решается через разреживание густых мест, т.е. через воздействие на микроценозы. Влияние их густоты проявится в конечном итоге как результат всего предшествующего развития деревьев в них только в спелом возрасте. Поэтому изучение структуры старовозрастных лесов оказывается весьма актуально для понимания того, как нам сохранить леса в устойчивом состоянии на возможно более длительное время. В этом случае особенности их структуры позволят взять ее как образец, к которому следует стремиться. Структуру малонарушенных бореальных лесов изучают с целью определения закономерности ее формирования (Linder et al., 1978; Kuuluvainen et al., 2014) и выяснения динамики послепожарных сукцессий в течение нескольких сотен лет (Горшков, и др., 2005; Ставрова и др., 2012, 2015), а также иных сильных воздействий на сложные по составу насаждения, включающие до пяти пород-доминантов. Сукцессии в таких лесах обусловлены мелкими и средними возмущениями их структуры с образованием прогалин, их заполнением подростом и выходом пород в верхний ярус или их подчинением другим породам, в зависимости от сочетания многих факторов (Omelko et al., 2018).

Для использования моделей даже в простых по составу насаждениях нужно знать силу (или долю) влияния факторов, образующих тот или иной тип их структуры. Точных сведений об этом крайне мало. Все прежние теоретические положения лесоводства разрабатывались на логических моделях, а также на основе опытных данных — при выращивании насаждений с использованием разреживаний (Сеннов, 1999) или на основе изучения культур разной густоты (Плантационное ..., 2007).

В последнее время появились модели с включением до 20 параметров (Грабарник, 2010; Грабарник, Секретенко, 2015). Возник интерес к динамике лесных прогалин (концепция “гар-динамики”), где изучают появление подростка, образование и распад куртин в многоярусных насаждениях (Карев, 1999; Кислов и др., 2015). Для их изучения подбирают насаждения по возрастам и далее конструируют их состояние в возрастной динамике (Кузьмичев, 2013; Колобов, 2014), с использованием моделей стохастических процессов (Секретенко, 1984). Однако увлечение такими моделями заводит объяснения по их действию в некий логический тупик. Типы эти известны давно, но до понимания, *почему* они образуются в древостое, дело не доходит. Неясно, какие факторы формируют случайный, а какие кластерный типы поселения деревьев, а в более широком плане — поселение растений вообще. Происходит лишь фиксация этих структур, где фактором их образования принимается чаще всего конкуренция за свет (Бузыкин и др., 1985; Усольцев, 2013).

Обычно выделяют три типа размещения особей в фитоценозе: случайное, групповое и равномерное. Считается, что групповое размещение отражает повышенную напряженность конкуренции и преобладает над случайным в большинстве ценопопуляций. Мозаичность структуры свойственна всем лесным фитоценозам, в том числе лесным культурам с их первоначальным регулярным размещением (Усольцев, 2013). Древостой состоит из биогрупп — территориально сближенных деревьев, где проявляется так называемый “эффект группы” (эффект кооперации), который был сформулирован как принцип агрегации особей Олли (Allee, 1931; Одум, 1975). Согласно этому принципу у особей, объединенных в группу, повышается устойчивость к неблагоприятным факторам, поскольку в группе поверхность их соприкосновения со средой меньше и группа способна изменять микросреду в благоприятном для себя направлении.

Так, исследования В.А. Усольцева (2013) показали, что в естественных сосняках и культурах в возрасте 20 лет преобладает групповое распределение деревьев, а к 40-летнему возрасту естественные сосняки приобретают уже случайное распределение деревьев. В результате индексы конкуренции, полученные 10 способами, объясняли изменчивость фитомассы и прироста деревьев соответственно, на 5 и 11%, а в 20-летних культурах эти значения были равны всего лишь 0.2 и 3%. Радиальный прирост модельных деревьев индексы конкуренции объясняли в естественных мо-лодняках на 36%, а в культурах — на 11%.

В следующей работе В. А. Усольцева с соавт. (2018) было констатировано, что буквально единичные работы посвящаются теме партнерства

между деревьями. Например, Ю.П. Демаков (2007) отмечает наличие в древостоях сосны сухих деревьев с живым комлем, регулярным приростом по диаметру и срастанием корневых систем, которые говорят о том, что насаждение – это единая система, где распространена взаимопомощь. А.И. Колтунова (2013) выяснила, что в сосняках в 19–60 лет на 1 га насчитывается до 1 тыс. деревьев, сросшихся корнями, и с возрастом их доля возрастает. Эти феномены расширяют адаптацию вида и показывают, что “...организация сообщества древесных растений построена на единстве процессов конкуренции и кооперации” (Усольцев и др., 2018, с. 238). Факты эти были известны уже давно (Крамер, Козловский, 1963; Рахтеенко, 1963; Калинин, 1983), однако они не поколебали идею верховенства конкуренции между деревьями и воспринимались скорее как редкие феномены.

Рассматривая далее внутри- и межвидовую конкуренцию в историческом аспекте В.А. Усольцев с соавт. (2018) отмечает, что еще в конце XIX в. в биологии начала доминировать теория отбора Ч. Дарвина и грубая модель эволюции была навязана всему миру воинствующими атеистами в политических целях (Баландин, 2010). Дарвинизм и поныне является отправной точкой любого биологического исследования по умолчанию (Костерин, 2007). Поэтому с учетом новейших представлений об эволюции исследования структуры древостоев должны включать изучение и конкуренции, и партнерства между деревьями, не отдавая предпочтения ни одному из этих столь различающихся концептуальных подходов.

Для выявления распределения деревьев в древостоях по различным биологическим параметрам – возрасту, размерам, текущей густоте, плотности заселения и другим, а также связей между ними в настоящее время изучают их структуру на некотором множестве небольших по размеру пробных площадей, например, 5 × 5 м в молодых и 10 × 10 м в спелых древостоях, число которых должно обеспечивать необходимую точность их статистического анализа (Linder et al., 1997; Grenfell et al., 2011; Ставрова и др., 2012; Omelko et al., 2018).

Таким образом, микроценозы и био группы как первичные структуры лесного сообщества, остаются изученными недостаточно. Возможно, конкуренция между деревьями в них ослабевает и уступает место партнерству. Поэтому мы выдвинули гипотезу ослабления в них конкуренции между деревьями в сравнении с ее действием на уровне древостоя в целом, которая проявляет себя через влияние локальной и общей густоты стояния деревьев на их размерные показатели.

В связи с этим была поставлена цель выяснить силу влияния густоты микро- и макроценозов на размер деревьев в них с расчетами показателей

связи “густота × диаметр дерева”. Различия в уровне связей должны подтвердить или опровергнуть выдвинутую гипотезу. Для достижения этой цели необходимо было, последовательно объединяя условные микроценозы (площадки 10 × 10 м с деревьями на них) вначале перейти к уровню мидиценоза (среднему между микро- и макроценозом), а затем к уровню древостоя, т.е. макроценоза, с пробными площадями размером до 0.20–0.30 га, что возможно на территории насаждения площадью не менее 2 га.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в старовозрастном насаждении сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в районе г. Пермь в кв. 61 Нижне-Курьинского участкового лесничества, выделе 3 площадью 10 га с полнотой 0.8. Данное насаждение выбрали после обследования всех лесов зеленой зоны вокруг г. Пермь в 2015 г. и признали наилучшим. Его структура была не нарушена, в отличие от других насаждений, так как оно не подвергалось выборочным рубкам с прорубкой волоков и вывоз древесины от регулярных санитарных рубок здесь проводили по просветам между деревьями. По нашим наблюдениям, в 2003 г. древостой был пройден ветровалом с вывалом 7% деревьев, которые были вывезены. Возраст определили по кернам у 40 деревьев, и в среднем он составил 184 года, с колебаниями от 173 до 195 лет. Насаждение расположено на надпойменной террасе р. Кама с мощностью песчаных отложений местами до 7–20 м. Выбранную для исследования территорию площадью 2.16 га разделили на две равные части, названные участок “Северный” и участок “Южный”. Проведено картирование участков с нанесением на план на двух листах формата А0 в масштабе 1 : 100. Территория представляет собой пологую песчаную дюну с ее центром вблизи середины территории и понижением рельефа к северо-восточному краю примерно на 3.0 м, и к юго-востоку на 1.5–2.0 м.

В насаждении у деревьев делали отметку на высоте 1.3 м, наносили его номер, измеряли окружность ствола и расчетным путем определяли диаметр с округлением до ±0.1 см. Деревья, живые и сухостойные, а также пни, валеж, подрост ели, подлесок рябины и березы наносили на план в масштабе 1 : 100 с точностью ±10–35 см. Высоты измерялись высотомером “Haglof” с двух-четырёх позиций, так как деревья имели наклон вследствие ветровой нагрузки. План был оцифрован в программе “ArcMap-ArcView” и территория разбита на 216 площадок-микроценозов размером 10 × 10 м (рис. 1).

Такие микроценозы лишены внешней физиономичности; они выхвачены из структуры связей с соседями, но при подобном их выделении ис-

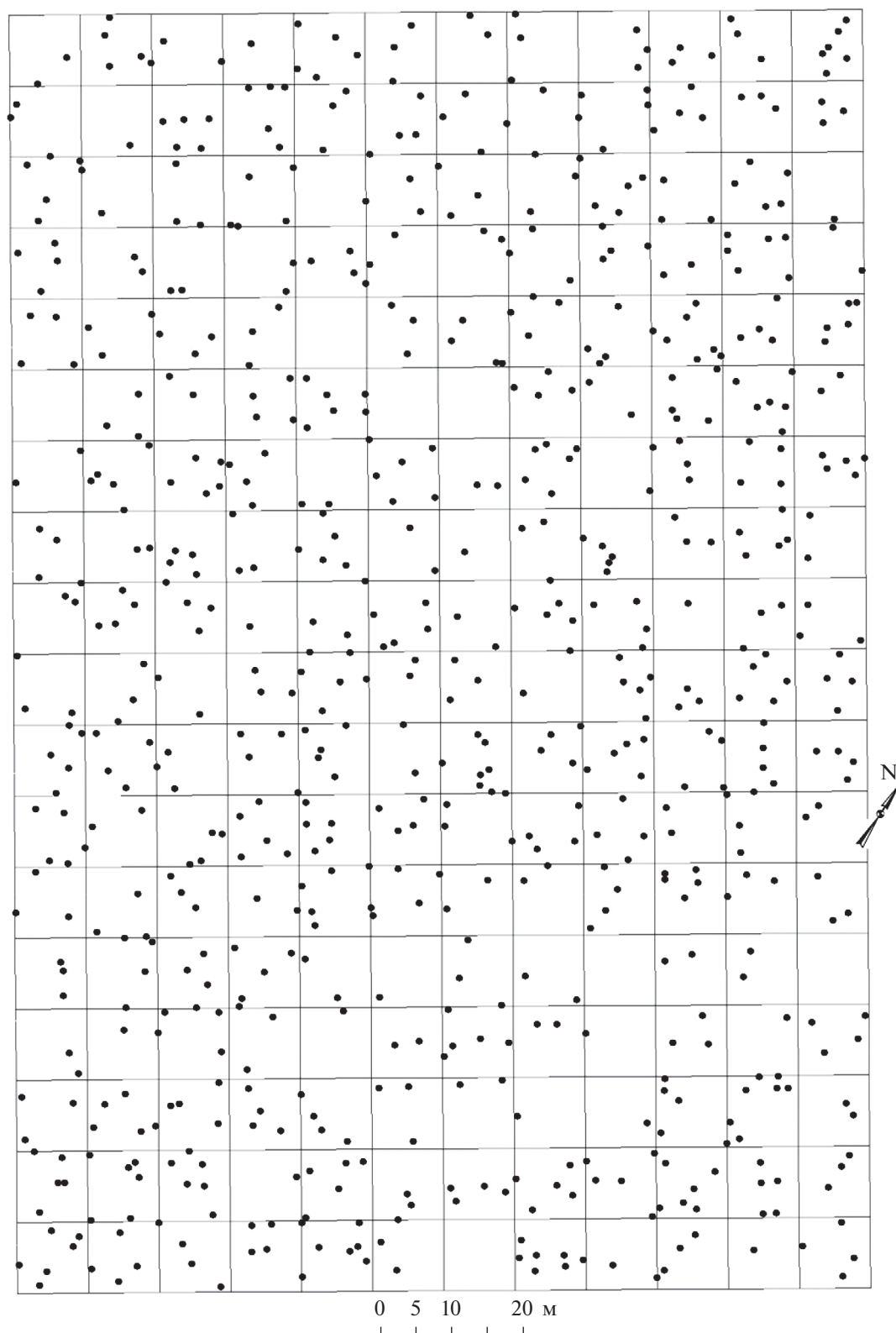


Рис. 1. Площадки 10 × 10 м в 184-летнем насаждении сосны на площади 2.16 га.

ключен субъективный фактор, что немаловажно. Полученные данные были обработаны с использованием стандартных статистических процедур. Влияние густоты на отпад и средний диаметр деревьев определяли вначале в микроценозах 10×10 м, затем их объединяли в более крупные площади размером 20×20 , 30×30 , 30×40 , 40×60 и 60×60 м, и далее изучали влияние их густоты на средний диаметр деревьев. Определяли показатели корреляции и аппроксимации R^2 для линейных и полиномиальных связей, обычно используемых в лесоводственных исследованиях (Маслаков, 1984; Усольцев, 2013; Демаков, 2018). Корреляционный анализ проведен для уровня значимости $t_{0,05}$, и корреляции оказались достоверны. Так как форма связи не была известна, силу влияния фактора густоты площадок на диаметр дерева рассчитали как среднее значение из трех показателей: детерминации по квадрату корреляции, аппроксимации тренда по линейной связи и среднего значения из показателей аппроксимаций трендов по пяти типам полиномов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксационные показатели. Оба участка по наличию по всей их территории кислицы обыкновенной были отнесены к типу леса сосняк кисличниковый, но в кустарничковом ярусе были некоторые отличия. Таксационная характеристика участков следующая.

Участок “Южный” – состав 10С едЕ, возраст 184 г., средняя высота сосны 32.5 ± 0.24 м, средний диаметр 39.1 ± 0.4 см, кустарничковый ярус представлен черникой (70%) и брусникой (30%), класс бонитета 1, абсолютная полнота 42.8 м^2 на 1 га, относительная полнота 0.91, запас 614 м^3 на 1 га. (Если учесть ветровальные деревья, то полнота и запас могли бы увеличиться на 7.4% при полноте 0.98). Текущая густота 339 шт. на 1 га.

Участок “Северный” имеет тот же состав и возраст, но кустарничковый ярус представлен черникой уже на 95% и брусникой на 5%, что свидетельствует о несколько более влажных условиях. Средняя высота сосны 33.4 ± 0.27 м, средний диаметр 41.2 ± 0.43 см. Густота древостоя здесь меньше на 6%, но полнота выше и достигает 0.95, запас составляет 655 м^3 на 1 га. (Если учесть ветровальные деревья, то густота, полнота и запас могли бы увеличиться здесь на 6.5% и составить ныне 700 м^3 на 1 га при полноте 1.01). Текущая густота 324 шт. на 1 га.

Таким образом, исследуемая территория площадью 2.16 га характеризовалась следующими средними таксационными показателями: высота 32.8 м, диаметр 41.0 см, полнота 0.93, густота 334 шт. на 1 га и запас 630 м^3 на 1 га. На обоих участках единично встречается ель в возрасте

120 лет с диаметрами 20–45 см, образующая невыраженный второй ярус. Подрост ели представлен поколением в возрасте 35 лет с высотой 3–6 м, возникшим после низового пожара и обильного урожая семян ели в 1982 г.

Сравнение показало достоверное увеличение на участке “Северный” среднего диаметра сосны на 5.5% при $t = 3.64 > t_{0,01} = 2.7$ и средней высоты на 2.9% при $t = 2.60 > t_{0,05} = 2.0$. Данные перечислительной таксации подтвердили предположения, основанные на большей встречаемости здесь черники, что на этом участке условия несколько более благоприятные. Они обусловлены большим увлажнением вследствие северной экспозиции склона примерно в 3° и меньшей на 6% густотой, при которой сформировалось больше крупных деревьев. В свою очередь, оба участка в своих частях также имели некоторые отличия по густоте и увлажнению. В целом же территория представляет собой единый массив с естественными флуктуациями почвенных условий и густоты ценозов.

Показатели густоты микро- миди- и макроценозов. Всего на 216 площадках размером по 0.01 га расположено 720 живых и 54 вываленных 14 лет назад деревьев. Прибавляя вываленные деревья к густоте в настоящее время, была рассчитана густота 14 лет назад, т.е. в возрасте 170 лет. Густоту насаждения нам удалось реконструировать и далее, до возраста примерно 120 лет, по следам полуразложившихся пней, которых насчитывалось 331 шт. на обоих участках. Возраст 120 лет был принят в предположении, что в условиях южной тайги места, где росли ранее отпавшие деревья сосны, можно опознать спустя примерно 60 лет по заметным отличиям в характере напочвенного покрова, а спустя 50 лет они хорошо угадываются по микроповышениям (Стороженко, 2007). Таким образом, реконструкция густоты в прошлое позволила оперировать густотой в возрасте 184, 170 и 120 лет.

В результате обработки данных картирования число деревьев на одной площадке в возрасте 184 и 170 лет колебалось в пределах 0–7 шт., а в возрасте 120 лет – 1–10 шт. Среднее число деревьев на них в возрасте 170 и 120 лет составляло, соответственно, 3.63 и 5.12 шт. Получается, что их густота за 50 лет снизилась на 29%.

Отпад в лесных насаждениях представляют в абсолютных или относительных значениях по классам возраста при составлении таблиц хода роста (Рогозин, Разин, 2015). Для нашего же случая важно было получить его средние величины по классам густоты микроценозов, которых в возрасте 120 лет было 10, от 0–1 шт. деревьев на площадке до 10 шт. По этим классам густоты мы построили регрессионные уравнения, характеризующиеся высокими значениями (0.650 и 0.954) показателей аппроксимации трендов. Следова-

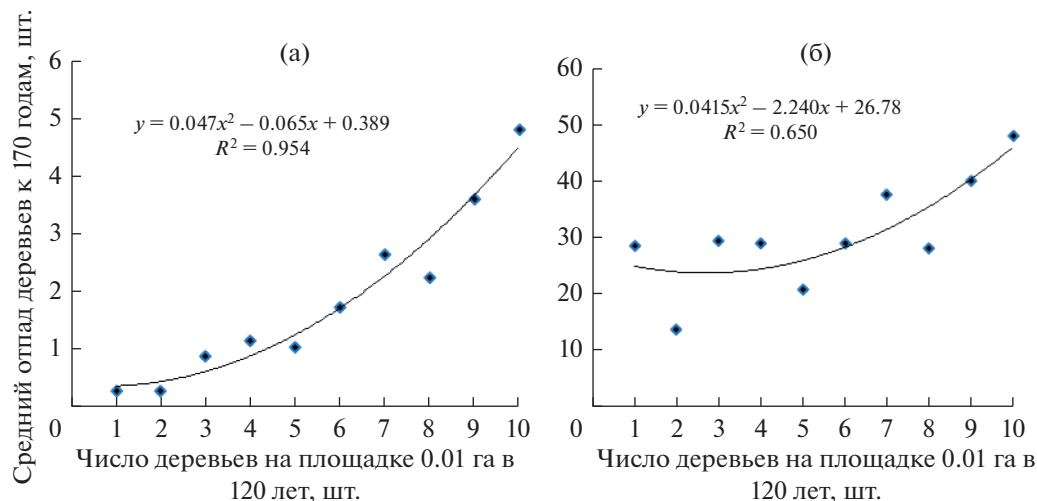


Рис. 2. Средний отпад сосны на площадках 10×10 м в возрасте от 120 до 170 лет: а – в абсолютном выражении (шт.); б – в относительном выражении (%).

тельно, их можно использовать для моделирования отпада сосны от 120 до 170 лет, в зависимости от густоты микроценозов на площадках 10×10 м (рис. 2).

Однако точность прогноза по таким моделям отпада остается не ясной, так как показатели аппроксимации R^2 на таких диаграммах, с усреднением данных по вертикальной оси, не показывают их изменчивость. То есть нужно знать весь спектр отпада деревьев, который колеблется здесь в пределах классов густоты от 0 до 100%. В этом случае связь оказывается уже совершенно другой (рис. 3).

Разброс данных получается настолько большим, что при густоте в 6–7 шт. встречаются площадки как с нулевым отпадом, так и с отпадом 71–83%. При этом даже малая густота, по 1–3 шт. деревьев на площадке, не гарантировала им сохранность и имел место даже их полный отпад. На

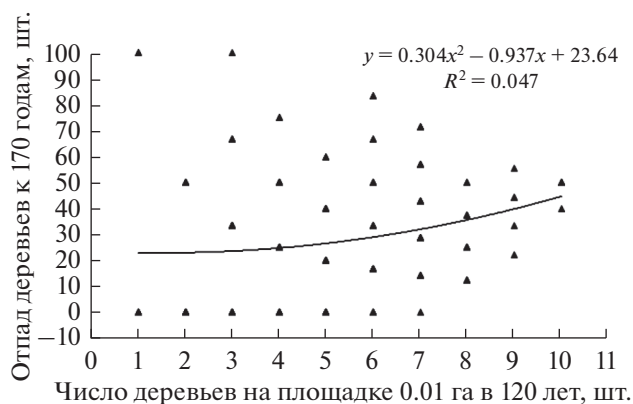


Рис. 3. Отпад сосны на 216 площадках 10×10 м в возрасте от 120 до 170 лет.

это можно возразить, что они могли соседствовать с густыми площадками, и те влияли на процесс отпада. Это вполне возможно, и в этом недостаток микроценозов, выделенных механическим способом; однако недостаток этот преодолевается увеличением объема выборки, и здесь он достаточно большой (216 шт.). Но на диаграмме число точек получилось намного меньше, так как их значения часто совпадали и накладывались одно на другое.

Если взять значения с линии тренда на рис. 3, то при числе деревьев на площадке 1–3 шт. отпад к 170 годам составит в среднем 23%, а при 7–9 шт. – 37%. Таким образом, с повышением густоты микроценоза от 1–3 до 7–9 шт. (в среднем в 4 раза) процент отпада за 50 лет увеличился в среднем лишь в 1.6 раза. Слабое влияние густоты площадок на отпад подтверждает и показатель аппроксимации, равный $R^2 = 0.047$. Это низкий уровень, и сила влияния густоты деревьев на площадке на будущий отпад составляет всего лишь 4.7%. А это значит, что в подавляющем большинстве случаев (95.3%) деревья отмирают в микроценозах в период от 120 до 170 лет по причинам, не связанным с их густотой; вероятно, здесь влияют факторы другого плана, определяемые, например, литологией конкретных мест и флуктуациями почвенной среды геофитоценоза.

На средний диаметр деревьев густота микроценозов в 120 лет также повлияла довольно слабо (рис. 4).

Здесь фактор густоты повлиял на диаметр сосны с силой 13.6% ($R^2 = 0.136$); это показатель аппроксимации для тренда полинома, а для линейного тренда он равен $R^2 = 0.108$ при коэффициенте корреляции $r = -0.329$. Между тем, показанный на рисунке 4 тренд – только один из множества построенных нами линий связи, которые включали

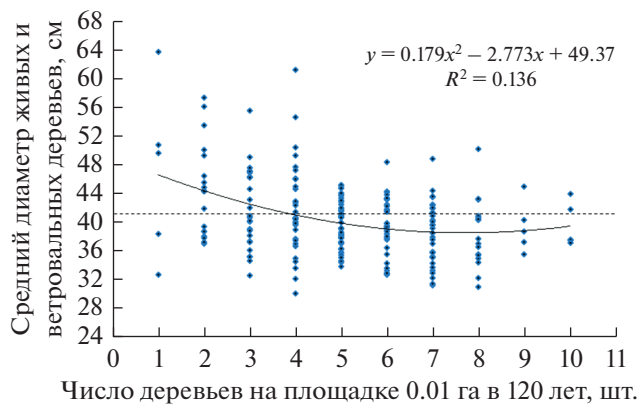


Рис. 4. Влияние густоты площадок 10×10 м в 120 лет на средний диаметр деревьев в 184 г. Прерывистая линия – средний диаметр древостоя.

в себя 6 типов; их описание приведено ниже (табл. 1).

В этой сложной таблице сведены вместе данные из множества точечных диаграмм, подобных показанной на рис. 4. Для отслеживания изменений в №№ 1–7 в таблице использованы пробные площади размером 10×10 м, в №№ 8–13 – пробные площади размером 20×20 , 30×30 и 40×30 м, а в №№ 14, 15 – пробные площади по 0.24 и 0.36 га. Поясним, что для анализа данных мы провели еще одно разделение массива сосны, на этот раз на четыре части (участки “Южный” и “Северный” и их половины, которые показаны курсивом). Это сделано с целью проследить, как естественные флуктуации густоты и увлажнения биотопа влияют на показатели связи “густота \times диаметр” по четырем частям этого массива. В нижних №№ 8–15 таблицы показано, как меняется эта связь от уровня миди (0.04–0.12 га) к уровню макроценоза (0.24–0.36 га). Анализ данных этой таблицы показал, что в возрасте 184 года показатели аппроксимации R^2 наименьшие: 0.078 для линейной связи и в среднем по пяти полиномам $R_{\text{cp}}^2 = 0.095$. Заметим, что корреляция $r = -0.304$ при возведении в квадрат дает детерминацию связи “густота \times диаметр” $r^2 = 0.092$, что близко к значениям R_{cp}^2 . Для общей оценки влияния фактора густоты можно принять среднее из этих трех значений: $(0.078 + 0.095 + 0.092) : 3 = 0.088$ или 8.8%, которое приведено в последнем столбце табл. 1.

Так как в возрасте 170 лет в массиве сосны прошел ветровал, мы пролонгировали у вываленных деревьев их диаметры на настоящее время и далее провели их обработку вместе с живыми деревьями. Здесь для линейной связи “густота \times диаметр” показатель $R^2 = 0.092$, а в среднем по пяти типам полиномов $R_{\text{cp}}^2 = 0.109$. Корреляция $r = -0.304$ дает детерминацию $r^2 = 0.092$. Из двух значений R^2 и одно-

го r^2 получаем для 170-летней густоты микроценоза силу ее влияния на диаметр сосны в 184 г., в среднем равной 0.098, или 9.8%.

Такие же расчеты для 120-летней густоты микроценоза показывают силу ее среднего влияния на диаметр сосны в 184 г. 0.118 или 11.8% (последний столбец в таблице).

На участке “Южный” (более сухом) в 120 лет на 108 площадках по 0.01 га среднее влияние густоты оказалось равно 0.081, в том числе в более густом месте массива на 54 площадках оно снизилось до 0.059. На участке “Северный” (более влажном) на 108 площадках среднее влияние густоты равно 0.155, в том числе в более редком месте 0.163. Однако увеличение влияния не достоверно из-за слабых корреляций. При этом оценка

по средним значениям из полиномов (R_{cp}^2) показала увеличение силы влияния густоты от 0.081 до 0.251, т.е. в 3.1 раза. Поэтому вполне возможно, что увеличение густоты древостоя в целом (густоты макроценоза) ослабляет ее влияние в микроценозах, т.е. на уровне индивидуальных взаимодействий соседствующих деревьев.

В целом полученные данные характеризуют площадки 0.01 га как сообщества со слабым влиянием их густоты на диаметр деревьев. При усреднении показателей детерминации и аппроксимации линий трендов в возрасте 184, 170 и 120 лет их густота действует на диаметр деревьев с силой, соответственно, 8.8, 9.8 и 11.8%. Усреднение этих данных дает нам силу влияния густоты микроценозов на диаметр сосны равную 10.1%.

Далее рассмотрим нижнюю часть таблицы, с данными пробных площадей размером 0.04–0.12 га. Эти размеры – уже уровень мидиценоза (среднего между микро- и макроценозом), с приближением к макроценозу, т.е. полноценному древостою.

На пробных площадях размером 0.04 га оценки силы влияния густоты в последнем столбце таблицы в возрасте 120 и 170 лет составили, соответственно, 0.243 и 0.321; далее, для пробных площадей размером 0.09 га, они были равны 0.419 и 0.361, и для 0.12 га они возросли до 0.419 и 0.528. В сравнении с микроценозами (площадками по 0.01 га) эти значения выше в среднем в 4.0 раза. Здесь повышение корреляции “густота \times диаметр” достоверно, и при переходе от площадей размером 0.01 га к размеру 0.04 га для возраста 170 лет они были равны $r = -0.304 \pm 0.062$ и $r = -0.542 \pm 0.096$, при достоверности различия между ними $t = 2.07 > t_{0.05} = 1.98$.

Дальнейшее увеличение размера пробных площадей до 0.24 и 0.36 га приводит к увеличению корреляций “густота \times диаметр” до -0.650 и -0.747 и показателям R^2 для линейных связей до 0.422 и 0.557 соответственно. Они выше, чем их значения на меньших пробных площадях размером 0.09–

Таблица 1. Влияние густоты на пробных площадях разного размера (в микро-, миди и макроценозах) в разном возрасте на средний диаметр сосны в возрасте 184 г.

№№	Размер пробной площади, га	Число пробных площадей, шт.	Корреляция "густота × диаметр дерева" (r)	Показатель аппроксимации линейного тренда R ² (сила влияния фактора густоты)						Среднее влияние густоты: (r ² + R ² + R ² _{сп}) : 3		
				линейная связь R ²	полиномы, степень						среднее из полиномов (R ² _{сп})	
					2	3	4	5	6			
Микроценозы:												
в 184 года												
1	0.01	216	-0.304	0.078	0.089	0.094	0.096	0.096	0.102	0.095	0.088	
в 170 лет												
2	0.01	216	-0.304	0.092	0.101	0.106	0.109	0.113	0.117	0.109	0.098	
в 120 лет												
3	0.01	216	-0.329	0.108	0.136	0.136	0.137	0.138	0.138	0.137	0.118	
4	0.01	108	-0.263	<i>участок "Южный" (более сухой)</i>						0.105	0.081	0.081
в т. ч. более густое место												
5	0.01	54	(-0.220)	0.048	0.070	0.077	0.086	0.086	0.087	0.081	0.059	
участок "Северный" (более влажный)												
6	0.01	108	-0.346	0.133	0.177	0.191	0.219	0.239	0.240	0.213	0.155	
в т. ч. более редкое место												
7	0.01	54	-0.346	0.119	0.180	0.223	0.249	0.300	0.303	0.251	0.163	
Мидиценозы в 120 лет												
8	0.04	54	-0.459	0.21	0.27	0.293	0.313	0.329	0.333	0.308	0.243	
9	0.09	24	0.59	0.348	0.454	0.509	0.568	0.632	0.64	0.561	0.419	
10	0.12	18	-0.605	0.366	0.394	0.516	0.54	0.567	0.609	0.525	0.419	
Мидиценозы в 170 лет												
11	0.04	54	-0.542	0.293	0.294	0.369	0.394	0.408	0.408	0.375	0.321	
12	0.09	24	-0.576	0.332	0.399	0.399	0.4	0.431	0.461	0.418	0.361	
13	0.12	18	-0.705	0.497	0.538	0.573	0.573	0.631	0.642	0.591	0.528	
Макроценозы в 170 лет												
14	0.24	9	-0.650	0.422	0.445	0.495	0.565	0.585	0.677	0.553	0.466	
15	0.36	6	-0.747	0.557	0.693	0.990	0.999	1.000	1.000	0.936	0.684	

Примечание. (-0.220) – корреляция не достоверна.

0.12 га, где они были равны для корреляций -0.576 и -0.705 , и для показателей R^2 линейных связей 0.332 и 0.497 . Однако малые выборки из 9 и 6 пар значений для крупных пробных площадей размером $0.24-0.36$ га это повышение доказать не позволяют. Кроме того, построенные по 6 точкам полиномы 3–6-й степени имеют значения $R^2 = 0.990-1.000$, которые вообще нельзя использовать, так как тренд просто соединяет отдельные точки. И мы приводим их лишь как пример значений, на которых заканчивается корректный регрессионный анализ.

Поэтому, подводя итог расчетам силы влияния густоты на уровне древостоя на диаметр деревьев в 184 г., можно взять за основу результаты определения ее влияния по 18 пробным площадям размером по 0.12 га, т.е. на уровне милиценоза. Здесь и корреляции, и показатели аппроксимации трендов связей “густота \times диаметр” достоверны, и при усреднении оценок, полученных для линейных и криволинейных связей, для густоты в 120 и 170 лет они были в среднем равны, соответственно, 0.419 и 0.528 . То есть в целом для насаждения сосны флуктуации густоты на уровне милиценозов в возрасте 120–170 лет повлияли на диаметр деревьев в 184 г. в среднем с силой $(0.419 + 0.528) : 2 = 0.474$, или 47.4%.

Полученные здесь результаты интересны в сравнении с результатами, полученными другими методами и другими авторами. Например, при выделении в структуре насаждения биогрупп с предельно малым расстоянием между деревьями. Они представляют немалый интерес, так как деревья, оставшиеся в одиночестве после их разреживания, существенно не увеличивали прирост (Сеннов, 1999). Кроме того, несмотря на стремление к равномерному размещению деревьев после рубок ухода за лесом в таких ухоженных лесах со временем все равно образовывались прогалины, а биогруппы сохранялись (Нестеров, 1961).

Наличие биогрупп, где формируется 28–57% деревьев, является своеобразным атрибутом древостоев (Рогозин, Разин, 2015). В изучаемом здесь насаждении в них продолжает расти 40.4% деревьев, и диаметры деревьев в них и в древостое отличаются недостоверно. Кроме того, деревья в них взаимно коррелировали диаметрами при $r = 0.47-0.58$ (Рогозин, 2018а). Это свидетельствует о партнерстве деревьев-соседей, так как конкуренция приводила бы к противоположному результату – рассогласованию их роста и отрицательной корреляции.

Между тем, действующая парадигма предполагает, что более плотное размещение растений усиливает конкуренцию, и она должна снижать размер особей. И если в лесу будут густые места, то диаметры деревьев в них *должны быть* меньше. В этой логике общую закономерность, действующую

на уровне всего ценоза, априорно перемещают на уровень индивидуальных взаимодействий. На первый взгляд, это справедливо, потому что густота – независимая переменная и главный фактор в основной закономерности морфогенеза одноярусных древостоев (Разин, 1979), которой далее был присвоен ранг закона (Рогозин, Разин, 2015). Наряду с ним, в древостоях действуют еще три закона: закон естественного изреживания (Морозов, 1949), ранговый закон роста деревьев (Маслаков, 1984), а также гомеостаз частот деревьев правых и левых форм (Голиков, 2011). В последнем находит свое воплощение всеобщий закон “Золотой пропорции”, и по нему частоты этих форм стремятся к соотношению 50:50 либо 62:38. При этом левые формы хорошо адаптированы к более сухим почвам и росту на свободе, а правые – к влажным почвам и конкуренции.

Проявление Золотой пропорции обнаружено нами и в исследуемом здесь насаждении (Рогозин, 2019). Установлено, что на расстояниях между соседями до 4.5 м их диаметры коррелировали с $r = 0.52 \pm 0.04$. Кроме того, у них было рассчитано отношение диаметров (максимального к минимальному). Оно оказалось равно 1.273 и совпало с “постоянной Хатчинсона”, применяемой для оценки экологических ниш (Розенберг, 2007). В нашем случае это отношение характеризует древостой как сообщество с минимальной конкуренцией между деревьями за ресурсы питания. Наиболее же ярко подтверждают такую минимизацию конкуренции данные В.М. Горячева (1999) о наступлении у деревьев-соседей пиков прироста с различиями в 1–2 недели, что свидетельствует о партнерских отношениях и резком снижении конкуренции и, тем самым, разделении экологической ниши между соседствующими деревьями во времени. Впервые же о толерантности деревьев упоминалось при исследовании модельных культур ели (Кайрюкштис, Юодвалькис, 1976). Если же вернуться к полученному нами отношению диаметров (1.273) и возвести его в квадрат, то получим значение 1.62, которое почти совпадает с Золотой пропорцией, равной ≈ 1.618 .

В связи с этим для понимания характера отношений деревьев в микроценозах перечисленных четырех законов уже недостаточно. Не исключено, что в микроценозах действует еще один закон – закон минимизации конкуренции между деревьями и смены ее на взаимное партнерство, где как раз и найдется место для объяснения роли правых и левых форм, взаимной корреляции их диаметров и гармоничных отношений диаметров деревьев в соответствии с законом Золотой пропорции. Если же рассуждать методом от противного и полагать, что в микроценозах конкуренция имеет такую же силу, как и в древостое, то биогруппы должны обязательно изреживаться и в конце концов деревья будут располагаться по-

одинокке. Но в динамике биогрупп таких тенденций нет — они сохраняются до спелого возраста и с прежней долей деревьев в них (Марченко, Брайко, 1985; Маслаков, 1999; Рогозин, 2018а). Среди травянистых растений явление партнерства также имеет место, где оно получило название “эффекта Олли” (Алее, 1931), а также “эффекта группы” (Титов, 1978). Поэтому есть все основания полагать, что явление ослабления конкуренции между деревьями в микроценозах имеет общий характер. И его также следует отнести к закону, действующему в лесных насаждениях.

Перечисленные работы, а также наши исследования дают экспериментальные факты, выводы по которым выходят далеко за рамки традиционных представлений о внутривидовых взаимоотношениях деревьев. Они показывают, что на индивидуальном уровне конкуренция между деревьями за свет и элементы питания, если ее оценивать по густоте микроценозов, отнюдь не главный фактор. Следует учитывать и влияние генотипа, например, правых и левых форм деревьев. Эти формы имеют доказанные генетические отличия по наблюдаемой гетерозиготности (Голиков, 2011). Но важно иметь хотя бы приблизительные оценки по влиянию генотипа на размер деревьев, и сравнить их с действием густоты с тем, чтобы воздействовать лесохозяйственными мерами на более сильный из них. В исследованиях лесных генетиков и селекционеров влияние генотипа на рост деревьев оценивают в 20–40% (Исаков, 1999; Тараканов, 2003; Царев, 2013). Получается, что генотип — в 3 раза более сильный фактор, чем густота микроценоза, для которой мы определили ее влияние в 10.1%. Поэтому безусловным приоритетом при уходе за лесом должно быть создание комфортных условий для деревьев-лидеров, размеры которых определяет их генотип. Вместе с тем, исходя из совместной доли влияния густоты и генотипа примерно на 40%, следует признать, что в гораздо большей мере на рост дерева действуют неустановленные и действующие локально факторы. Возможно, это флуктуации литосферы, увлажнения и состава почвы в местах микроценозов, т.е. особенности насаждения как геофитоценоза.

В данной работе получены также оценки влияния густоты на уровне миди- и макроценозов. Их густота в 120–170 лет повлияла на средний диаметр сосны в 184 г. с силой, соответственно, 47.4 и 46.6% (в среднем 47%). Это сильное влияние, но оно оказалось в два раза ниже, чем у других авторов, где ее влияние достигало 88–93% (Нагимов, 2000). Это вполне объяснимо, так как там З.Я. Нагимовым использовались данные по насаждениям из разных лесничеств, отличающихся по истории их формирования гораздо больше, чем в нашем случае. Нами же был рассмотрен

единый массив сосны, где изменчивость показателей была намного ниже.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение микро- миди- и макроценозов в массиве 184-летнего насаждения сосны первого класса бонитета с высокой полнотой показало, что естественные флуктуации густоты микроценозов в 120 лет на площадках 0.01 га повлияли на отпад деревьев к 184 годам с силой 4.7%, а в остальных 95.3% случаев на отпад повлияли пока неустановленные факторы, действующие как особенности среды геофитоценоза. Густота мидиценозов на площадях размером 0.12 га в 120–170 лет повлияла на средний диаметр сосны в 184 г. с силой в среднем 47.4%. На уровне макроценозов на площадях по 0.24 га также получено близкое (46.6%) ее влияние, тогда как в указанных возрастах густота микроценозов повлияла на средний диаметр сосны в среднем на 10.1%, что в 4.7 раза слабее. Эти факты позволяют выдвинуть положение о том, что в микроценозах внутривидовая конкуренция к спелому возрасту ослабевает и меняется на партнерство. В связи с этим и сведениями из литературы можно также полагать, что если генотип влияет на размеры дерева примерно на 30%, а густота микроценоза, по нашим данным, — на 10%, то на долю пока неизвестных факторов, действующих в насаждении как геофитоценозе, приходится до 60% их влияния на рост деревьев в микроценозах в период от 120 до 184 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баландин Р.К.* Анти-Дарвин. Миражи эволюции. М.: Яуза Эксмо, 2010. 350 с.
- Борисов А.Н., Иванов В.В., Екимов Е.В.* Метод оценки пространственного распределения ресурса в экологической нише // Сибирский лесной журн. 2014. № 5. С. 113–121.
- Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г.* Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с.
- Вайс А.А.* Научные основы оценки горизонтальной структуры древостоев для повышения их устойчивости и продуктивности (на примере насаждений Западной и Восточной Сибири): Автореф. дис. д-ра с.-х. наук (спец. 06.03.02 — лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация). Красноярск, 2014. 33 с.
- Голиков А.М.* Эколого-диссимметричный и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 2011. № 5. С. 46–51.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю.* Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005. № 3. С. 37–45.
- Горячев В.М.* Влияние пространственного размещения деревьев в сообществе на формирование годичного слоя

- древесины хвойных в южнотаежных лесах Урала // Экология. 1999. № 1. С. 9–19.
- Грбарник П.Я.* Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. № 2. С. 77–85.
- Грбарник П.Я., Секретенко О.П.* Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 32–44.
- Демаков Ю.П.* Сухостой с живым комлем? // Научные труды государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2007. Вып. 2. С. 331–333.
- Демаков Ю.П.* Структура и закономерности развития лесов республики Марий Эл. Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2018. 432 с.
- Исаков Ю.Н.* Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной: Автореф. ... д-ра биол. наук (спец. 03.00.15 – генетика 06.01.05 – селекция и семеноводство). СПб: Санкт-Петербургская лесотехническая академия, 1999. 36 с.
- Кайрюкитис Л.В., Юодвалькис А.И.* Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск, 1976. Вып. II. С. 16–24.
- Калинин М.И.* Формирование корневой системы деревьев. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 152 с.
- Карев Г.П.* Эргодические свойства стационарных состояний лесных экосистем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1999. Вып. 17. С. 122–141.
- Кислов Д.Е., Прилуцкий А.Н., Брижатая А.А.* Статистический анализ неоднородности горизонтальной структуры древостоев // Поволжский экологический журн. 2015. № 3. С. 268–276.
- Колобов А.Н.* Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
- Колтунова А.И.* О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* Физиология древесных растений. М.: Гослесбумиздат, 1963. 627 с.
- Костерин О.Э.* Дарвинизм как частный случай “бритвы Оккама” // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 416–431.
- Кузьмичев В.В.* Закономерности динамики древостоев. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Мартынов А.Н.* Зависимость биометрических показателей сосны от площади питания // Лесоведение. 1976. № 5. С. 85–88.
- Маслаков Е.Л.* Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 168 с.
- Маслаков Е.Л.* Генезис и динамика социальных структур сосны в фазе индивидуального роста // Таежные леса на пороге XXI в. СПб.: Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, 1999. С. 42–51.
- Марченко И.С., Брайко В.Б.* Деревья главного пользования // Молодые ученые 40-летию победы и 1000-летию г. Брянска. Брянск: Брянский государственный технологический институт, 1985. С. 38–39.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. Изд. 7-е / Под ред. Нестерова В.Г. М.: Гослесбумиздат, 1949. 453 с.
- Нагимов З.Я.* Оценка методов определения площадей роста деревьев // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: Уральская государственная лесотехническая академия, 1999. Вып. 19. С. 82–98.
- Нагимов З.Я.* Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев: Дис. ... д-ра с.-х. наук (спец. 06.03.03 – лесоведение и лесоводство; лесные пожары и борьба с ними). Екатеринбург: Уральская государственная лесотехническая академия, 2000. 409 с.
- Нестеров В. Г.* Вопросы современного лесоводства. М.: ГСХИ, 1961. 384 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Плантационное лесоводство / Под ред. Шутова И.В. СПб.: Изд-во Политехнического университета, 2007. 366 с.
- Правила ухода за лесами. Утверждены приказом Минприроды России от 22.11.2017 № 626.
- Разин Г.С.* Динамика сомкнутости одноярусных древостоев // Лесоведение. 1979. № 1. С. 23–25.
- Рахтеенко И.Н.* Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 254 с.
- Рогозин М.В.* Био группы в старых насаждениях сосны // Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2018а. Вып. 2. С. 150–158.
- Рогозин М. В.* Площадь питания дерева: анализ методов // Бюллетень науки и практики. 2018б. Т. 4. № 7. С. 34–37.
- Рогозин М.В.* Постоянная Хатчинсона и конкуренция в сосновом древостое // Научное обозрение. Биологические науки 2019. № 1. С. 51–55.
- Рогозин М.В., Разин Г.С.* Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы Пермь: Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2015. 277 с.
- Розенберг Г.С.* Экология в картинках (Учебное пособ.). Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН. 2007. 218 с.
- Секретенко О.П.* Метод анализа пространственной структуры древостоев // Исследование структуры лесонасаждений. Красноярск: Институт леса и древесины, 1984. С. 88–101.
- Сеннов С.Н.* Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса // С-Пб.: Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, 1999. 98 с.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н.* Возрастная и пространственная структура ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях северной тайги (Кольский п-ов) // Растительные ресурсы. Т. 48. 2012. № 1. С. 16–34.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н.* Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления севе-

ротаежных лесов // Труды Карельского научного центра РАН. № 12. 2015. С. 1–9.

Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества: (теория и эксперимент). М.: Институт лесоведения РАН, 2007. 190 с.

Титов Ю.В. Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 151 с.

Тараканов В.В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Дис. ... д-ра с.-х. наук (спец. 06.03.01 – лесные культуры, селекция и семеноводство). Новосибирск: Институт леса СО РАН, 2003. 454 с.

Усольцев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 556 с.

Усольцев В.А., Часовских В.П., Акчурина Г.А., Осмирко А.А., Кох Е.В. Фитомасса деревьев в конкурентных условиях: исследование системных связей средствами информационных технологий. Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2018. 526 с.

Царев А.П. Программы лесной селекции в России и за рубежом. М.: Московский государственный университет леса, 2013. 164 с.

Allee W.C. *Animal aggregations: A study in general sociology*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1931. 431 p.

Grenfell R., Aakala T., Kuuluvainen T. Microsite occupancy and the spatial structure of understory regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe // *Silva Fennica*. 2011. V. 45(5). P. 1093–1110.

Kenkel N.C. Patterns of self-thinning in jack-pine: testing of the random mortality hypothesis // *Ecology*. 1988. V. 69. P. 1017–1024.

Kuuluvainen T., Wallenius T.H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., Ogibin B. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth Picea abies dominated forest landscape in northeastern Europe // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 320. P. 96–103.

Linder P., Elfving B., Zackrisson O. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden // *Forest Ecology and Management*. 1997. V. 98. P. 17–33.

Omelko A., Ukhvatkina O., Zhmerenetsky A., Sibirina L., Petrenko T., Bobrovsky M. From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine-broadleaved forest // *Forest Ecology and Management*. 2018. V. 411. P. 46–66.

Spatial Structure of Pine Stands Influencing the Mortality and Diameter of Trees

M. V. Rogozin*

Perm State University, Genkela st., 4, Perm, 614990 Russia

*E-mail: rog-mikhail@yandex.ru

In order to determine how much are the mortality and the diameter of trees influenced by the density of micro and macrocenoses, an 184-year-old stand of Scots pine of the 1st growth class with a density of 0.91–0.95 was studied quantitatively. On an area of 2.16 hectares, all the trees, alive and the ones that have naturally fallen off in about 60 years were mapped with an accuracy of ± 10 –35 cm. The map was digitized afterwards in the ArcMap program and mechanically divided into 216 sites (microcenoses) of 0.01 hectares each. The remaining stumps made it possible to determine their density in the past, around the age of 120 and also at the age of 170 years – before the windfall that occurred 14 years ago, when 7% of the trees were damaged. The influence of the density factor on the trunks diameter was calculated based on three indicators: determination by the squared correlation index, linear correlation's trend approximation, and the average of the approximations of trends by five types of polynomials. It was found that at the level of mid- and macrocenoses on test plots of 0.12 and 0.24 hectares, natural fluctuations in their density at 120–170 years of age influenced the average pine diameter at 184 years of age with an average strength of 47%. At the same time, the density of microcenoses on plots of 10 × 10 m of the same ages influenced the average pine diameter with a strength varying from 8.8 to 11.8% (10.1% on average), which is 4.7 times weaker than the effect density at the level of macrocenosis. This fact suggests that in microcenoses, intraspecific competition between trees is drastically weakened and changes to mutual partnership. In addition, the density on the plots of 0.01 hectares over 120 years influenced the loss of trees on them by the age of 184 with a strength of only 4.7%. In the remaining 95.3% of cases, mortality has been influenced by unidentified factors.

Keywords: Scots pine, forest stand, microcenoses, density, trees mortality, tree size.

REFERENCES

Allee W.C., *Animal aggregations: A study in general sociology*, Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1931, 431 p.

Balandin R.K., *Anti-Darwin. Mirazhi evolyutsii* (Anti-Darwin. Mirages of evolution), M.: Yauza Eksmo, 2010, 350 p.

Borisov A.N., Ivanov V.V., Ekimov E.V., *Metod otsenki prostranstvennogo raspredeleniya resursa v ekologicheskoi*

nishe (The method for evaluation of the resource space distribution in ecological niche), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 5, pp. 113–121.

Buzykin A.I., Gavrikov V.L., Sekretenko O.P., Khlebopros R.G., *Analiz struktury drevesnykh tsenozov* (Analysis of the wooded coenoses), Novosibirsk: Nauka, 1985, 94 p.

Demakov Y.P., *Struktura i zakonmernosti razvitiya lesov respubliky Marii El* (Structure and regularities of development

- of forests of Mari El republic), Ioshkar-Ola: Povolzhskii gosudarstvennyi tekhnologicheskii universitet, 2018, 432 p.
- Demakov Y.P., Sukhostoi s zhiyvym komlem? (Dead standing trees with alive stoolbed?), In: *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bol'shaya Kokshaga"* (Scientific papers of the state natural reserve "Bolshaya Kokshaga"), Ioshkar-Ola: Povolzhskii gosudarstvennyi tekhnologicheskii universitet, 2007, Vol. 2, pp. 331–333.
- Golikov A.M., Ekologo–dissimetrii i izofermentnyi analiz struktury model'nykh populyatsii sosny obyknovnoi (Ecological-dissymmetry and isoenzyme analyses of the structure of model Scots pine populations), *Lesovedenie*, 2011, No. 5, pp. 463–51.
- Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Bakal I.Y., Dinamika vostanovleniya lesnoi podstilki v boreal'nykh sosnovykh lesakh posle pozharov (Post-fire restoration of forest litter in boreal pine forests), *Lesovedenie*, 2005, No. 3, pp. 37–45.
- Goryachev V.M., The effect of spatial distribution of trees in communities on the formation of annual tree rings in conifers of the Ural southern taiga forests, *Russian Journal of Ecology*, 1999, Vol. 30, No. 1, pp. 6–15.
- Grabarnik P.Y., Analiz gorizontol'noi struktury drevostoya: model'nyi podkhod (Analysis of the horizontal structure of a forest stand: model approach), *Lesovedenie*, 2010, No. 2, pp. 77–85.
- Grabarnik P.Y., Sekretenko O.P., Analiz gorizontol'noi struktury drevostoev metodami sluchainykh tochechnykh polei (Analysis of tree stand horizontal structure using random point field methods), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 32–44.
- Grenfell R., Aakala T., Kuuluvainen T., Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe *Silva Fennica*, 2011, Vol. 45(5), pp. 1093–1110.
- Isakov Y.N., *Ekologo-geneticheskaya izmenchivost' i selektsiya sosny obyknovnoi. Avtoref. d-ra. biol. nauk* (Ecological and genetic variability and selection of Scots pine. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskaya lesotekhnicheskaya akademiya, 1999, 36 p.
- Kairyshtis L.V., Yuodval'kis A.I., Yavlenie smeny kharaktera vzaimootnoshenii mezhdou individami vnutri vida (The phenomenon of a change in the nature of relationships between individuals within a species), In: *Lesovedenie i lesnoe khozyaistvo* (Forest science and forest management), Minsk: 1976, Vol. II, pp. 16–24.
- Kalinin M.I., *Formirovanie kornevoi sistemy derev'ev* (Formation of the root system of trees), Moscow: Lesn. prom-st', 1983, 152 p.
- Karev G.P., Ergodicheskie svoistva statsionarnykh sostoyanii lesnykh ekosistem (Ergodic properties of stationary states of forest ecosystems), In: *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem* (Problems of ecological monitoring and modeling of ecosystems), St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1999, Vol. 17, pp. 122–141.
- Kenkel N.C., Patterns of self-thinning in jack-pine: testing of the random mortality hypothesis, *Ecology*, 1988, Vol. 69, pp. 1017–1024.
- Kislov D.E., Prilutskii A.N., Brizhataya A.A., Statisticheskii analiz neodnorodnosti gorizontol'noi struktury drevostoev (Statistical analysis of the inhomogeneity of the spatial distribution of trees), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 268–276.
- Kolobov A.N., Modelirovanie prostranstvenno-vremennoi dinamiki drevesnykh soobshchestv: individual'no-orientirovannyi podkhod (Modeling of spatiotemporal dynamics of the wooden communities: individually aligned approach), *Lesovedenie*, 2014, No. 5, pp. 72–82.
- Koltunova A.I., O formirovanii gorizontol'noi struktury i srastanii korneykh sistem v drevostoyakh sosny (On horizontal structure forming and root accreting in pine forests), *Eko-potentsial*, 2013, No. 3-4, pp. 136–142.
- Kosterin O.E., Darwinizm kak chastnyi sluchai "britvy Okkama" (Darwinism as a particular case of "Okkam's razor"), *Vestnik VOGiS*, 2007, Vol. 11, No. 2, pp. 416–431.
- Kramer P.D., Kozlovskii T.T., *Fiziologiya drevesnykh rastenii* (Physiology of woody plants), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1983, 462 p.
- Kuuluvainen T., Wallenius T.H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., Ogibin B., Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 320, pp. 96–103.
- Kuz'michev V.V., *Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli* (Patterns in dynamics of forest stands: principles and models), Novosibirsk: Nauka, 2013, 207 p.
- Linder P., Elfving B., Zackrisson O., Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden, *Forest Ecology and Management*, 1997, Vol. 98, pp. 17–33.
- Marchenko I.S., Braiko V.B., *Derev'ya glavnogo pol'zovaniya* (Trees of principal felling), In: *Molodye uchenye 40-letiyu pobedy i 1000-letiyu g. Bryanska* (Young scientists to the 40th anniversary of the victory and the 1000th anniversary of the city of Bryansk), Bryansk: Bryanskii gosudarstvennyi tekhnologicheskii institut, 1985, pp. 38–39.
- Martynov A.N., Zavisimost' biometricheskikh pokazatelei sosny ot ploshchadi pitaniya (Dependence of biometric indicators of pine on growing space), *Lesovedenie*, 1976, No. 5, pp. 85–88.
- Maslakov E.L., *Formirovanie sosnovykh molodnyakov* (Development of pine young-growth), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1984, 165 p.
- Maslakov E.L., Genezis i dinamika sotsial'nykh struktur sosny v faze individual'nogo rosta (Genesis and dynamics of social structures of pine in the phase of individual growth), In: *Taehznye lesa na poroge XXI veka* (Taiga forests on the threshold of the XXI century), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskii nauchno-issledovatel'skii institut lesnogo khozyaistva, 1999, pp. 42–51.
- Morozov G.F., *Uchenie o lese* (Study of forest), Moscow: Goslesbumizdat, 1949, 453 p.
- Nagimov Z.Y., Otsenka metodov opredeleniya ploshchadei rosta derev'ev (Assessment of methods for determining the areas of tree growth), In: *Lesna Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of the Urals and forestry in them), Ekaterinburg: Ural'skaya gosudarstvennaya lesotekhnicheskaya akademiya, 1999, Vol. 19, pp. 82–98.
- Nagimov Z.Y., *Zakonomernosti rosta i formirovaniya nadzemnoi fitomassy sosnovykh drevostoev. Avtoref. diss. d-ra s.-kh. nauk* (Regularities of growth and development of aboveground phytomass of pine forests. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Yekaterinburg: UGLTA, 2000, 40 p.

- Nesterov V.G., *Voprosy sovremennogo lesovodstva* (Modern forestry issues), M.: GSKhI, 1961, 384 p.
- Odum E.P., *Fundamentals of Ecology*, M.: Mir, 1975, 740 p.
- Omelko A., Ukhvatkina O., Zhmerenetsky A., Sibirina L., Petrenko T., Bobrovsky M., From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pinebroadleaved forest, *Forest Ecology and Management*, 2018, Vol. 411, pp. 46–66
- Plantatsionnoe lesovodstvo*, (Plantation forestry), St. Petersburg: Izd-vo Politekhnicheskogo universiteta, 2007, 366 p.
- Pravila ukhoda za lesami. Utverzhdeny prikazom Minprirody Rossii ot 22.11.2017 № 626*.
- Rakhteenko I.N., *Rost i vzaimodeistvie kornevykh sistem drevesnykh rastenii* (Growth and interaction of root systems of woody plants), Minsk: Izd-vo AN BSSR, 1963, 254 p.
- Razin G.S., Dinamika somknotosti odnoryasnykh drevostoev (Dynamics of density of single-storey stands), *Lesovedenie*, 1979, No. 1, pp. 23–25.
- Rogozin M.V., Biogruppy v starykh nasazhdeniyakh sosny (Biography in old stands of pine), *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya Biologiya*, 2018a, Vol. 2, pp. 150–158.
- Rogozin M.V., Ploshchad' pitaniya dereva: analiz metodov (Nutrition area of tree: analysis of methods), *Byulleten' nauki i praktiki*, 2018b, Vol. 4, No. 7, pp. 34–37.
- Rogozin M.V., Postoyannaya Khatchinsona i konkurentsiya v sosnovom drevostoe (Constant of Hutchinson and the competition in the pine forest stand), *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki*, 2019, No. 1, pp. 51–55.
- Rogozin M.V., Razin G.S., *Razvitie drevostoev. Modeli, zakony, gipotezy* (Development of forest stands. Models, laws, hypotheses), Raleigh: Lulu Press, 2015, 196 p.
- Rozenberg G.S., *Ekologiya v kartinkakh* (Ecology in pictures), Tolyatti: Institut ekologii Volzhskogo basseina RAN, 2007, 218 p.
- Sekretenko O.P., Metod analiza prostranstvennoi struktury drevostoev (Method of analysis of the spatial structure of forest stands), In: *Issledovanie struktury lesonasazhdenii* (Research of the structure of forest stands), Krasnoyarsk: Institut lesa i drevesiny, 1984, pp. 88–101.
- Senov S.N., *Itogi 60-letnikh nablyudenii za estestvennoi dinamiko lesa* (Results of 60 Years of observations of natural forest dynamics), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskii nauchno-issledovatel'skii institut lesnogo khozyaistva, 1999, 98 p.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Formirovanie struktury tsenopopulyatsii lesoobrazuyushchikh vidov v protsesse posledozharnogo vosstanovleniya severotaezhnykh lesov (Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2016, No. 3, pp. 10–28.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Vozrastnaya i prostranstvennaya struktura tsenopopulyatsii *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v usloviyakh severnoi taigi (Kol'skii p-ov) (Age and space structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations in northern taiga (Kola Peninsula)), *Rastitel'nye resursy*, 2012, Vol. 48, No. 1, pp. 16–34.
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Tarakanov V.V., *Struktura izmenchivosti, selektsiya i semenovodstvo sosny obyknovЕННОЙ v Sibiri. Diss. d-ra s.-kh. nauk* (The structure of variability, selection and seed production of Scots pine in Siberia. Doctor's agric. sci. thesis), Novosibirsk: Institut lesa SO RAN, 2003, 454 p.
- Titov Y.V., *Effekt gruppy u rastenii* (Group effect in plants), Leningrad: Nauka, 1978, 151 p.
- Tsarev A.P., *Programmy lesnoi selektsii v Rossii i za rubezhom* (Programs of forest breeding in Russia and abroad), Moscow: Izd-vo MGUL, 2013, 164 p.
- Usol'tsev V.A., Chasovskikh V.P., Akchurina G.A., Osmirko A.A., Kokh E.V., *Fitomassa drev'ev v konkurentnykh usloviyakh: issledovanie sistemnykh svyazei sredstvami informatsionnykh tekhnologii* (Phytomass of trees in competitive conditions: a study of systemic relationships by means of information technology), Ekaterinburg: Ural'skii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet, 2018, 526 p.
- Usol'tsev V.A., *Produktionnye pokazateli i konkurentnye ot-nosheniya drev'ev. Issledovanie zavisimosti* (Production and competitive relations of trees: studying a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 553 p.
- Vais A.A., *Nauchnye osnovy otsenki gorizonta'noi struktury drevostoev dlya povysheniya ikh ustoychivosti i produktivnosti (na primere nasazhdenii Zapadnoi i Vostochnoi Sibiri). Avtoref. dis. d-ra s.-kh. nauk* (Scientific basis for assessing the horizontal structure of forest stands to increase their stability and productivity (case study of plantations in Western and Eastern Siberia). Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: 2014, 33 p.

УДК 574.5:51-7:62

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРЕХОДОВ МЕЖДУ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИМИ СОСТОЯНИЯМИ ЛИСТВЕННИЦЫ, СОСНЫ И КЕДРА В СЕВЕРНОЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ¹

© 2021 г. В. Р. Цибульский^{a, *}, И. Г. Соловьев^{a, b}, Д. В. Московченко^{a, c}, Д. А. Говорков^{a, b}
^aФИЦ “Тюменский научный центр СО РАН”, структурное подразделение “Институт проблем освоения Севера”, ул. Малыгина, 86, Тюмень, 625026 Россия

^bТюменский индустриальный университет, ул. Володарского, 38, Тюмень, 625000 Россия

^cТюменский государственный университет, ул. Володарского, 6, Тюмень, 625003 Россия

*E-mail: v-tsib@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.07.2018 г.

После доработки 30.12.2018 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Для оценки изменения биоразнообразия на уровне видов необходима динамическая модель популяции эдификатора, определяющего соответствующий биом территории. В статье предложен аналитический метод определения возрастных границ между ювенильным и виргинильным, виргинильным и генеративным онтогенетическими состояниями деревьев хвойных пород, имеющих важное значение при идентификации популяционных моделей. В основе метода определения указанных границ принята функция роста Томазиуса, применимая как для объемных оценок, так и для высоты и диаметра деревьев. В нашем случае она описывает рост радиуса на уровне 1.3 м как наиболее доступный параметр при проведении натуральных наблюдений. Эта функция представляет собой симметричную сигмоиду, что не соответствует реальным данным роста для хвойных пород. Для устранения этого недостатка предложено ввести нелинейность в степенной показатель модели. Идентификация модели осуществлялась путем последовательных приближений модели и кривых роста, полученных как усреднение реальных временных рядов на основе древесно-кольцевых хронологий деревьев – эдификаторов северной тайги Западной Сибири: лиственницы, сосны и кедра. Ранее авторами была опробована методика определения искомым границ онтогенетических состояний в моменты равенства нулю второй и третьей производных кривых роста, заданных в виде полиномов третьей и четвертой степени и полученных на основе статистической обработки реальных данных. В данном случае предлагается границы определять по функциям, имеющим биофизический смысл, т.е. дожитие и рождаемость или рост и торможение. Кроме того, границы определяются по второй производной кривой роста по достижении ею в первом случае максимума, во втором – минимума. Это значительно облегчает понимание и получение результатов. В статье приведены усредненные кривые роста лиственницы, сосны и кедра для районов вблизи поселков Сидоровск, Вынгапур, Красноселькуп и Толька (Ямало-Ненецкий автономный округ), а также временные отметки границ исследуемых онтогенетических состояний и коэффициенты моделей для них.

Ключевые слова: хвойные деревья, онтогенетические состояния, границы, определение, модели.

DOI: 10.31857/S0024114821010101

Проблема оценки устойчивости биоразнообразия на севере климатической зоны Западной Сибири в значительной степени определяется деревьями-эдификаторами, отражающими специфический для них биом и в конечном счете – фитоценоз территории (Свирижев, Логофет, 1978; Лукина и др., 2015). На границе лесотундры и тундры такими эдификаторами являются лиственница, сосна и кедр. Искомая оценка может быть реализована на основе динамических мате-

матических моделей популяции указанных деревьев (Смирнова и др., 1993).

Для проведения исследований влияния различных внешних факторов на продуктивность древостоя во времени разрабатывались динамические модели начиная от Г. Бэкмана, Х. Томазиуса (Лир и др., 1974) и заканчивая более поздними публикациями (Хильми, 1957; Петровский, 1968; Карев, 1983; Куль, Оя, 1984; Носова и др., 2005; Желдак и др., 2013; Колобов, 2014). Большинство из указанных моделей являются нелинейными и содержат различные трудно определяемые пока-

¹ Работа выполнена в соответствии с планом НИР ТюмНЦ СО РАН на 2018–2020 гг. (0371-2018-0032).

Таблица 1. Временные ряды древесно-кольцевых хронологий лиственницы, сосны и кедра

Сидоровск (66°40' с.ш., 82°20' в.д.) (Лиственница)		Вынгапур (62°93' с.ш., 76°38' в.д.) (Сосна)		Толька (64°00' с.ш., 82°02' в.д.), Красноселькуп (65°07' с.ш., 82°46' в.д.) (Кедр)	
№	годы	№	годы	№	годы
863051	1786–1990	080421	1796–1994	С-10	1729–1994
863071	1779–1990	080431	1792–1994	С-0	1585–1994
863072	1786–1990	080441	1802–1994		
863102	1767–1990	080442	1796–1994		

затели. Модели полученные на основе теории вероятностей и “теории встреч”, впервые предложенные Р. Глокером (Лир и др., 1974) успешно применяются и сейчас.

В настоящее время некоторые ученые рассматривают модели динамики древостоев с позиций уточнения влияния изреживания и возрастного умирания на воспроизводимость: например, это (Березовская, Карев, 2015; Soukhovolsky, Ivanova, 2018). Для мониторинга биоразнообразия лесов интересны работы по моделям биологических сообществ в виде проекционных матриц (Уланова и др., 2002; Кузнецов, 2006, Авдеева, Кузьмичев, 2007). Эти модели базируются на возрастной оценке фаз роста популяций и периодических натуральных наблюдениях плотности в этих фазах. Имеются только отдельные попытки разработать и идентифицировать такие модели для лесных сообществ (Фардеева, Исламова, 2007; Евстигнеев, 2014).

Одной из проблем в таких работах является соответствие возрастного разделения фаз роста и данных по рождаемости, полученных при натуральных мониторинговых наблюдениях. Если плотность по возрастам можно определить, применяя возрастную классификацию (Загреев и др., 1992), то для определения границ фаз необходимо использовать традиционные показатели: высота, высота основания кроны, порядок ветвления, диаметр ствола на уровне 1.3 м и др. (Евстигнеев, 2014). Это затрудняет работу при коротких экспедиционных исследованиях.

Авторами предпринята попытка определить эти границы по изгибу кривых роста на модельных деревьях самых больших диаметров и высоты, чаще всего субсенильного возраста, из предположения, что выделенный участок является частью нормальной ценопопуляции по Т.А. Работнову (Смирнова и др., 1993). По Г.П. Кареву (1999) это ближе всего к “ценнону”, т.е. участку (“ячейке”) в географическом и фазовом пространстве с однородной лесной субпопуляцией. Такой метод позволяет более определенно, в математическом смысле, привязывать границы фаз онтогенеза дерева к свойствам функции роста (прироста).

Конечной целью наших исследований является разработка модели популяции дерева-эдификатора на основе получения информации (кernов) роста по радиусу (диаметру) внутри каждого класса роста, в том числе и в субсенильной части возраста.

В данной статье предлагается формализация известной методики выделения “фаз развития” точками перегиба хода роста древостоя (см., например, (Березовская, Карев, 2015)), используя кривые роста (прироста) по диаметру модельного дерева (группы) в субсенильной фазе.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА.

Для апробации предлагаемой методики были взяты по четыре временных ряда древесно-кольцевых хронологий (ДКХ) деревьев-эдификаторов: лиственницы и сосны в международной базе данных древесных колец (The International Tree-Ring Data Bank of National Centers for Environmental Information) вблизи поселков Сидоровск и Вынгапур (Ямало-Ненецкий автономный округ) и два ряда кедра около поселков Красноселькуп и Толька (Ямало-Ненецкий автономный округ). И первые и вторые получены С.П. Арефьевым в результате экспедиционных исследований. Районы исследований с координатами отбора kernов и номерами временных рядов приведены в табл. 1, что позволяет любому исследователю найти соответствующие ряды данных. Для усреднения кривых роста временные ряды приведены к единице путем деления на r_{\max} на дату взятия пробы (керна) на уровне 1.3 м. Временные ряды выбирались для деревьев без угнетения роста, т.е., для более освещенных участков леса.

При выборе выделенного участка для идентификации модели популяции рекомендуется для определения границ фаз использовать деревья субсенильного возраста со здоровой кроной.

Для хвойных пород различают онтогенетические состояния как у большинства деревьев. При описании их будем отмечать только признаки, говорящие о скорости роста по высоте и диаметру и биофизическом смысле этих состояний.

1. Проростки, всходы (*p*). Начинаются после выхода зародыша из оболочки семени (прорастание) и длятся до появления первых хвоинок-семядолей (чаще 6–7 шт.) не более года. Завершается образованием верхушечной почки, из которой на второй год формируется центральный побег со своей хвоей. Корневая система представлена обычно осевым корнем. Чаще всего большинство авторов объединяют эти два состояния, называя предювенильной фазой (Николаева и др., 2008), проростками (Фардеева, Исламова, 2007). Для хвойных растений – лиственницы сибирской, сосны и кедра средняя высота 4–9 см, средняя глубина проникновения корневой системы от 4 до 12 см. Биофизический смысл этих состояний заключается вначале в гетеротрофном, а затем в автотрофном питании.

На второй год (автотрофный) происходит формирование центрального неветвящегося побега со своей хвоей и корневой системой с малочисленными боковыми корнями. Верхушечная почка раскрывается и образует прирост ствола в высоту (1–4) см – надсемядольное междоузлие (эпикотиль). Корень проникает в почву на глубину до 10–15 см. Продолжительность фазы составляет 2–5 лет до отмирания семядолей и появления укороченных побегов (Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016).

2. Ювенильная фаза (*j*) начинается с отмирания семядолей до первого ветвления и продолжается 2–3 г. В этой фазе годичный прирост в высоту невелик 5–10 см, корни углубляются на 5–10 см, образуются боковые корни с ответвлениями. Растения находятся в травяно-кустарничковом ярусе (Смирнова и др., 2001; Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014). Недоразвитость системы питания (корневая и ветвление) не позволяют обеспечивать значительный рост в высоту и в диаметре. При этом у большинства хвойных в этом состоянии наблюдается хорошая теневыносливость.

3. Имматурная фаза (*im*) начинается с появления боковых ветвей. Происходит усиление роста ствола в высоту, при этом его диаметр в первые годы остается небольшим. Формируются боковые и придаточные корни. Фаза длится 2–9 лет, в течение которой растения выходят к кустарниковому ярусу (Смирнова, Бобровский, 2001). Годичный прирост составляет по высоте 3–20 см, по диаметру 0.05–1.5 мм (Фардеева, Исламова, 2007; Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014).

Эта фаза считается промежуточной между ювенильной и виргинильной, в ней уже в достаточной степени организованы процессы фотосинтеза и ассимиляции (Крамер, Козловский, 1983; Смирнова, Бобровский, 2001), что создает предпосылки для перехода от небольшого прироста к максимально возможному.

4. Виргинильная фаза (*v*) характеризуется сформировавшейся удлиненной кроной с отсутствием у лиственницы и сосны сухих боковых ветвей на большей части высоты ствола (до 60%). Происходит фотосинтез, ассимиляция и функционирование меристем в полном объеме. При этом ускоряется рост центрального побега и боковых. Наблюдается формирование значительного количества мощных боковых корней. В конце виргинильной фазы растения переходят в древесный ярус (Смирнова, Бобровский, 2001), появляются мужские и женские стробилы и после опыления первые шишки. Годичный прирост по высоте в южных зонах может достигать 60 см, в северных – до 30 см, по радиусу 0.3–5 мм. (Фардеева, Исламова, 2007; Николаева и др., 2008; Евстигнеев, 2014).

Именно в этой фазе происходит перегиб кривой роста, т.е. достижение максимального значения годичного прироста. Принято считать, что появление первых шишек является пограничным признаком виргинильной и генеративной фаз.

5. Генеративная фаза (*g*). Характерными процессами являются цветение, образование шишек и семян и их распространение на фоне замедления процессов относительного роста. По публикациям многих авторов генеративная фаза начинается от 60 до 100 лет и длится около 200 лет (Каппер, 1954). Характерно для этой фазы уменьшение скорости роста и по высоте, и по диаметру ствола.

6. Фазы старости: субсенильная (SS) и сенильная (S) характеризуются слабым вегетативным ростом, уменьшением образования стробил и созревания шишек.

Таким образом, даже при кратком описании онтогенетических состояний очевидно, что максимальный рост во всех рассматриваемых деревьях находится в виргинильной фазе. Кроме того, между более медленной ювенильной и замедляющейся генеративной и быстрой виргинильной фазами должен быть перегиб (граница). На рисунке 1 приведена типичная кривая прироста, на которой отмечены фазы и места перегиба.

При разработке популяционной матрицы важно знать границы между фазами ювенильной и виргинильной, виргинильной и генеративной, причем не статистические или взятые из справочника, а полученные от модельного дерева исследуемого выделенного участка.

Авторы в своих исследованиях предлагали при обработке временных рядов на основе ДКХ определять границы ювенильной, виргинильной и генеративной фаз путем установления точек перегиба на кривых роста и прироста радиуса $r(t)$ после сглаживания временных рядов авторегрессионным методом. Однако разброс при этом в зависимости от порядка полинома был достаточно велик (около 50%). На рисунках 2–4 приведены усредненные кривые роста лиственницы, сосны и кедра. Они

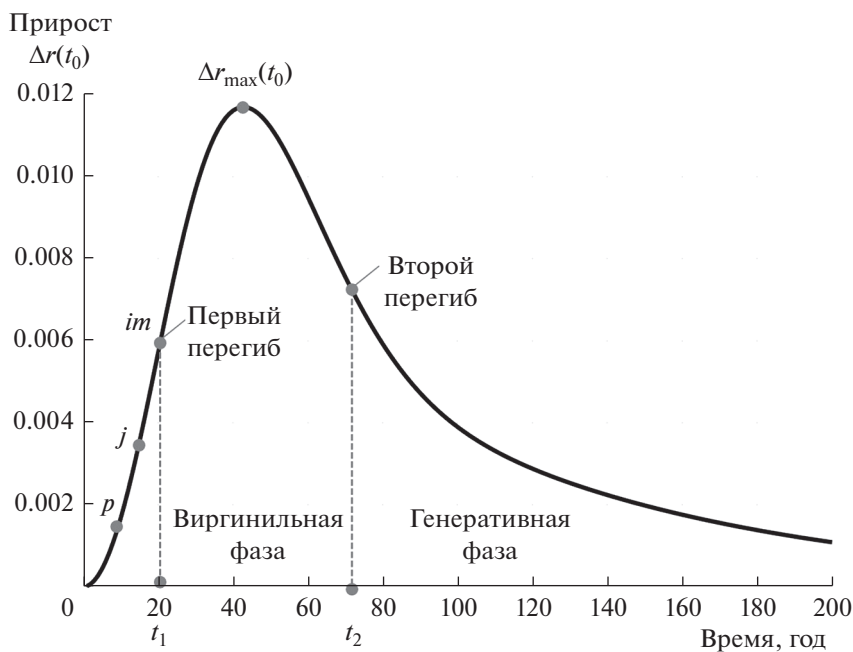


Рис. 1. Типичная кривая прироста радиуса дерева t_1 – первый момент перегиба кривой радиуса дерева, t_2 – второй момент перегиба, p – момент окончания стадии всходов, j – момент окончания ювенильной стадии, im – момент окончания иматурной стадии.

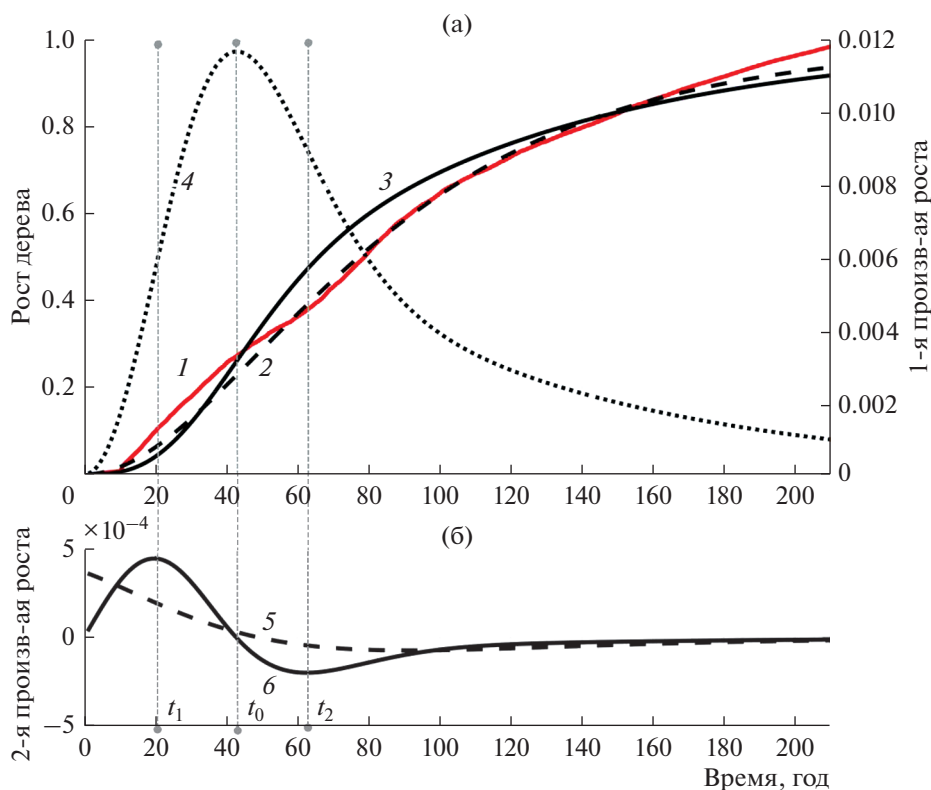


Рис. 2. Кривая роста лиственницы, ее аппроксимация и ее производные первой и второй степени. а – кривая роста лиственницы, ее аппроксимация и первая производная от аппроксимации; б – графики второй производной от аппроксимации. 1 – кривая роста лиственницы, 2 – аппроксимация кривой по функции (1), 3 – аппроксимация кривой по функции (2), 4 – первая производная от аппроксимированной функции (2), 5 – вторая производная от аппроксимированной функции (1), 6 – вторая производная от аппроксимированной функции (2).

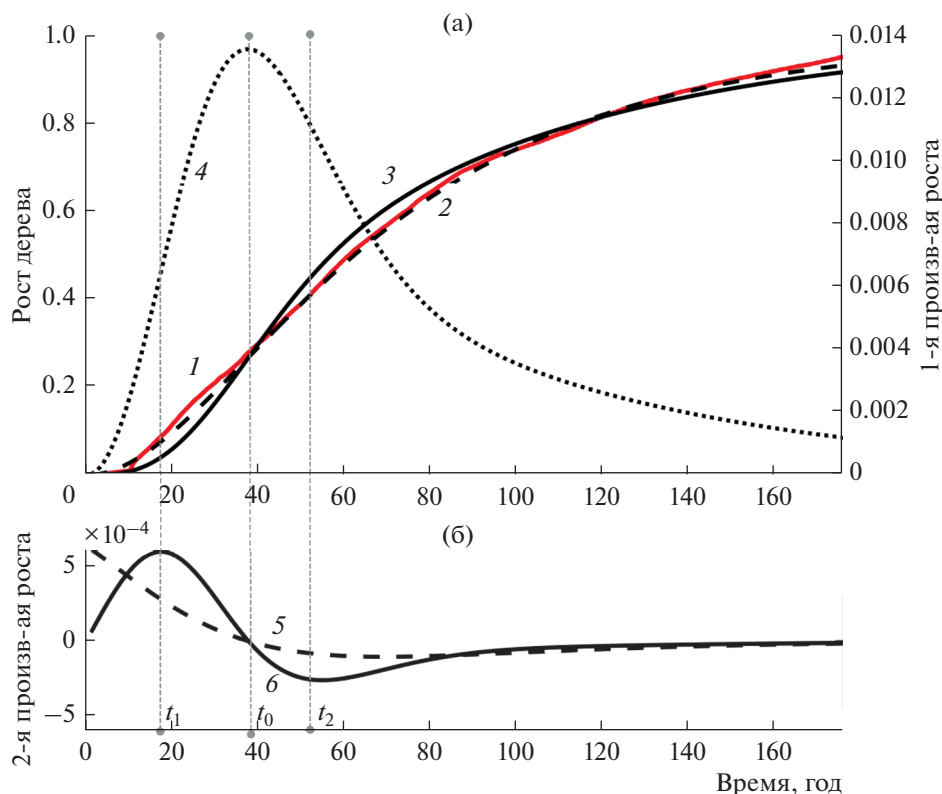


Рис. 3. Кривая роста сосны, ее аппроксимация и ее производные первой и второй степени. а – кривая роста сосны, ее аппроксимация и первая производная от аппроксимации; б – графики второй производной от аппроксимации. 1 – кривая роста сосны, 2 – аппроксимация кривой по функции (1), 3 – аппроксимация кривой по функции (2), 4 – первая производная от аппроксимированной функции (2), 5 – вторая производная от аппроксимированной функции (1), 6 – вторая производная от аппроксимированной функции (2).

показывают, что определить точку перегиба между усиленным ростом и началом замедления на них достаточно сложно.

Нами предложено аппроксимировать усредненную кривую роста известной функцией роста Глокерса, распространенной на деревья, в том числе хвойные (Thomasius, 1963; Лир и др., 1974). Ее нормированный (приведенный к единице) вид выглядит для радиуса ствола дерева следующим образом:

$$r(t) = 1 - e^{-at(1-e^{-ct})}, \quad (1)$$

где $r(t)$ – радиус ствола на отметке 1.3 м, a и c – скоростные показатели роста и замедления соответственно.

Исследования показали, что приведенная функция роста (1) отличается от реальной кривой роста в начале и конце (рис. 2–4) и от кривых, приведенных, например, для хвойного подростка (Нурин, 1958). На рисунках видно, что вторая производная этой кривой (1) не имеет первого максимума. Это создает трудности получения уверенного определения границ.

Для уточнения кривой роста предлагается ввести нелинейность в показатели замедления роста. В этом случае формула (1) будет выглядеть следующим образом:

$$r(t) = 1 - e^{-at(1-e^{-ct^2})}. \quad (2)$$

Раскроем скобки при показателе и запишем в виде удобном для интерпретации:

$$r(t) = 1 - e^{-at+ate^{-ct^2}} = 1 - \frac{e^{ate^{-ct^2}}}{e^{at}} = 1 - \frac{e^{at/e^{ct^2}}}{e^{at}}.$$

Из этого выражения понятно, что второе слагаемое представляет собой относительный (приведенный) рост с показателем, изменяющимся в зависимости от квадрата произведения скорости процесса замедления, отражая влияние не только генеративных функций, но и истощения физиологических возможностей прежнего роста растения.

Аналитическая форма кривой роста (2), полученная путем аппроксимации реальных временных рядов, позволяет более уверенно определить точки перегиба. На кривой роста первая точка пе-

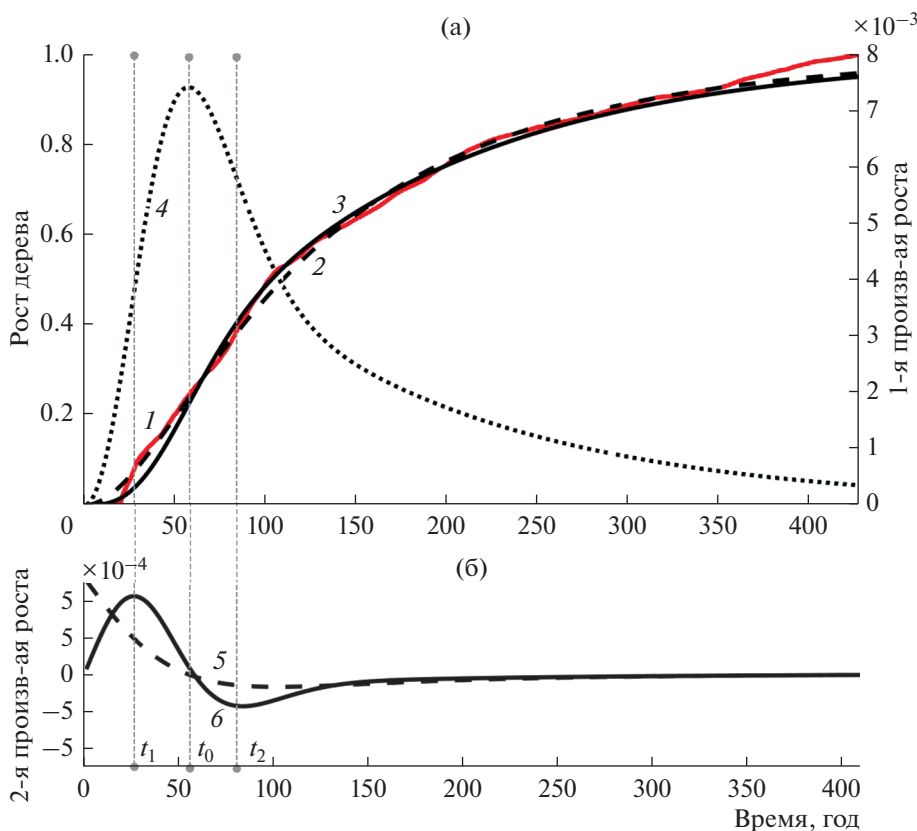


Рис. 4. Кривая роста кедр, ее аппроксимация и ее производные первой и второй степени. а – кривая роста кедр, ее аппроксимация и первая производная от аппроксимации; б – графики второй производной от аппроксимации. 1 – кривая роста кедр, 2 – аппроксимация кривой по функции (1), 3 – аппроксимация кривой по функции (2), 4 – первая производная от аппроксимированной функции (2), 5 – вторая производная от аппроксимированной функции (1), 6 – вторая производная от аппроксимированной функции (2).

региба t_0 определяется по условию $\frac{dr}{dt} = \max$. Кроме того видно, что это соответствует максимуму кривой прироста $\Delta r(t)$. Аналогично, если мы хотим определить перегибы на кривой прироста, что соответствует искомым границам t_1, t_2 , необходимо взять вторую производную $\frac{d^2r(t)}{dt^2}$ от аналитической кривой роста. Первый перегиб будет соответствовать максимуму, второй – минимуму $\frac{d^2r(t)}{dt^2}$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Наиболее распространенными деревьями эдификаторами на севере Западной Сибири являются лиственница, сосна и кедр. В таблице 1 приведены координаты отбора их кернов на территории лесотундры и тайги Ямало-Ненецкого автономного округа.

Из предыдущих исследований авторов известно, что аппроксимация $r(t)$ значительно отклоняется от реального ряда на начальном участке (от 0 до 45 лет) (Цибульский и др., 2016). Это связано с тем, что для получения ДКХ керн берется на уровне 1.3 м и часть возраста не учитывается: для лиственницы и сосны это 10–12 лет, для кедр – 10–20 лет (Норин, 1958; Загреев и др., 1992).

Приведенные на рис. 2–4 кривые дополнены временным интервалом: для лиственницы и сосны он составляет 10 лет, для кедр – 20 лет по линейному закону от 0 до радиуса на отметке 1.3 м.

Как указывалось выше, из рисунков понятно, что во всех трех случаях аппроксимация (1) не позволяет получить временную отметку t_1 так как ее вторая производная не имеет максимума. Напротив, предлагаемая модель (2) и ее вторая производная имеют ярко выраженный максимум в точке t_1 .

Таким образом аппроксимация кривой роста на основе ДКХ по предлагаемой модели (2) позволяет получить численным графоаналитиче-

Таблица 2. Модели роста лиственницы, сосны, кедра и границы онтогенетических состояний

Показатель	Лиственница	Сосна	Кедр
a	0.012	0.014	0.007
c	0.022	0.025	0.017
t_1	20	17	26
t_0	43	37	58
t_2	63	55	83
Модель	$r(t) = 1 - e^{-0,012t(1 - e^{-(0,022t)^2})}$	$r(t) = 1 - e^{-0,014t(1 - e^{-(0,025t)^2})}$	$r(t) = 1 - e^{-0,007t(1 - e^{-(0,017t)^2})}$

a , c – скоростные показатели роста и замедления дерева, t_1 – временная граница ювенильной и виргинильной фаз, t_0 – момент максимального значения роста дерева, t_2 – временная граница виргинильной и генеративной фаз.

Таблица 3. Временные ряды ДКХ лиственницы

Данные по керну	р. Полуи		г. Надым		п. Самбург	
	кern	возраст	кern	возраст	кern	возраст
	Лц 7 – 1.2	1533–2013	Лц 9 – 1.2	1581– 991	Лц 5 – 1.2.3	1503–2014
Лц 6 – 1.2	1542–2013	Лц 25 – 1.2 Лц 27 – 1	1650–1991 1651–1991	Лц 1 – 3.2.1	1557–2014	
Местность	Долина реки лиственнично-брусничный лес 66°20'. 691 с.ш. 67°32'. 12 в.д.		Лиственничник, лиственнично-травяно-пустырничковое редколесье 65°53' с.ш. 72°51' в.д.		Долина р. Пур, разнотравянное лиственничное редколесье 67°00' с.ш. 78°13' в.д.	
t_1	6		24		8	
t_0	15		54		19	
t_2	20		78		27	

t_1 – временная граница ювенильной и виргинильной фаз, t_0 – момент максимального значения роста дерева, t_2 – временная граница виргинильной и генеративной фаз.

ским путем временные границы онтогенетических состояний: ювенильного, виргинильного и генеративного, характерные для данного ландшафта и почвенно-климатических условий. Для выбранных модельных эдификаторов значения коэффициентов a и c и границ фаз ювенильной и виргинильной t_1 и виргинильной и генеративной t_2 и максимального значения роста t_0 сведены в табл. 2.

После получения значений коэффициентов a и c возможно уточнение модели (2). Получение возрастных границ фаз за счет дополнения начальных значений кривой роста уже не по линейному закону, как это было сделано в начале, а по полученному (2). Такое уточнение влияет в основном на первую границу между ювенильной и виргинильной фазами на 1–2 года. В результате появляется реальная возможность разработки и идентификации модели популяции видов-эдификаторов и программного продукта на ее основе и проведения мониторинга устойчивости биоце-

ноза на территории их преобладания. Для этого необходимо:

- 1) Определить выделенный участок леса, отвечающий требованиям для мониторинга состояния.
- 2) Разбить на классы роста и в каждом получить усредненные значения плотности. Построить кривую плотности выделенного участка по возрастам.
- 3) Определить урожайность шишек в определенных возрастных классах и построить кривую урожайности.
- 4) Для уточнения границ ювенильной, виргинильной и генеративной фаз получить kern в трех взаимно перпендикулярных направлениях здорового представителя суперсениальной фазы, усреднить по предложенной методике определить эти границы.
- 5) Составить проекционную матрицу, имея информацию пп. 2 и 4 и определить ее собственное число. Если оно меньше единицы, т.е. попу-

ляция деградирует, если больше, то развивается. Если получать такую информацию, например, каждые 10 или 20 лет, то можно построить траекторию поведения популяции, оценить и прогнозировать устойчивость биоценоза.

В настоящей статье приведено решение задачи по пункту 4.

Для определения разброса значений t_0 , t_1 и t_2 для одного вида (лиственницы) по широтному “ходу” авторы на основе ДКХ полученных С.П. Арефьевым в результате экспедиционных исследований сформировали усредненные модельные деревья для районов долины реки Полуи (г. Салехард, Ямало-Ненецкий автономный округ) и долины реки Пур (п. Самбург, Ямало-Ненецкий автономный округ). Временные ряды также дополнены в начале ряда недостающими значениями в виде линейной зависимости от 0 до первого значения ширины кольца. Номера кернов, район взятия проб и возраст деревьев приведены в таблице 3. Там же приведены значения полученных временных отметок t_0 , t_1 и t_2 . Разброс значений для лиственницы включая таблицу 2 (п. Сидоровск, Ямало-Ненецкий автономный округ) достаточно велик и подтверждает предположение, что для каждой выбранной площадки необходимо определять свои значения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеева Е.В., Кузьмичев В.В. Специфика онтогенеза и индикаторная роль лиственницы сибирской (*Larix Sibirica* Ledeb) в условиях городской среды // Хвойные бореальные зоны. 2007. № 4–5. С. 362–367.
- Березовская Ф.С., Карев Г.П. Моделирование динамики древостоев // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 7–19.
- Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в брянском полевье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77.
- Желдак В.И., Чижов Б.Е., Гаркунов Г.А., Захаров А.И. О лесоводственных мероприятиях в притундровых лесах Западной Сибири // Лесоведение. 2013. № 3. С. 19–29.
- Зареев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З., Гусев Н.Н., Моцнассеев А.Г. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.
- Каннер О.Г. Хвойные породы. Л.: Гослесбумиздат, 1954. 303 с.
- Карев Г.П. Математическая модель роста в светолимитированных древостоях // Журн. общей биологии. 1983. Т. XLIV. № 4. С. 474–479.
- Карев Г.П. Структурные модели лесных экосистем // Сибирский Экологический журн. 1995. № 4. С. 381–396.
- Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.
- Кузнецов В.И. Динамические системы в задачах вычислительной экологии леса. М.: Политбук Мультимедия, 2006. 111 с.
- Куль К., Оя Т. Структура физиологических моделей роста деревьев // Известия АН ЭССР. Биология, 1984. Т. 33. Выпуск 1. С. 33–40.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.Н. Физиология древесных растений / Пер. с немецкого Н. В. Лобанова. М.: Лесн. пром-сть, 1974. с. 423 с.
- Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сиринов А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.
- Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез кедров сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 3(4). С. 24–34.
- Норин Б.Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.: Л.: АН СССР, 1958 Вып. 3. С. 154–244.
- Носова Л.М., Тихонова Е.В., Леонова Н.Б. Воздействие деревьев-эдификаторов на биологическое разнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2005. № 4. С. 40–48.
- Петровский В.С. Математические модели лиственничных стволов, их точность и применение. // Лиственница. Красноярск: Изд-во СТИ, 1968. Т. 3. С. 76–85.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биогеоценологии // Журн. общей биологии. 1993. Т. 54. № 3. С. 438–448.
- Уланова Н.Г., Демидова А.Н., Клочкова И.Н., Логофет Д.О. Структура и динамика популяций вейника седеющего *calatagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общей биологии. Т. 63. № 6. С. 509–521.
- Фардеева М.В., Исламова Г.Р. Особенности популяционной организации древесных видов хвойно-широколиственных лесов // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. 2007. № 2–3(9–10). С. 112–121.
- Хильми Г.Ф. Теоретическая биофизика леса. М.: Издво. АН ССР, 1957. 206 с.
- Цибульский В.Р., Коновалов А.А., Арефьев С.П. Кривые хода роста и прироста хвойных деревьев на севере Западной Сибири // Вестник ТюмГУ. Экология и природопользование. Т. 2. № 3. С. 59–69.
- Евстигнеев О.И., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. V. 1. № 2. P. 1–31.
- Soukhovolsky V., Ivanova Y. Modeling Production Processes in Forest Stands: An Adaptation of the Solow Growth Model // Forests. 2018. № 9. P. 391–403.
- Thomasius H. Untersuchungen über die Brauchbarkeit einiger Wachstumgrößen von Bäumen und Beständen für die quantitative Standortsbewertung // Archiv Forst. 1963. Bd. 12. H 12. S. 1267–1323.

Determining the Transition between the Ontogenetic States of Larch, Pine and Cedar in Northern Taiga of Western Siberia

V. R. Tsibul'skiy^{1,*}, I. G. Solov'ev^{1,2}, D. V. Moskovchenko^{1,3}, and D. A. Govorkov^{1,2}

¹*Institute of the Problems of Northern Development, Siberian Branch of the RAS, Malygina st., 86, Tyumen, 625026 Russia*

²*Tyumen Industrial University, Volodarskogo st., 38, Tyumen, 625000 Russia*

³*Tyumen State University, Volodarskogo st., 6, Tyumen, 625000 Russia*

*E-mail: v-tsib@yandex.ru

To assess the changes in biodiversity at the species level, a dynamic model of the edifiers population is required, which determines the corresponding biome of the territory. The article proposes an analytical method for determining the age boundaries between juvenile and virginal, virginal and generative ontogenetic states of coniferous trees, which are important in identifying population models. The method for determining the indicated boundaries is based on the Tomasius growth function, which is applicable both for volumetric estimates and for the height and diameter of trees. In our case, it describes the radial growth at the height of 1.3 m as the most accessible parameter when carrying out field observations. This function is a symmetrical sigmoid, which does not correspond to real growth data for conifers. To eliminate this drawback, it is proposed to introduce nonlinearity into the power exponent of the model. The model was identified by successive approximations of the model and growth curves obtained as averaging of real time series based on annual ring chronologies of the edifier trees of the northern taiga of Western Siberia: larch, pine and cedar. Previously, the authors tested a method for determining the desired boundaries of ontogenetic states at the moments when the second and third derivatives of the growth curves, specified in the form of third and fourth degree polynomials and obtained on the basis of statistical processing of real data, were equal to zero. In this case, it is proposed to determine the boundaries by functions that have a biophysical meaning, i.e. survival and fertility or growth and inhibition. In addition, the boundaries are determined by the second derivative of the growth curve when it reaches a maximum in the first case, and a minimum in the second. This makes it much easier to understand and get results. The article presents averaged growth curves of larch, pine and cedar for areas near the villages of Sidorovsk, Vyngapur, Krasnosel'kup and Tol'ka (Yamalo-Nenets Autonomous Region), as well as timestamps of the boundaries of the studied ontogenetic states and the coefficients of the models for them.

Keywords: coniferous trees, ontogenetic states, boundaries, determination, models.

Acknowledgements: The study was carried out according to the plan of scientific research of TRC SB RAS of 2018–2020 (0371-2018-0032).

REFERENCES

- Avdeeva E.V., Kuz'michev V.V., Spetsifika ontogeneza i indikatornaya rol' listvennitsy sibirskoi (*Larix Sibirica* Ledeb) v usloviyakh gorodskoi sredy (The specifics of ontogeny and the indicator role of Siberian larch (*Larix Sibirica* Ledeb) in the urban environment), *Khvoynye boreal'nye zony*, 2007, No. 4–5, pp. 362–367.
- Berezovskaya F.S., Karev G.P., Modelirovanie dinamiki drevostoev (Modeling of Forest Dynamics), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 7–19.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Ontogenetic stages of tress: an overview, *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1(2), pp. 1–31.
- Evstigneev O.I., Polivariantnost' sosny obyknovnoy v Bryanskom poles'e (Ontogenesis polyvariancy of Scotch pine in Bryansk Polesia), *Lesovedenie*, 2014, No. 2, pp. 69–77.
- Fardeeva M.V., Islamova G.R., Osobennosti populyatsionnoi organizatsii drevesnykh vidov khvoino-shirokolistvennykh lesov (The peculiarities of the population of arboretum' organization of deciduous-coniferous woods), *Vestnik Tatarskogo gosudarstvennogo gumanitarno-pedagogicheskogo universiteta*, 2007, No. 2–3(9–10), pp. 112–121.
- Kapper O.G., *Khvoynye porody* (Coniferous species), Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1954, 303 p.
- Karev G.P., Matematicheskaya model' rosta v svetolimitirovannykh drevostoyakh (Mathematical model of growth in light-limiting tree stands), *Zhurnal obshchei biologii*, 1983, Vol. XLIV, No. 4, pp. 474–479.
- Karev G.P., Strukturnye modeli lesnykh ekosistem (Structural models of forest ecosystems), *Sibirskii Ekologicheskii zhurnal*, 1995, No. 4, pp. 381–396.
- Khil'mi G.F., *Teoreticheskaya biofizika lesa* (Theoretical biophysics of the forest), Moscow: Izdvo. AN SSR, 1957, 206 p.
- Kolobov A.N., Modelirovanie prostranstvenno-vremennoi dinamiki drevesnykh soobshchestv: individual'no-orientirovannyi podkhod (Modeling of spatiotemporal dynamics of the wooden communities: individually aligned approach), *Lesovedenie*, 2014, No. 5, pp. 72–82.
- Kramer P.D., Kozlovskii T.T., *Fiziologiya drevesnykh rastenii* (Physiology of woody plants), M.: Lesnaya promyshlennost', 1983, 462 p.
- Kull' K., Oya T., Struktura fiziologicheskikh modelei rosta derev'ev (Dynamic modelling of tree growth), *Izvestiya AN ESSR. Biologiya*, 1984, Vol. 33, No. 1, pp. 33–40.
- Kuznetsov V.I., *Dinamicheskie sistemy v zadachakh vychislitel'noi ekologii lesa* (Dynamical systems in problems of computational forest ecology), M.: Politbuk Mul'timediya, 2006, 111 p.

- Lir K., Pol'ster G., Fidler G.I., *Fiziologiya drevesnykh rastenii* (Trees physiology), M.: Lesnaya prom-st', 1974, 423 p.
- Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen' A.M., Onuchin A.A., Sirin A.A., Gagarin Y.N., Bartalev S.A., *Prioritetnye napravleniya razvitiya lesnoi nauki kak osnovy ustoychivogo upravleniya lesami* (Research priorities in forest science – the basis of sustainable forest management), *Lesovedenie*, 2015, No. 4, pp. 243–254.
- Nikolaeva S.A., Velisevich S.N., Savchuk D.A., *Ontogenez kedra sibirskogo v usloviyakh Ket'-Chulym'skogo mezhdurech'ya* (Ontogeny of siberian stone pine in the Ket-Chulym divide), *Vestnik Tom'skogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2008, No. 3, pp. 24–34.
- Norin B.N., *K poznaniyu semennogo i vegetativnogo vozobnovleniya drevesnykh porod v lesotundre* (Understanding seed and vegetative recovery of tree species in forest-tundra), In: *Rastitel'nost' Krainego Severa i ee osvoenie (Vegetation of High Arctic: the exploration)* Moscow-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1958, Vol. 3, pp. 154–244.
- Nosova L.M., Tikhonova E.V., Leonova N.B., *Vozdeistvie derev'ev-edifikatorov na biologicheskoe raznoobrazie lesnykh ekosistem* (The effects of tree edificators on biological diversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2005, No. 4, pp. 40–48.
- Petrovskii V.S., *Matematicheskie modeli listvennichnykh stvolov, ikh tochnost' i primeneniye* (Mathematical models of larch trunks, their accuracy and application), In: *Listvennitsa* (Larch), Krasnoyarsk: Izd-vo STI, 1968, Vol. 3, pp. 76–85.
- Smirnova O.V., Bobrovskii M.V., *Ontogenez dereva i ego otrazhenie v strukture i dinamike rastitel'nogo i pochvennogo pokrova* (Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers), *Ekologiya*, 2001, No. 3, pp. 177–181.
- Smirnova O.V., Zaigol'nova L.B., Popadyuk R.V., *Populyatsionnaya kontseptsiya v biotsenologii* (The concept of population in biocoenology), *Zhurnal obshchei biologii*, 1993, Vol. 54, No. 4, pp. 438–448.
- Soukhovolsky V., Ivanova Y., *Modeling Production Processes in Forest Stands: An Adaptation of the Solow Growth Model*, *Forests*, 2018, Vol. 9, No. 7, pp. 391.
- Svirezhev Y.M., Logofet D.O., *Ustoychivost' biologicheskikh soobshchestv* (Sustainability of biological communities), M.: Nauka, 1978, 352 p.
- Thomasius H., *Untersuchungen über die Brauchbarkeit einiger Wachstumsgrößen von Bäumen und Beständen für die quantitative Standortsbewertung*, *Archiv Forst*, 1963, Vol. 12, No. 12, pp. 1267–1323.
- Tsibul'skii V.R., Kononov A.A., Aref'ev S.P., *Krivye khoda rosta i prirosta khvoynykh derev'ev na severe Zapadnoi Sibiri* (Restoration of age and gain curves in the tree-ring chronologies of coniferous plants in the north of the Western Siberia), *Vestnik TyumGU. Ekologiya i prirodopol'ovanie*, 2016, Vol. 2, No. 3, pp. 59–69.
- Ulanova N.G., Demidova A.N., Klochkova I.N., Logofet D.O., *The structure and dynamics of a woodreed Calamagrostis canescens population: a modelling approach*, *J. General Biology*, 2002, Vol. 63, No. 6, pp. 509–521.
- Zagreev V.V., Sukhikh V.I., Shvidenko A.Z., Gusev N.N., Moshkalev A.G., *Obshchesoyuznye normativy dlya taksatsii lesov* (All-Union norms of forest taxation), M.: Kolos, 1992, 494 p.
- Zheldak V.I., Chizhov B.E., Garkunov G.A., Zakharov A.I., *O lesovodstvennykh meropriyatiyakh v pritundrovyykh lesakh Zapadnoi Sibiri* (On silvicultural practice in near-tundra forests of Western Siberia), *Lesovedenie*, 2013, No. 3, pp. 19–29.

УДК 574.24

СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ В ГОРОДСКОЙ СРЕДЕ НАБЕРЕЖНЫХ ЧЕЛНОВ

© 2021 г. И. Л. Бухарина^а, *, И. И. Гибадулина^б

^аУдмуртский государственный университет, ул. Университетская, 1, Ижевск, 426034 Россия

^бКазанский (Приволжский) федеральный университет, ул. Казанская, 89, Елабуга, 423600 Россия

*E-mail: buharin@udmlink.ru

Поступила в редакцию 24.10.2017 г.

После доработки 16.03.2019 г.

Принята к публикации 06.06.2020 г.

В статье приведены результаты изучения содержания и динамики фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов) и морфологических показателей листьев липы мелколистной в разных экологических типах городских насаждений, а также в связи с микроклиматическими особенностями локальных мест произрастания растений. Исследования проведены в г. Набережные Челны – одном из ведущих центров машиностроения России, где градообразующим предприятием является ПАО «Камский автомобильный завод». Липа мелколистная широко используется в озеленении города. Результаты исследований показали, что абиотические (микроклиматические) условия локальных мест произрастания в городских насаждениях могут оказывать существенное влияние на процессы синтеза фотосинтетических пигментов у липы мелколистной и, как следствие, формирование устойчивости растений в городской среде. Но в городских посадках в условиях наиболее интенсивной техногенной нагрузки отличий в содержании обеих форм хлорофилла и каротиноидов в листьях липы мелколистной в связи с локальными микроклиматическими условиями мест произрастания не установлено, в отличие от парковых и защитных насаждений. Показатель площади поверхности листовой пластинки имел достоверные различия, с учетом локальных условий мест произрастания, за исключением магистральных посадок, испытывающих наибольшую техногенную нагрузку. Скорее всего, в условиях техногенного стресса роль микроклиматических условий не так значительно проявляется по сравнению с влиянием загрязняющих веществ при синтезе фотосинтетических пигментов и процессах роста листа.

Ключевые слова: фотосинтетические пигменты, хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, каротиноиды, толщина листа, липа мелколистная, санитарно-защитная зона промышленных предприятий, магистральные посадки, микроклиматические локальные условия, места произрастания.

DOI: 10.31857/S0024114820060029

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях является одним из параметров оценки функционального состояния древесных растений. Большое число публикаций посвящено вопросу влияния абиотических (Оскорбина и др., 2010; Воскресенская и др., 2014; Загирова, 2014; Малина и др., 2015), биотических (Golani et al., 2015; Bukharina et al., 2016) и антропогенных факторов (Бикмуллин и др., 2009; Васильева, Зайцев, 2010; Степень, Есякова, 2010; Цандекова, Неверова, 2010; Chauhan, 2010; Бухарина и др., 2012; Глібовицька, 2014; Bukharina et al., 2014; Овечкина, Шаяхметова, 2015; Яшин, Зайцев, 2015; Bukharina et al., 2015; Maiti et al., 2016; Shariat et al., 2016) окружающей среды на содержание хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов в ассимиляционном аппарате хвойных и лиственных пород деревьев.

Известно, что в условиях техногенной среды содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b*) в листьях древесных и травянистых растений снижается, а содержание каротиноидов, наоборот, увеличивается (Сейдафаров, 2008; Чупахина и др., 2012; Bukharina et al., 2014; Ростунов, Кончина, 2016). Следует отметить, что в содержании фотосинтетических пигментов в листьях древесных растений имеется определенная разница по годам при изменении температур и влажности воздуха: в засушливый год содержание каротиноидов к концу вегетационного периода возрастает, в год с достаточным увлажнением – снижается (Малина и др., 2015). При изучении влияния загрязнений на динамику содержания фотосинтетических пигментов в листьях растений исследователи, как правило, не учитывают

абиотические (микrokлиматические) особенности условий локальных мест произрастания, связанных, например, со строением подстилающей поверхности, в частности, с особенностями микрорельефа местности и т.д. Однако большая роль в способности преодолевать физиологический стресс и повышенную загазованность отводится микrokлиматическим и эдафическим факторам среды (Хвостова и др., 2008). В связи с вышеизложенным целью настоящей работы состояла в изучении связи абиотических (микrokлиматических) условий локальных мест произрастания и содержания фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной в условиях техногенной среды (на примере г. Набережные Челны).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В течение вегетационного периода (июнь – август) изучена динамика содержания хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов в листьях липы мелколистной, произрастающей в насаждениях различных категорий г. Набережные Челны (парковые насаждения, посадки санитарно-защитных зон (СЗЗ) промышленных предприятий, магистральные посадки). Исследования проводили по общепринятым методикам изучения лесных насаждений (Сукачев, 1966). В изучаемых районах регулярным способом заложили по 2 пробные площади (пр. пл.) в каждом типе насаждений (размером не менее 0,25 га в зависимости от площади и конфигурации типа насаждения). При закладке пробных площадей выбирали места, максимально различающиеся строением подстилающей поверхности, характером и степенью увлажнения почв, относительными и абсолютными высотами, формами и элементами рельефа, особенностями микрорельефа. Изучение микrokлимата пробных площадей проводили при теплой (не ниже среднемесячных показателей температуры воздуха для данной местности) ясной и тихой (0–1 балла по шкале Бофорта) погоде, так как в подобных условиях отмечаются наиболее резкие различия в микrokлиматах вследствие наиболее сильного влияния строения подстилающей поверхности и ее радиационных характеристик (Гудрий и др., 1993). Наблюдения за температурой и влажностью воздуха, атмосферным давлением проводили на высоте 1,5 м над поверхностью земли, в связи с доступностью для непосредственных отсчетов и расположением на данной высоте листьев нижней формации. Наблюдения проводили согласно общепринятой методике в дневные часы около полудня (12–13 ч) (Сапожникова, 1950). Температуру почвы измеряли на ее поверхности в трехкратной повторности в период наименьших изменений температуры, т.е. при минимальных (6–7 ч) и максимальных (16–17 ч) значениях. Среднюю суточную температуру при указанных

сроках наблюдений вычисляли как среднюю арифметическую этих двух значений.

В пределах пробных площадей методом конверта провели отбор почвенных проб (Методические ..., 1999) и анализ агрохимических свойств почвы (Практикум ..., 1987).

Для анализа содержания фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной отобраны учетные особи средневозрастного генеративного и хорошего (или удовлетворительного) жизненного состояния. Пробы срединных (ассимилирующих) листьев на годичных побегах брали с помощью секатора на шесте со средней части кроны одиноко стоящих деревьев с южной стороны (световые листья). Трехжды в течение вегетации (июнь, июль, август) определяли содержание хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов, используя спектрофотометрический метод (Гавриленко и др., 1975). Измерения проводили на спектрофотометре ПЭ-5400УФ (Россия, ООО “Экохим”) в 100%-й ацетоновой вытяжке при максимумах поглощения, составляющих 662 и 644 нм для хлорофилла *a* и *b* соответственно, и 440,5 нм – для каротиноидов. Для определения содержания каротиноидов в суммарной вытяжке пигментов использовали формулу Веттштейна:

$$C_a \left(\frac{\text{МГ}}{\text{Л}} \right) = 9.784 D_{662} - 0.990 D_{644}, \quad (1)$$

$$C_b \left(\frac{\text{МГ}}{\text{Л}} \right) = 21.426 D_{644} - 4.650 D_{662}, \quad (2)$$

$$C_{a+b} \left(\frac{\text{МГ}}{\text{Л}} \right) = 5.134 D_{662} + 20.436 D_{644}, \quad (3)$$

$$C_{car} \left(\frac{\text{МГ}}{\text{Л}} \right) = 4.695 D_{440.5} - 0.268 C_{a+b} \left(\frac{\text{МГ}}{\text{Л}} \right), \quad (4)$$

где C_a , C_b , C_{car} – концентрация хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов соответственно (мг/л); D_{662} , D_{644} , $D_{440.5}$ – оптическая плотность вытяжки при 662, 644 и 440,5 нм (максимумы поглощения хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов соответственно).

С целью пересчета содержания пигментов на массу сухого вещества определяли влажность листьев липы мелколистной.

Сбор образцов (со всех учетных особей в утренние часы) и анализы содержания фотосинтетических пигментов проводили в один день.

Площадь листовой поверхности определяли контурно-весовым методом (Федорова, Никольская, 2001), толщину листовой пластины с помощью окуляр-микрометра на стереоскопическом микроскопе МБС-10 (Борзенкова, Храмцова, 2006). Для анализа использовали не менее 50 листьев с каждой пробной площади.

Математическую обработку материалов провели с применением статистического пакета “Sta-

tistica 10". Для интерпретации полученных материалов использовали дисперсионный многофакторный анализ (при последующей оценке различий методом множественного сравнения LSD-test).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Набережные Челны – один из ведущих центров машиностроения России. Основным градообразующим предприятием является ПАО “Камский автомобильный завод”. Уровень загрязнения атмосферы в городе меняется по годам и характеризуется от “высокого” до “низкого” (2011–2013 гг. – “высокий”, 2014 г. – “повышенный”, 2015–2017 гг. – “низкий”). Отмечается превышение уровня ПДК по формальдегиду (в 2015 г. – в 1.3 раза), диоксиду азота, фенолу, аммиаку (Государственный ..., 2016).

Видовой состав и патологические признаки древесных растений на исследуемой территории были проанализированы в более ранних работах авторов (Гибадулина и др., 2014; Бухарина, Гибадулина, 2015; Prokhorov et al., 2016).

В качестве зоны условного контроля выбрана территория национального парка “Нижняя Кама” (Челнинское лесничество, в 10 км севернее границы г. Набережные Челны). Агрохимический анализ показал, что почва в парке имеет слабощелочную реакцию ($pH_{KCl} = 7.2$), среднее содержание органического вещества (5.3%), повышенное содержание подвижного фосфора (115.4 мг кг⁻¹), высокое содержание обменного калия (210 мг кг⁻¹) и нитратных форм азота (405 мг кг⁻¹), низкое содержание аммонийных форм азота (8.3 мг кг⁻¹). Влажность почвы составляет 33.0%, плотность – 1.18 г см⁻³.

Насаждения С33 промышленных предприятий расположены на территории Кузнечного завода ПАО “КамАЗ”. Почва в насаждениях имеет слабокислую реакцию ($pH_{KCl} = 6.7$), среднее содержание органического вещества (5.5%), очень высокое содержание подвижного фосфора (326 мг кг⁻¹), высокое содержание обменного калия – (245 мг кг⁻¹) и нитратных форм азота (247 мг кг⁻¹), а содержание аммонийных форм азота – низкое (14.9 мг кг⁻¹), влажность почвы составляет 14.3%, плотность – 1.22 г см⁻³.

В качестве магистральных посадок выбраны насаждения вдоль проспекта Х. Туфана и Автодороги № 1 в г. Набережные Челны. Почвы в этих насаждениях имеют слабощелочную реакцию ($pH_{KCl} = 7.4$), низкое содержание органического вещества (4.12%), повышенное содержание подвижного фосфора (144.5 мг кг⁻¹), высокое содержание обменного калия (503 мг кг⁻¹) и нитратных форм азота (247 мг кг⁻¹), низкое содержание ам-

монийных форм азота (14.9 мг кг⁻¹). Почва имела влажность 13.7% и плотность 1.29 г см⁻³.

В течение вегетационного периода была изучена динамика содержания хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов в листьях липы мелколистной. Результаты обработаны методами многофакторного дисперсионного анализа.

Анализ результатов выявил существенность влияния условий места произрастания ($P = 9.99 \times 10^{-16}$), сроков вегетации ($P = 5.13 \times 10^{-4}$), а также их взаимодействия ($P \leq 3.07 \times 10^{-2}$) на содержание хлорофилла *a* в листьях липы мелколистной.

Выявлены особенности динамики содержания данного пигмента в разных типах насаждений. В зоне условного контроля содержание хлорофилла *a* в листьях к концу сезона достоверно увеличивается (0.82 мг г⁻¹ сух. вещества при $P = 2.04 \times 10^{-2}$) по сравнению с июнем (0.76 мг г⁻¹ сух. вещества). В насаждениях С33 промышленных предприятий и примагистральных посадок, наоборот, наблюдается достоверное снижение содержания пигмента к окончанию периода активной вегетации (на 0.14 мг г⁻¹ сух. вещества при $P < 0.05$). При этом следует отметить, что в условиях магистральных посадок достоверное снижение содержания хлорофилла *a* обнаруживается уже в июле.

Для оценки особенностей влияния на фотосинтетический аппарат липы мелколистной не только уровня загрязнения, но и в связи с микроклиматическими условиями локальных мест произрастания растений, в каждой категории насаждений были выделены по две пробные площади (пр. пл. 1 и 2), отличающиеся строением подстилающей поверхности, и, следовательно, параметрами микроклимата (температура воздуха и почвы, влажность воздуха).

Параметры микроклиматических условий произрастания липы мелколистной в насаждениях зоны условного контроля представлены на рис. 1а: на пр. пл. 1 отмечаются относительно более высокие показатели температуры воздуха и почвы, а также более низкая относительная влажность воздуха, по сравнению с пр. пл. 2. Анализ результатов показал, что в содержании хлорофилла *a* в листьях липы мелколистной на пробных площадях с разными микроклиматическими условиями (контрольные насаждения) в июне достоверно значимых отличий не наблюдается, а в июле в условиях пр. пл. 1 (на 0.06 мг г⁻¹ сух. вещества) и августе (на 0.19 мг г⁻¹ сух. вещества) содержание хлорофилла *a* в листьях достоверно выше по сравнению с пр. пл. 2 (наименьшая статистическая разница значений при $P < 0.05$ (НСР₀₅) = 0.04 мг г⁻¹ сух. вещества) (табл. 1).

Параметры микроклиматических условий произрастания липы мелколистной в насаждениях С33 промышленных предприятий представлены

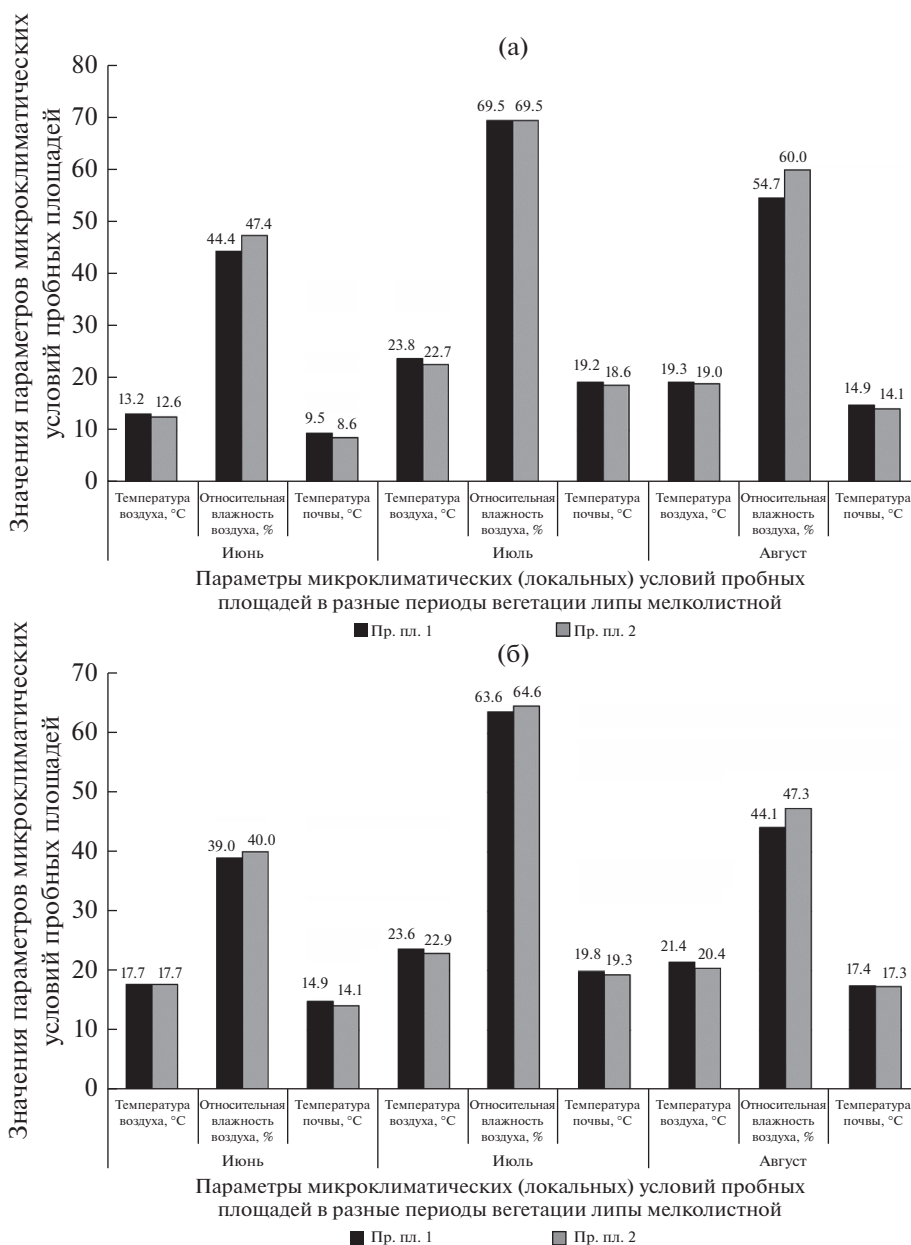


Рис. 1. Микроклиматические (локальные) условия (а – парковые насаждения (зона условного контроля), б – насаждения СЗЗ промышленных предприятий, в – магистральные посадки) пробных площадей (1 – пр. пл. 1, 2 – пр. пл. 2) в разных типах насаждений г. Набережные Челны.

на рис. 1б: пр. пл. 1 характеризуется более высокими показателями температуры воздуха и почвы, а также более низкими показателями влажность воздуха по сравнению с пр. пл. 2. В этих насаждениях в начале активной вегетации особи, произрастающие на разных пробных площадях, аналогично контрольным насаждениям, не имели достоверно значимой разницы по содержанию хлорофилла *a*. Однако в июле и августе значение показателя в условиях пр. пл. 1 было достоверно ниже, чем на пр. пл. 2 (соответственно на 0.11 и 0.08 при $НСР_{05} = 0.04$ мг г⁻¹ сух. вещества). Отме-

чены и особенности динамики показателя. На пр. пл. 1 отмечено достоверное снижение содержания пигмента (в июле – на 0.05, в августе – на 0.17 мг г⁻¹ сух. вещества при $НСР_{05} = 0.04$ в сравнение с июнем), тогда как на пр. пл. 2 в июле содержание пигмента достоверно не изменялось, и снижение показателя отмечено лишь в августе (на 0.11 мг г⁻¹ сух. вещества) (табл. 1).

Таким образом, в условиях насаждений СЗЗ промышленных предприятий относительно более низкие показатели температуры воздуха и

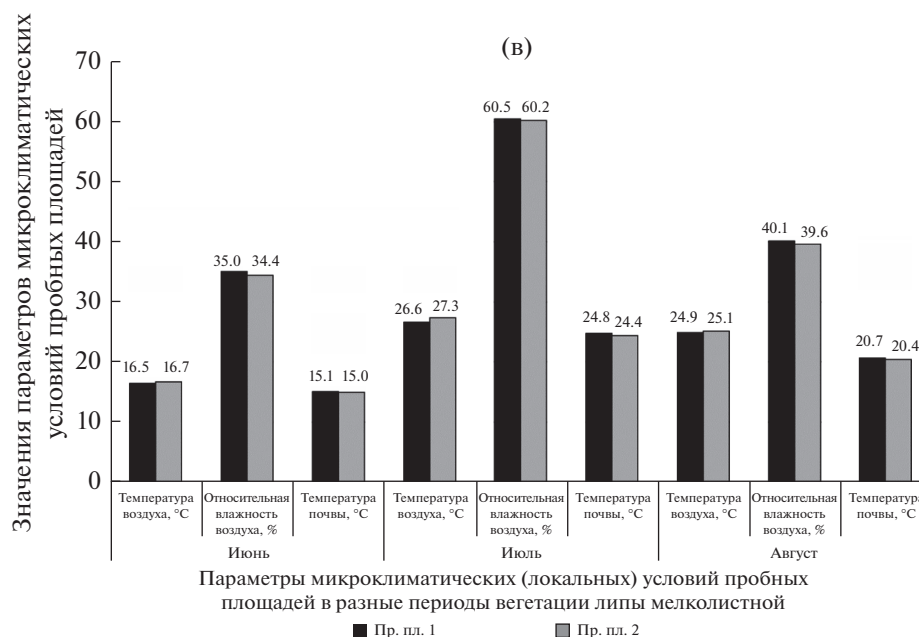


Рис. 1. Окончание

почвы, а также повышенная относительная влажность воздуха оказались благоприятны для липы мелколистной и способствовали большей устойчивости растений к действию загрязняющих веществ.

В примагистральных посадках на пр. пл. 1 (расположена ниже уровня дорожного полотна на Автодороге № 1) отмечены более высокие показатели влажности воздуха и температуры почвы, а температура воздуха имела более низкие значения по сравнению с пр. пл. 2 (ул. Х. Туфана) (рис. 1в). В условиях примагистральных посадок не выявлено статистически значимых различий в содержании хлорофилла *a* у особей, произраста-

ющих на разных пробных площадях, ни в один из сроков наблюдений. Хотя в течение активной вегетации растений отмечалось снижение содержания пигмента в листьях (табл. 1): в июле — на 0.10 и 0.11 мг г⁻¹ сух. вещества, в августе — на 0.13 и 0.14 мг г⁻¹ сух. вещества (при НСР₀₅ = 0.04) в сравнение с июнем (на пр. пл. 1 (0.69 мг г⁻¹ сух. вещества) и пр. пл. 2 (0.68 мг г⁻¹ сух. вещества) соответственно). Таким образом, нами не установлено отличий в содержании хлорофилла *a* в связи с локальными микроклиматическими особенностями мест произрастания растений в условиях наиболее интенсивной техногенной нагрузки крупнейших магистралей города.

Таблица 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной, произрастающей в насаждениях г. Набережные Челны*

Категория насаждений	Пробная площадь	Фотосинтетические пигменты								
		хлорофилл <i>a</i>			хлорофилл <i>b</i>			каротиноиды		
		июнь	июль	август	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Парковые насаждения (зона условного контроля)	1	0.76	0.80	0.92 **	0.29	0.28	0.24**	0.23	0.22	0.23
	2	0.75	0.74***	0.73	0.29	0.24**	0.26**	0.23	0.21	0.20**
Насаждения санитарно-защитной зоны промышленных предприятий	1	0.61	0.56**	0.44 **	0.22	0.25**	0.20	0.19	0.16**	0.14**
	2	0.63	0.67	0.52 **	0.25	0.31**	0.21**	0.22	0.22	0.15**
Магистральные посадки	1	0.69	0.58**	0.56 **	0.25	0.26	0.23	0.21	0.17**	0.16**
	2	0.68	0.58**	0.54 **	0.24	0.26	0.25	0.21	0.17**	0.17**
НСР ₀₅		0.04			0.02			0.02		

Примечание. * В мг г⁻¹ сух. вещества. ** Достоверные различия в июле, августе по сравнению с июнем. *** Жирным шрифтом выделены достоверные различия в насаждениях по сравнению с пр. пл. 1.

Дисперсионный многофакторный анализ полученных результатов выявил существенность влияния условий места произрастания ($P = 4.68 \times 10^{-6}$), микроклиматических условий пробных площадей ($P = 3.13 \times 10^{-2}$), сроков вегетации ($P = 5.91 \times 10^{-8}$), а также их взаимодействия ($P \leq 1.74 \times 10^{-3}$) на содержание хлорофилла *b* в листьях липы мелколистной.

У липы мелколистной в насаждениях СЗЗ промышленных предприятий по сравнению с зоной условного контроля содержание хлорофилла *b* достоверно ниже в июне (на 0.06 мг г^{-1} сух. вещества, при $P = 2.04 \times 10^{-7}$) и в августе (на 0.04 мг г^{-1} сух. вещества, при $P = 1.45 \times 10^{-6}$), но достоверно выше в июле (на 0.02 мг г^{-1} сух. вещества, при $P = 4.48 \times 10^{-2}$). В магистральных посадках достоверные различия в содержании хлорофилла *b* по сравнению с насаждениями зоны условного контроля отмечаются лишь в июне (ниже на 0.04 мг г^{-1} сух. вещества, при $P = 1.6 \times 10^{-5}$).

Динамика хлорофилла *b* в листьях липы мелколистной в разных категориях насаждений в течение вегетационного сезона имела особенности (табл. 1): в условиях зоны условного контроля наблюдалось достоверное снижение содержания хлорофилла *b* в листьях (с 0.29 до 0.25 мг г^{-1} сух. вещества при $P = 1.49 \times 10^{-4}$), в насаждениях СЗЗ промышленных предприятий содержание пигмента в середине сезона вегетации достоверно повышалось (на 0.02 при $P = 3.74 \times 10^{-6}$), затем снижалось (на 0.02 при $P = 9.48 \times 10^{-4}$), а в магистральных посадках достоверно значимых различий в содержании хлорофилла *b* в течение вегетационного сезона не выявлено.

При анализе результатов с учетом локальных условий произрастания растений отмечено, что в насаждениях зоны условного контроля различия между пр. пл. 1 и 2 отмечены лишь в июле: на пр. пл. 2 отмечалось более низкое содержание хлорофилла *b* (на 0.04 мг г^{-1} сух. вещества, при $\text{НСР}_{05} = 0.02$). Выявлены достоверные отличия и в динамике показателя. В условиях пр. пл. 1 отмечалось снижение содержания хлорофилла *b* (в сравнении с июнем – на 0.05 мг г^{-1} сух. вещества, при $\text{НСР}_{05} = 0.02 \text{ мг г}^{-1}$ сух. вещества). В условиях пр. пл. 2 отмечалось снижение содержания пигмента в июле, а в августе – его повышение.

В насаждениях СЗЗ промышленных предприятий достоверно более высокие показатели содержания хлорофилла *b* в листьях выявлены в условиях пр. пл. 2 в июне и в июле (соответственно на 0.03 и 0.06 мг г^{-1} сух. вещества, при $\text{НСР}_{05} = 0.02$) по сравнению с пр. пл. 1. Следует отметить, что в условиях обеих пробных площадей динамика содержания пигментов была схожа: коли-

чество хлорофилла *b* к июлю существенно повышается, а затем снижается.

В магистральных посадках выявить существенные отличия по данному показателю у особей, произрастающих на разных пробных площадях, ни в один из сроков наблюдений не удалось.

Таким образом, не установлено отличий в содержании обеих форм хлорофилла в связи с локальными микроклиматическими особенностями мест произрастания растений в условиях наиболее интенсивной техногенной нагрузки крупнейших магистралей города.

Дисперсионный многофакторный анализ результатов выявил существенность влияния условий места произрастания ($P = 1.11 \times 10^{-16}$), микроклиматических локальных условий пробных площадей ($P = 2.05 \times 10^{-3}$), сроков вегетации ($P = 3.76 \times 10^{-14}$), их взаимодействия ($P \leq 1.59 \times 10^{-2}$) на содержание каротиноидов в листьях липы мелколистной.

В насаждениях зоны условного контроля во все сроки наблюдений отмечалось более высокое содержание каротиноидов. В защитных насаждениях в условиях интенсивных техногенных нагрузок показатели содержания пигмента были существенно ниже в течение всего периода наблюдений. Скорее всего, это было связано с антиоксидантными свойствами каротиноидов в листьях растений и расходом данного пигмента на нейтрализацию негативного влияния загрязняющих веществ атмосферного воздуха. Наименьшие показатели были характерны для растений в магистральных посадках.

Исследование динамики содержания каротиноидов показало, что в насаждениях зоны условного контроля в течение вегетационного периода оно существенно не меняется, а в насаждениях СЗЗ промышленных предприятий и в магистральных посадках, наоборот, существенно снижается. В июле, когда отмечается максимум негативного влияния антропогенных и метеорологических условий, содержание каротиноидов в листьях липы мелколистной соответствует ряду: примаргистральные насаждения < насаждения СЗЗ промышленных предприятий < насаждения зоны условного контроля.

При анализе содержания каротиноидов в листьях липы в связи с различием локальных условий мест произрастания отмечено следующее. В парковых насаждениях различия показателя у особей на пр. пл. 1 и 2 были установлены лишь в августе, когда содержание каротиноидов оказалось достоверно выше у липы в условиях пр. пл. 1. Динамика показателя в течение вегетации на обеих пробных площадях была следующей: на пр. пл. 1 статистически значимых различий не отмечалось, значения показателя варьировали в пределах 0.22 – 0.23 мг г^{-1} сух. вещества. У растений на

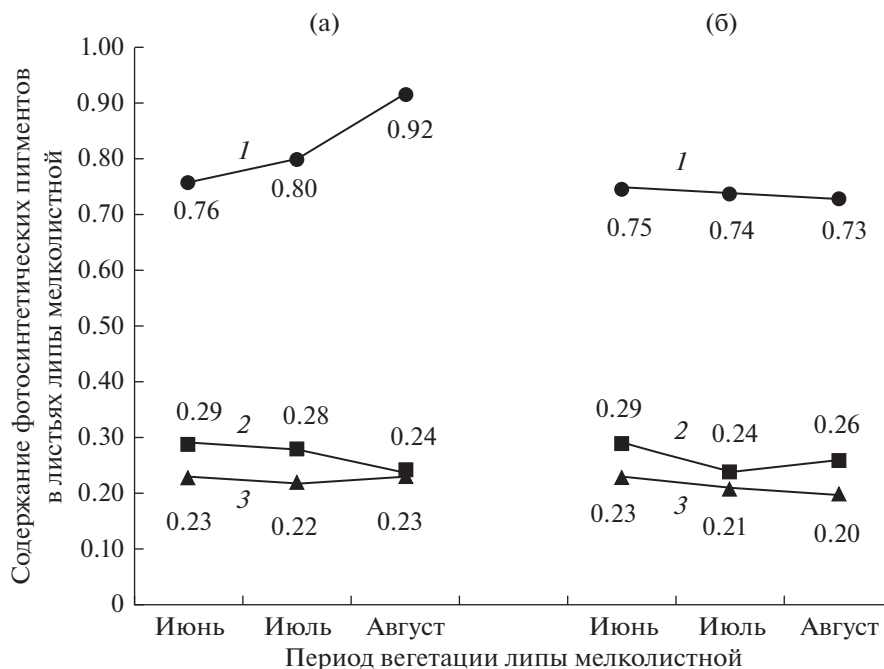


Рис. 2. Динамика содержания фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной, произрастающей в парковых насаждениях (а – пр. пл. 1, б – пр. пл. 2), с учетом локальных условий мест произрастания (г. Набережные Челны). 1 – содержание хлорофилла *a*, мг г⁻¹ сух. вещества, 2 – содержание хлорофилла *b*, мг г⁻¹ сух. вещества, 3 – содержание каротиноидов, мг г⁻¹ сух. вещества.

пр. пл. 2, наоборот, наблюдалось снижение содержания пигмента в июле на 0.02 мг г⁻¹ сух. вещества и в августе – на 0.03 мг г⁻¹ сух. вещества (при НСР₀₅ = 0.02 мг г⁻¹ сух. вещества) (табл. 1).

В насаждениях СЗЗ промышленных предприятий на пр. пл. 2 в условиях с более низкими показателями температуры почвы и воздуха и высокой относительной влажности воздуха отмечались существенно более высокие показатели содержания пигмента, чем на пр. пл. 1: в начале вегетации – на 0.03 мг г⁻¹ сух. вещества, в середине периода вегетации – на 0.06 (при НСР₀₅ = 0.02 мг г⁻¹ сух. вещества). В августе достоверной разницы в содержании каротиноидов на разных пробных площадях уже не установлено. В условиях обеих пробных площадей отмечается схожая динамика содержания пигмента: к концу вегетационного периода оно постепенно снижается по сравнению с июнем (на пр. пл. 1 – на 0.05, на пр. пл. 2 – на 0.07 мг г⁻¹ сух. вещества при НСР₀₅ = 0.01 мг г⁻¹ сух. вещества).

В магистральных посадках статистически достоверных различий между содержанием пигмента по датам наблюдения не выявлено (табл. 1). На обеих пробных площадях динамика содержания каротиноидов в листьях в течение периода наблюдений была схожей: достоверное снижение показателя в июле, и далее показатель оставался стабильным.

Таким образом, не установлено отличий в содержании обеих форм хлорофилла и каротиноидов в связи с локальными микроклиматическими условиями мест произрастания растений в условиях наиболее интенсивной техногенной нагрузки крупнейших магистралей города.

Сравнительный анализ содержания фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной позволил выявить особенности реакции растений на различные микроклиматические условия локальных мест произрастания в каждом типе насаждений.

В парковых насаждениях в условиях относительно повышенных показателей температуры почвы и воздуха, более низкой относительной влажности воздуха у липы мелколистной в течение вегетации отмечалось постепенное увеличение содержания хлорофилла *a* на фоне снижения содержания хлорофилла *b*, при этом содержание каротиноидов не изменялось (рис. 2). А в условиях относительно пониженных показателей температуры почвы и воздуха, более высокой относительной влажности воздуха содержание хлорофилла *a* оставалось стабильным, но на фоне снижения концентрации хлорофилла *b* и каротиноидов в июле и незначительного повышения в августе.

В насаждениях СЗЗ промышленных предприятий в условиях относительно повышенных показателей температуры почвы и воздуха, более

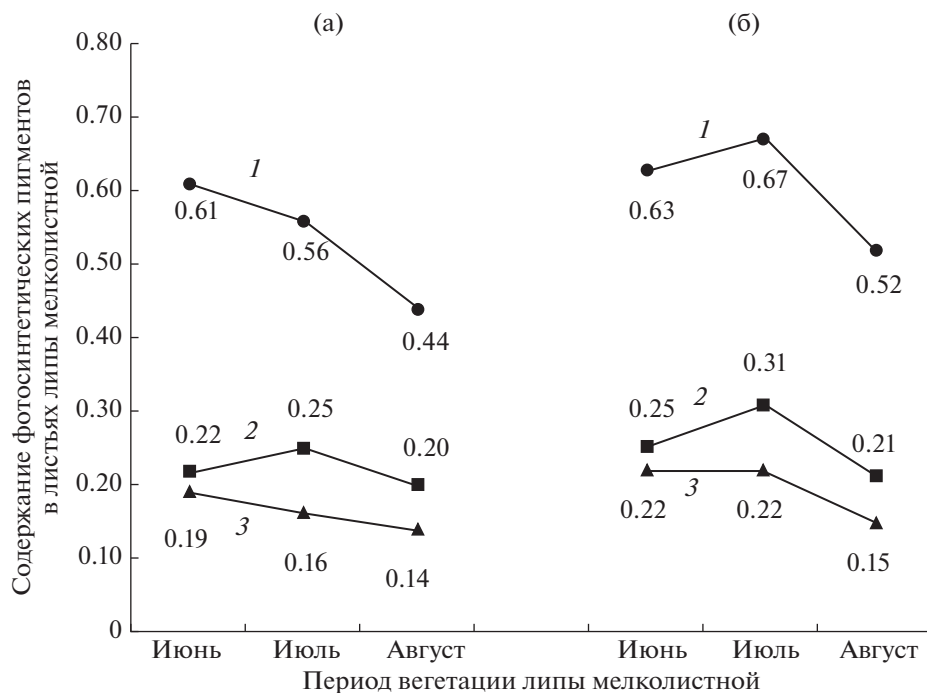


Рис. 3. Динамика содержания фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной, произрастающей в насаждениях СЗЗ промышленных предприятий (а – пр. пл. 1, б – пр. пл. 2), с учетом локальных условий мест произрастания (г. Набережные Челны). 1 – содержание хлорофилла *a*, мг г⁻¹ сух. вещества, 2 – содержание хлорофилла *b*, мг г⁻¹ сух. вещества, 3 – содержание каротиноидов, мг г⁻¹ сух. вещества.

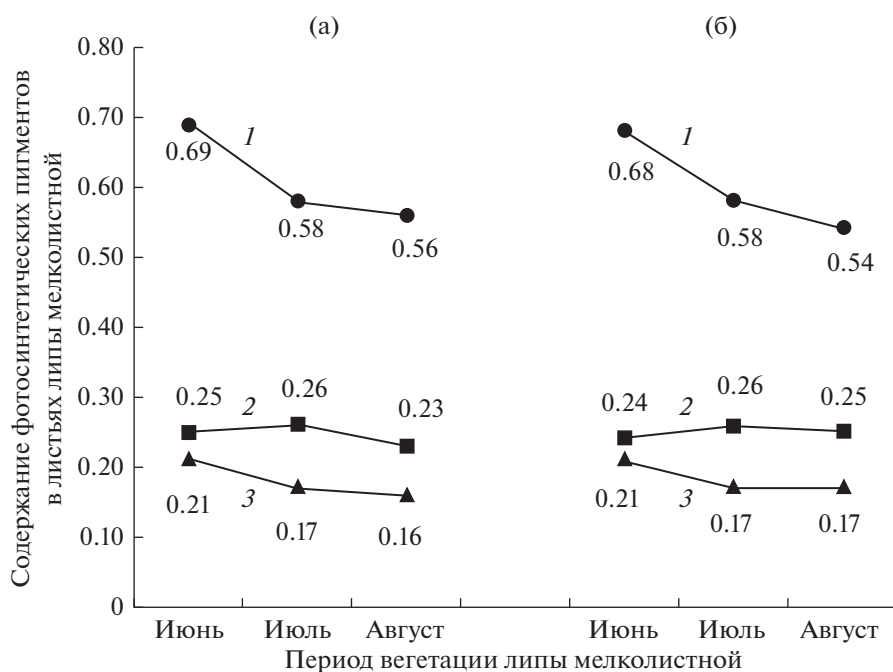


Рис. 4. Динамика содержания фотосинтетических пигментов в листьях липы мелколистной, произрастающей в магистральных посадках (а – пр. пл. 1, б – пр. пл. 2), с учетом локальных условий мест произрастания (г. Набережные Челны). 1 – содержание хлорофилла *a*, мг г⁻¹ сух. вещества, 2 – содержание хлорофилла *b*, мг г⁻¹ сух. вещества, 3 – содержание каротиноидов, мг г⁻¹ сух. вещества.

Таблица 2. Морфологические параметры листа липы мелколистной в разных типах насаждений (г. Набережные Челны)

Категория насаждений	Пробная площадь	Морфологический признак			
		толщина листовой пластинки, мкм		площадь листовой пластинки, см ²	
		с учетом пробной площади	средние данные по типу насаждений	с учетом пробной площади	средние данные по типу насаждений
Парковые насаждения (зона условного контроля)	1	145.8	146.5	36.7	37.3
	2	147.2		38.1**	
Насаждения санитарно-защитной зоны промышленных предприятий	1	181.3	178.5*	32.3	31.4*
	2	175.8		30.4**	
Магистральные посадки	1	166.2	170.1*	31.3	31.8*
	2	174.1		32.2	
НСР ₀₅		10.5	11.6	2.49	4.89

Примечание. * Достоверные различия в насаждениях по сравнению с зоной условного контроля. ** Достоверные различия в насаждениях по сравнению с пр. пл. 1.

низкой относительной влажности воздуха отмечается существенное снижение содержания хлорофилла *a* и каротиноидов (уже начиная с июля) на фоне достоверного повышения содержания хлорофилла *b* в июле и снижения его содержания в августе (рис. 3). В условиях относительно пониженных показателей температуры почвы и воздуха, повышенной влажности воздуха наблюдалось снижение содержания хлорофилла *a* и каротиноидов на фоне достоверного повышения содержания хлорофилла *b* в июле и его снижения в августе.

В примагистральных посадках на пробных площадях, отличающихся по микроклиматическим условиям мест произрастания липы, достоверных различий в содержании фотосинтетических пигментов не выявлено (рис. 4). На обеих пробных площадях отмечено достоверное снижение содержания хлорофилла *a* и каротиноидов в листьях липы в течение вегетации, в то время как содержание хлорофилла *b* статистически достоверно не изменялось. Аналогичные результаты были получены Л.М. Павловой с соавт. (2010) в г. Благовещенске для листовых пород деревьев (березы плосколистной, ильма мелколистного, тополя Симони) в условиях кольцевой развязки магистралей.

В каждом типе насаждений были определены морфометрические параметры листа липы мелколистной (площадь поверхности листовой пластинки и толщина листовой пластинки) (табл. 2). Результаты показали, что в насаждениях СЗЗ промышленных предприятий и в магистральных посадках наблюдаются существенные изменения параметров по сравнению с особями парковых насаждений: уменьшение площади поверхности листовой пластинки и увеличение толщины листовой пластинки. Также эти параметры были

проанализированы с учетом локальных условий мест произрастания растений. Выявить существенные отличия между особями на разных пробных площадях в пределах каждого из изучаемых типов насаждений по показателю толщины листовой пластинки не удалось, а по показателю площади поверхности листовой пластинки, аналогично показателям содержания фотосинтетических пигментов, различия с учетом локальных условий мест произрастания были достоверны, за исключением магистральных посадок, т.е. условий наибольшей техногенной нагрузки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Абиотические (микроклиматические) условия локальных мест произрастания в городских насаждениях могут оказывать существенное влияние на процессы синтеза фотосинтетических пигментов у древесных растений и, как следствие, на формирование устойчивости липы мелколистной в городских насаждениях. Но в условиях наиболее интенсивной техногенной нагрузки отличий в содержании обеих форм хлорофилла и каротиноидов в листьях липы мелколистной в связи с локальными микроклиматическими особенностями мест произрастания не установлено.

В насаждениях СЗЗ промышленных предприятий и в магистральных посадках наблюдаются существенные изменения морфологии листа по сравнению с особями парковых насаждений: уменьшение площади листовой поверхности и увеличение толщины листовой пластинки. Выявить существенные отличия между особями с учетом локальных условий мест произрастания в пределах каждого из изучаемых типов насаждений по показателю толщины листовой пластинки

не удалось. По показателю площади поверхности листовой пластинки, аналогично показателям содержания фотосинтетических пигментов, различия с учетом локальных условий мест произрастания были достоверны, за исключением магистральных посадок, т.е. в условиях наибольшей техногенной нагрузки.

Скорее всего, в процессах синтеза фотосинтетических пигментов, росте листа роль микроклиматических локальных условий мест произрастания проявляется не столь значительно по сравнению с влиянием загрязняющих веществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бикмуллин Р.Х., Ямалеев Р.Х., Кулагин А.А. Определение содержания пигментов фотосинтеза в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) и хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях аэротехногенного загрязнения окружающей среды (на примере Казанского промышленного центра Республики Татарстан) // *Аграрная Россия. Специальный выпуск*. 2009. С. 114–115.
- Борзенкова Р.А., Храпцова Е.В. Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений: Руководство к лабораторным занятиям большого спецпрактикума по физиологии и биохимии растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2006. 26 с.
- Бухарина И.Л., Гибадулина И.И. Патологические признаки *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* L. в насаждениях специального назначения г. Набережные Челны Республики Татарстан [Электронный ресурс] // *Современные проблемы науки и образования*. 2015. № 5. URL: <http://www.science-education.ru/128-22668> (дата обращения: 28.01.2009).
- Бухарина И.Л., Журавлева А.Н., Большова О.Г. Городские насаждения: экологический аспект. – Ижевск: Изд-во Удмуртского университета, 2012. 206 с.
- Васильева К.А., Зайцев Г.А. Содержание пигментов в листьях клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в условиях загрязнения // *Антропогенная трансформация природной среды: Матер. междунар. конф.* Пермь, 18–21 октября 2010 г. Пермь, 2010. Т. 3. С. 47–52.
- Воскресенская О.Л., Воскресенский В.С., Сарбаева Е.В., Ягдарова О.Ф. Влияние ультрафиолетовой радиации и параметров микроклимата на содержание пигментов в листьях березы повислой, произрастающей в условиях города // *Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о земле*. 2014. Вып. 3. С. 39–45.
- Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание: Учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1975. 392 с.
- Гибадулина И.И., Лукьянова Ю.А., Гафиятуллина Э.А. Антропогенная трансформация флоры пригородного леса на примере Боровецкого леса Челнинского лесничества Республики Татарстан // *Современные исследования социальных проблем*. 2014. № 8(40). С. 62–69.
- Глібовицька Н.І. Вплив антропогенного забруднення довкілля на вміст пластидних пігментів у листках липи серцелистої (*Tilia cordata* Mill.) // *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2014. Вип. 65. С. 197–201.
- Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан в 2015 г. Казань: Министерство экологии и природных ресурсов Республики Татарстан, 2016. 505 с.
- Загирова С.В. Структура, содержание пигментов и фотосинтез хвои лиственницы сибирской на Северном и Приполярном Урале // *Лесоведение*. 2014. № 3. С. 3–10.
- Малина Р.Б., Шишкану Г.В., Титова Н.В. Морфо-физиологическая адаптация листьев персика сорта Коллинс к стрессовым факторам природного характера // *Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде: материалы Всерос. науч. конф.* Иркутск, 10–13 июня 2013 г. М.; Берлин: Директ-Медиа, 2015. С. 147–149.
- Методические рекомендации по оценке загрязненности городских почв и снежного покрова тяжелыми металлами / Сост. В.А. Большаков и др. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 1999. 31 с.
- Овечкина Е.С., Шаяхметова Р.И. Влияние антропогенных факторов на содержание пигментов сосны обыкновенной в летне-зимний период на территории Нижневартовского района // *Известия Самарского НЦ РАН. Серия: Лесные ресурсы*. 2015. Т. 17. № 6. С. 236–241.
- Оскорбина М.В., Суворова Г.Г., Копытова Л.Д., Осолков В.А., Янькова Л.С. Влияние климатических условий на динамику зеленых пигментов и фотосинтетическую продуктивность хвойных // *Вестник КрасГАУ*. 2010. № 4. С. 25–30.
- Павлова Л.М., Котельникова И.М., Куимова Н.Г., Лесусова Н.Ю., Шумилова Л.П. Состояние фотосинтетических пигментов в вегетативных органах древесных растений в городской среде // *Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности*. 2010. № 2. С. 11–19.
- Практикум по агрохимии / Сост. Б.А. Ягодин и др. М.: Агропромиздат, 1987. 512 с.
- Ростунов А.А., Кончина Т.А. Влияние техногенных загрязнений на физиологические показатели листьев древесных растений на примере г. Арзамаса // *Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология*. 2016. Т. 15. С. 68–79.
- Сапожникова С.А. Микроклимат и местный климат. Л.: Гидрометеиздат, 1950. 242 с.
- Сейдафаров Р.А. Эколого-биологические особенности липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях техногенного загрязнения (на примере Уфимского промышленного центра): Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16). Уфа, 2008. 24 с.
- Степень Р.А., Есякова О.А. Влияние аэрогенного загрязнения на пигментную систему ассимиляционного аппарата ели сибирской // *Лесной журн*. 2010. № 1. С. 43–47.
- Сукачѳ В.Н., Раунер Ю.Л., Молчанов А.А., Роде А.А. Программа и методика биогеоэкологических исследований. М.: Наука, 1966. 332 с.
- Тудрий В.Д., Хайруллин Р.Р., Переведенцев Ю.П., Яцык В.С. Исследование микроклиматов ландшафта: Учеб. по-

сбие. Казань: Изд-во Казанского университета, 1993. 98 с.

Фёдорова А.И., Никольская А.Н. Практикум по экологии и охране окружающей среды. М.: ВЛАДОС, 2001. 288 с.

Хвостова А.В., Федяев А.Л., Лобанова О.А. Влияние микроклиматических, эдафических факторов на состояние сосняков кустарничково-сфагновых в условиях антропогенного воздействия // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки. 2008. № 2. С. 52–57.

Цандекова О.Л., Неверова О.А. Влияние выбросов автотранспорта на пигментный комплекс листьев древесных растений // Известия Самарского НЦ РАН. Серия: Биологические ресурсы: флора. 2010. Т. 2. № 1(3). С. 853–856.

Чухаина Г.Н., Масленников П.В., Скрытник Л.Н., Бессережнова М.И. Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2(18). С. 171–185.

Яшин Д.А., Зайцев Г.А. Содержание пигментов фотосинтеза в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях Уфимского промышленного центра // Известия Самарского НЦ РАН. Серия: Лесные ресурсы. 2015. Т. 17. № 6. С. 274–277.

Bukharina I.L., Vedernikov K.E., Pashkova A.S. Morphophysiological Traits of Spruce Trees in Conditions of Izhevsk // Contemporary Problems of Ecology. 2016. V. 9. № 7. P. 853–862.

Bukharina I.L., Sharifullina A.M., Kuzmin P.A., Zakharchenko N.V., Gibadulina I.I. The impact of man-made environment on the ecological and biological characteristics of drooping birch // Biosciences Biotechnology Research Asia. 2015. V. 12. № 2. P. 1813–1820.

Bukharina I.L., Zhuravleva A.N., Dvoeglazova A.A., Kama sheva A.A., Sharifullina A.M., Kuzmin P.A. Physiological and biochemical characteristic features of small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) in urban environment // Research Journal of Pharmaceutical, Biological & Chemical Sciences. 2014. V. 5. № 5. P. 1544–1548.

Chauhan A. Photosynthetic pigment changes in some selected trees induced by automobile exhaust in Dehradun, Uttarakhand // New York Science J. 2010. № 3(2). P. 45–51.

Golan K., Rubinowska K., Kmieć K., Kot I., Górka-Drabik E., Łagowska B., Michałek W. Impact of scale insect infestation on the content of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence in two host plant species // Arthropod-Plant Interactions. 2015. № 9. P. 55–65.

Maiti R., Rodriguez H.G., Sarkar N.C., Kumari A. Biodiversity in leaf chemistry (pigments, epicuticular wax and leaf nutrients) in woody plant species in North-eastern Mexico, a Synthesis // Forest Research: Open Access. 2016. V. 5. № 2. <https://doi.org/10.4172/2168-9776.1000170>

Prokhorov V.E., Lukyanova Y.A., Gibadulina I.I., Zakharchenko N.V. Current state of flora of the Lower Kama National Park Evidence from the Borovetsky Forest (Russia) // Research J. Pharmaceutical, Biological & Chemical Sciences. 2016. № 7(4). P. 2345–2351.

Shariat A., Assareh M.H. Physiological and Biochemical Responses of Eight Eucalyptus Species to Salinity Stress // Ecopersia. 2016. № 4(1). P. 1269–1282.

The Content of the Photosynthetic Pigments in the Small-Leaved Linden Leaves in Urban Environment of the Naberezhnye Chelny City

I. L. Bukharina^{1,*} and I. I. Gibadulina²

¹Udmurt State University, Universitetskaya st., 1, Izhevsk, 426034 Russia

²Kazan Federal University, Kazanskaya st., 89, Yelabuga, 423600 Russia

*E-mail: buharin@udmlink.ru

This paper presents the results of the study of the photosynthetic pigments (chlorophyll *a* and *b*, carotenoids), as well as the morphological properties if the small-leaved linden leaves in different ecological types of the urban stands and in relation to microclimatic conditions of the different growth locations. The study was conducted in Naberezhnye Chelny city – one of the leading machine-building centres of Russia, with a city-forming enterprise being PJSC “Kamaz”. Small-leaved linden was widely used for the city’s greenery planting. The results of the study suggest that abiotic (microclimatic) conditions of the growth locations within the urban stands can significantly affect the photosynthetic pigments forming of a small-leaved linden, and as a result the formation of the plants’ resistance to urban environment. However, no differences was found in the contents of carotenoids and chlorophyll of both types in the trees growing in different microclimatic conditions, unlike the park and protective stands. The laminar area was significantly different in different local growth conditions, with an exception of the highway stands, withstanding the most intense technogenic pressure. Most likely, under the conditions of technogenic stress the role of microclimatic conditions is less apparent compared to the pollutants impact in the processes of photosynthetic pigments synthesis and the leave growth.

Keywords: photosynthetic pigments, chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, carotenoids, leaf’s thickness, small-leaved linden, sanitary and protective zones around industrial enterprises, highway stands, microclimatic local conditions, growth locations.

REFERENCES

- Bikmullin R.K., Yamaleev R.K., Kulagin A.A., Opredele-
nie sodержaniya pigmentov fotosinteza v list'yakh berezy
povisloi (*Betula pendula* Roth) i khvoe sosny obyknovnoy
(*Pinus sylvestris* L.) v usloviyakh aerotekhnogennoy zagry-
azneniya okruzhayushchei sredy (na primere Kazanskogo
promyshlennogo tsentra Respubliki Tatarstan) (Determi-
nation of the content of photosynthetic pigments in the
leaves of silver birch (*Betula pendula* Roth) and needles of
Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under conditions of airborne
industrial pollution (case study of the Kazan industrial cen-
ter of the Republic of Tatarstan)), *Agrarnaya Rossiya*, 2009,
No. S2, pp. 114–115.
- Bol'shakov V.A., Vodyanitskii Y.N., Borisochkina T.I., Ka-
khnovich Z.N., Myasnikov V.V., *Metodicheskie rekomen-
datsii po otsenke zagryaznennosti gorodskikh pochv i snezhno-
go pokrova tyazhelymi metallami* (Methodological recom-
mendations for assessing pollution of urban soils and snow
cover with heavy metals), Moscow: Pochvennyi institut
im. V.V. Dokuchaeva, 1999, 31 p.
- Borzenkova R.A., Khrantsova E.V., *Opredele-
nie mezostrukturnykh kharakteristik fotosinteticheskogo apparata rastenii:
Rukovodstvo k laboratornym zanyatiyam bol'shogo spetsprak-
tikuma po fiziologii i biokhīmii rastenii* (Determination of
mesostructural characteristics of the photosynthetic appa-
ratus of plants: A practical guide to laboratory studies of a
large special workshop on plant physiology and biochemistry),
Ekaterinburg: Izd-vo Ural'skogo universiteta, 2006, 26 p.
- Bukharina I.L., Gibadulina I.I., Patologicheskie priznaki
Tilia cordata Mill. i *Betula pendula* L. v nasazhdeniyakh
spetsial'nogo naznacheniya g. Naberezhnye Chelny Res-
publiki Tatarstan (Pathological features of *Tilia cordata*
Mill. and *Betula pendula* L. in tree planting for special pur-
poses, Naberezhnye Chelny, Tatarstan), *Sovremennye prob-
lemy nauki i obrazovaniya*, 2015, No. 5, available at:
<http://www.science-education.ru/128-22668> (January 28,
2019).
- Bukharina I.L., Sharifullina A.M., Kuzmin P.A.,
Zakharchenko N.V., Gibadulina I.I., The impact of man-
made environment on the ecological and biological charac-
teristics of drooping birch, *Biosciences Biotechnology Re-
search Asia*, 2015, Vol. 12, No. 2, pp. 1813–1820.
- Bukharina I.L., Vedernikov K.E., Pashkova A.S., Morpho-
physiologic Traits of Spruce Trees in Conditions of Izhevsk,
Contemporary Problems of Ecology, 2016, Vol. 9, No. 7,
pp. 853–862.
- Bukharina I.L., Zhuravleva A.N., Bolyshova O.G., *Gorodskie
nasazhdeniya: ekologicheskii aspekt* (Urban plantations: en-
vironmental aspects), Izhevsk: Izd-vo UdGU, 2012, 204 p.
- Bukharina I.L., Zhuravleva A.N., Dvoeglazova A.A., Ka-
masheva A.A., Sharifullina A.M., Kuzmin P.A., Physiologi-
cal and biochemical characteristic features of small-
leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) in urban environment,
*Research Journal of Pharmaceutical, Biological & Chemical Sci-
ences*, 2014, Vol. 5, No. 5, pp. 1544–1548.
- Chauhan A., Photosynthetic pigment changes in some selected
trees induced by automobile exhaust in Dehradun, Uttara-
khand, *New York Science Journal*, 2010, No. 3(2), pp. 45–51.
- Chupakhina G.N., Maslennikov P.V., Skrypnik L.N.,
Besserezhnova M.I., Reaktsiya pigmentnoi i antioksidant-
noi sistem rastenii na zagryaznenie okruzhayushchei sredy
g. Kaliningrada vybrosami avtotransporta (Reaction of pig-
mental and antioxidant systems of plant on environmental
pollution of Kaliningrad by motor transport emission),
Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya.,
2012, No. 2(18), pp. 171–185.
- Fedorova A.I., Nikol'skaya A.N., *Praktikum po ekologii i
okhrane okruzhayushchei sredy* (Practical course on ecology
and environmental protection), Moscow: VLADOS, 2001,
288 p.
- Gavrilenko V.F., Ladygina M.E., Khandobina L.M., *Bol'shoi
praktikum po fiziologii rastenii. Fotosintez. Dykhanie* (The
greater practical course on plant physiology. Photosynthesis.
Respiration), M.: Vyssh. shk., 1975, 392 p.
- Gibadulina I.I., Luk'yanova Y.A., Gafiyatullina E.A., An-
tropogennaya transformatsiya flory prigorodnogo lesa na
primere Borovetskogo lesa Chelninskogo lesnichestva Res-
publiki Tatarstan (Anthropogenic transformation of flora of
suburban forest. Borovetskiy forest of Chelny forestry of Ta-
tarstan is taken as an example), *Sovremennye issledovaniya
sotsial'nykh problem*, 2014, No. 8 (40), pp. 62–69.
- Glibovits'ka N.I., Vpliv antropogennoy zabrudneniya
dovkillya na vmist plastidnykh pigmentiv u listkakh lipi sert-
selistoī (*Tilia cordata* Mill.) (Influence of anthropogenic
pollution on the content of plastid pigments in the leaves of
linden (*Tilia cordata* Mill.)), *Visnik Lviv'skogo universitetu.
Seriya biologichna*, 2014, Vol. 65, pp. 197–201.
- Golan K., Rubinowska K., Kmiec K., Kot I., Górka-Dra-
bik E., Łagowska B., Michałek W., Impact of scale insect
infestation on the content of photosynthetic pigments and
chlorophyll fluorescence in two host plant species, *Arthro-
pod-Plant Interactions*, 2015, No. 9, pp. 55–65.
- Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii prirodnikh resursov i ob
okhrane okruzhayushchei sredy Respubliki Tatarstan v 2015 g.*
(State report on the state of natural resources and environ-
mental protection of the Republic of Tatarstan in 2015),
Kazan: Ministerstvo ekologii i prirodnikh resursov Res-
publiki Tatarstan, 2016, 505 p.
- Khvostova A.V., Fedyayev A.L., Lobanova O.A., Vliyanie
mikroklimaticheskikh, edaficheskikh faktorov na sostoy-
anie sosnyakov kustarnichkovo-sfagnovykh v usloviyakh
antropogennoy vozdeistviya (Influence of microclimatic,
edaphic factors on the state of Pinetum sfagnosum associa-
tions under the conditions of anthropogenic impact), *Vest-
nik Pomorskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i tochnye
nauki*, 2008, No. 2, pp. 52–57.
- Maiti R., Rodriguez H.G., Sarkar N.C., Kumari A., Biodi-
versity in leaf chemistry (pigments, epicuticular wax and
leaf nutrients) in woody plant species in North-eastern
Mexico, a Synthesis, *Forest Research: Open Access*, 2016,
Vol. 5, No. 2, doi 10.4172/2168-9776.1000170
- Malina R.B., Shishkanu G.V., Titova N.V., Morfo-fizio-
logicheskaya adaptatsiya list'ev persika sorta Kollins k
stressovym faktoram prirodnogo kharaktera (Morpho-
physiological adaptation of Collins peach leaves to natural
stress factors), *Faktory ustoychivosti rastenii v ekstremal'nykh
prirodnikh usloviyakh i tekhnogennoi srede* (Factors of Plant
Resistance in Extreme Natural Conditions and Man-made
Environment), Proc. All-Russian Scientific Conference.
Irkutsk, 10–13 June 2013, Irkutsk: SIFIBR SO RAN, 2013,
pp. 147–149.
- Oskorbina M.V., Suvorova G.G., Kopytova L.D., Os-
kolkov V.A., Yan'kova L.S., Vliyanie klimaticheskikh
usloviy na dinamiku zelenykh pigmentov i fotosintetich-
eskuyu produktivnost' khvoinykh (Climatic condition influ-
ence on the chlorophylls dynamics and coniferous photo-

- synthetic productivity), *Vestnik KrasGAU*, 2010, No. 4, pp. 25–30.
- Ovechkina E.S., Shayakhmetova R.I., Vliyanie antropogennykh faktorov na sodержanie pigmentov sosny obyknovЕННОЙ v letne-zimnii period na territorii Nizhnevartovskogo raiona (Influence of anthropogenic factors on the pigments content of scotch pine in summer-winter period on the territory of Nizhnevartovsk region), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN. Seriya: Lesnye resursy*, 2015, Vol. 17, No. 6, pp. 236–241.
- Pavlova L.M., Kotel'nikova I.M., Kuimova N.G., Leusova N.Y., Shumilova L.P., Sostoyanie fotosinteticheskikh pigmentov v vegetativnykh organakh drevesnykh rastenii v gorodskoi srede (Photosynthetic pigments' condition in vegetative organs of woody plants in urban environment), *Vestnik RUDN. Seriya Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti*, 2010, No. 2, pp. 11–19.
- Prokhorov V.E., Lukyanova Y.A., Gibadulina I.I., Zakharchenko N.V., Current state of flora of the Lower Kama National Park Evidence from the Borovetsky Forest (Russia), *Research J. Pharmaceutical, Biological & Chemical Sciences*, 2016, No. 7(4), pp. 2345–2351.
- Rostunov A.A., Konchina T.A., Vliyanie tekhnogennykh zagryaznenii na fiziologicheskie pokazateli list'ev drevesnykh rastenii na primere g. Arzamasa (The effect of the technogenic pollution on the physiological indexes of leaves of woody plants in Arzamas city), *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya. Ekologiya*, 2016, Vol. 15, pp. 6879.
- Sapozhnikova S.A., *Mikroklimat i mestnyi klimat* (Microclimate and local climate), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1950, 242 p.
- Seidafarov R.A., *Ekologo-biologicheskie osobennosti lipy melkolistnoi (Tilia cordata Mill.) v usloviyakh tekhnogennogo zagryazneniya (na primere Ufinskogo promyshlennogo tsentra)*. Avtoref. dis. kand. biol. nauk (Ecological and biological features of *Tilia cordata* Mill. in conditions of technogenic pollution (case study of the Ufa industrial center). Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Ufa, 2008, 24 p.
- Shariat A., Assareh M.H., Physiological and Biochemical Responses of Eight Eucalyptus Species to Salinity Stress, *Ecopersia*, 2016, No. 4(1), pp. 1269–1282.
- Stepen' R.A., Esyakova O.A., Vliyanie aerogennogo zagryazneniya na pigmentnyuyu sistemu assimilyatsionnogo aparata eli sibirskoi (Aerogenous pollution effect on pigment system of Siberian spruce assimilation apparatus), *Lesnoi zhurnal*, 2010, No. 1, pp. 43–47.
- Sukachev V.N., Dylis N.V., *Programma i metodika biogeotsenologicheskikh issledovaniy* (The program and technique of biogeocoenotical studies), Moscow: Nauka, 1966, 334 p.
- Tsandekova O.L., Neverova O.A., Vliyanie vybrosov avtotransporta na pigmentnyi kompleks list'ev drevesnykh rastenii (Influence of vehicle emissions on the pigment complex of leaves of woody plants), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN. Seriya: Biologicheskie resursy: flora*, 2010, Vol. 2, No. 1(3), pp. 853–856.
- Tudrii V.D., Khairullin R.R., Perevedentsev Y.P., Yatsyk V.S., *Issledovanie mikroklimatov landshafta* (Study of landscape microclimates), Kazan: Izd-vo Kazanskogo universiteta, 1993, 98 p.
- Vasil'eva K.A., Zaitsev G.A., Soderzhanie pigmentov v list'yakh klena ostrolistnogo (*Acer platanoides* L.) v usloviyakh zagryazneniya (Content of pigments in leaves of *Acer platanoides* L. under pollution), *Anthropogenic transformation of the natural environment*, Proc. International Conference, Perm, 18–21 October 2010, Vol. 3, pp. 47–52.
- Voskresenskaya O.L., Voskresenskii V.S., Sarbaeva E.V., Yagdarova O.F., Vliyanie ul'trafiol'etovoi radiatsii i parametrov mikroklimata na sodержanie pigmentov v list'yakh berezy povisloi, proizrastayushchei v usloviyakh goroda (Influence of ultraviolet radiation and microclimate parameters on the pigment count in leaves *Betula pendula* growing in urban conditions), *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya: Biologiya. Nauki o zemle*, 2014, Vol. 3, pp. 39–45.
- Yagodin B.A., *Praktikum po agrokhimii* (Practicum in agrochemistry), Moscow: Agropromizdat, 1987, 512 p.
- Yashin D.A., Zaitsev G.A., Soderzhanie pigmentov fotosinteza v list'yakh berezy povisloi (*Betula pendula* Roth) i duba chereschatogo (*Quercus robur* L.) v usloviyakh Ufinskogo promyshlennogo tsentra (The maintenance of photosynthesis pigments in leaves of european white birch (*Betula pendula* Roth) and english oak (*Quercus robur* L.) in the conditions of Ufa industrial center), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN. Seriya: Lesnye resursy*, 2015, Vol. 17, No. 6, pp. 274–277.
- Zagirova S.V., Struktura, sodержanie pigmentov i fotosintez khvoi listvennitsy sibirskoi na Severnom i Pripolyarnom Urale (Structure, pigment content and photosynthesis of Siberian larch needles in Northern and Sub-Arctic Urals), *Lesovedenie*, 2014, No. 3, pp. 3–10.

УДК 630*114.351:182.21

СВОЙСТВА ЛЕСНЫХ ПОДСТИЛОК НА РАННИХ ЭТАПАХ ЕСТЕСТВЕННОГО ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ СПЛОШНЫХ РУБОК В СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ КАРЕЛИИ¹

© 2021 г. В. А. Долгая^а, *, О. Н. Бахмет^а

^аОтдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ “Карельский научный центр РАН”,
ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*E-mail: dolgaya.veronika@gmail.com

Поступила в редакцию 20.03.2019 г.

После доработки 20.01.2020 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Актуальность исследования обоснована необходимостью изучения основных закономерностей изменения свойств лесных подстилок альфегумусовых почв, формирующихся на различных почвообразующих породах, на ранних стадиях лесовозобновления после проведения сплошных рубок основных древостоев. Объектами исследования послужили два хронологических ряда вырубок (текущего года, 3- и 8-летней давности). Почвы пробных площадей представлены альфегумусовыми почвами – подбурами и подзолами. Установлено, что на подбурах, формирующихся на глинистых сланцах, лесовозобновление протекает через поселение лиственных пород, в то время как на подзолах, формирующихся на флювиогляциальных песках, возобновляется сосной. В живом напочвенном покрове увеличивается доля травянистых растений: на подбурах – по истечении 3-летнего периода, на подзолах – спустя 8 лет. В ходе исследования выявлено, что применение многооперационных машин способствует сохранению живого напочвенного покрова и лесных подстилок на значительной части территории рубок. Воздействие лесозаготовительной техники в большей степени отразилось на свойствах органогенных горизонтов подбуров, мощность и запасы которых варьировали в более широких диапазонах относительно подстилок, формирующихся на подзолах. С появлением лиственных пород и травянистых растений в компонентном составе опада возросла доля быстро разлагающихся фракций, что отразилось на свойствах лесных подстилок. Наименьшие значения мощности и запасов органогенных горизонтов, содержания в них лигнина и целлюлозы, а также сужение отношения пассивных и активных фракций отмечены в подстилках подбуров на вырубке 3-летней давности и под производными древостоями 8-летнего возраста, произрастающих на подзолах. Данные показатели свидетельствуют о более интенсивной трансформации органического материала в лесных подстилках подбуров, чем в органогенных горизонтах подзолов. Таким образом, улучшение условий для трансформации органического материала наблюдается с появлением в напочвенном покрове лиственных пород и травянистых растений, жизнеспособность которых во многом зависит от обогащенности почв органическим веществом.

Ключевые слова: бореальные леса, лесовозобновление, подзол, подбур, запас, компонентный состав, биохимические свойства.

DOI: 10.31857/S0024114821010022

На протяжении последних десятилетий интенсивность освоения природных ресурсов значительно возросла. Под влиянием антропогенной нагрузки происходит деградация наземных экосистем и, как следствие – нарушение баланса углерода (Bonan, 2008; Pan et al., 2011). В контексте данной проблемы особый интерес вызывает исследование лесных экосистем бореальной зоны, поскольку в фитомассе и почвенном органическом веществе таежных лесов аккумулируется

значительная часть общепланетарных запасов углерода (Kauppi, 2003; Lal, 2005; Scharlemann et al., 2014; Smyth et al., 2014). Связующим звеном между фитоценозом и почвой являются лесные подстилки, так как протекающие в них процессы гумификации и минерализации органического материала в значительной степени определяют направленность почвообразовательных процессов, плодородие почв и продуктивность древостоев (Карпачевский, 1988; Ильина, Сапожников, 2007). Лесные подстилки являются одним из важнейших индикаторов изменений внутри лесных биогеоценозов, поскольку их структура и свой-

¹ Выполнено в рамках Государственного задания КарНЦ РАН на 2019–2021 г.

ства находятся в прямой зависимости от видового разнообразия и пространственной структуры экосистемы (Рыжова, 2008; Решетникова, 2011; Волков, 2015; Орлова и др., 2015).

Одним из наиболее существенных антропогенных факторов, оказывающих влияние на биоразнообразие и продуктивность лесных экосистем, является промышленная заготовка древесины. Степень нарушения живого напочвенного покрова, лесных подстилок и верхних почвенных горизонтов во многом зависит от выбора технологии проведения рубок и вида лесозаготовительной техники. Так, современные технологии лесозаготовительных работ предусматривают использование многооперационных машин – харвестера и форвардера, применение которых способствует сохранению лесных подстилок и верхних почвенных горизонтов на большей части территории вырубки (Григорьев и др., 2008; Ильинцев и др., 2017, 2018; Дымов, 2018).

Изучению структурно-функциональных связей между фитосенотозами бореальных лесов и почвой после проведения рубок посвящено значительное количество исследовательских работ, как зарубежных, так и отечественных. Достаточно хорошо освещен вопрос изменения лесных подстилок после проведения сплошных рубок, где авторы приводят данные, согласно которым под воздействием лесозаготовительной техники происходит либо полное уничтожение органических горизонтов (Морозова, 1964; Егорова, Куликова, 1965; Бахмет, Медведева, 2013), либо частичное нарушение их структуры, уменьшение мощности и запасов (Ponge, 2003; Nave et al., 2010; Дымов и др., 2012; Piirainen et al., 2015; Вдовиченко и др., 2016; Вдовиченко, Бахмет, 2017; Смирнов и др., 2018). Авторы отмечают, что нарушение динамического равновесия между компонентами лесных экосистем, вызванного проведением сплошных рубок, приводит к дисбалансу между образованием почвенного органического вещества в результате разложения растительного опада и его минерализацией до неорганических соединений, доступных растениям (Федорец, 2004; Jandl et al., 2007; Дымов и др., 2012; Falsone et al., 2012; Бахмет, 2014; Лаптева и др., 2015; Clarke et al., 2015; Piirainen et al., 2015; Дымов, 2018). Так, данные, полученные в ходе исследований (Palviainen et al., 2004; Smolander, Heiskanen, 2007; Лаптева и др., 2015; Piirainen et al., 2015; Вдовиченко и др., 2016), свидетельствуют об увеличении скорости минерализации азота в лесных подстилках и верхних почвенных горизонтах на ранних этапах лесовозобновления за счет поступления на поверхность почвы большого количества легкоразлагаемого органического материала.

Проведенные ранее на территории Республики Карелии исследования (Морозова, 1964; Его-

рова, Куликова, 1965; Лазарева, Вуоримаа, 1986; Зябченко и др., 1988; Федорец, 2004; Бахмет, Медведева, 2013; Бахмет, 2014; Вдовиченко и др., 2016; Вдовиченко, Бахмет, 2017) также содержат информацию об изменении свойств лесных подстилок. Однако вышеперечисленные исследования затрагивают наиболее характерные для региона типы леса и почвы – сосновые и еловые насаждения, произрастающие на подзолах, формирующихся на флювиогляциальных отложениях. Изменение лесных подстилок, формирующихся на других почвообразующих породах, изучено слабо. Кроме того, не выявленным остается вопрос изменения свойств лесных подстилок после проведения рубок с использованием современных лесозаготовительных технологий.

В контексте всего вышеперечисленного, несомненно, актуальна задача выявления степени нарушения лесных подстилок в результате проведения лесозаготовительных работ и изменения их свойств при естественном восстановлении леса, поскольку полученные данные позволяют оценить последствия антропогенного воздействия на бореальные биогеоценозы и дать прогноз о сроках восстановления лесных экосистем. В связи с этим цель исследования заключалась в определении морфологических и биохимических свойств лесных подстилок сосняков, произрастающих на почвах, формирующихся на различных почвообразующих породах, после проведения сплошных рубок с применением многооперационных машин.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в среднетаежной подзоне Республики Карелии на территории Кончезерского лесничества (рис. 1). Ввиду преобладания воздушных масс атлантического и арктического происхождения, близости к Балтийскому, Белому и Баренцеву морям, а также своеобразия местных природных условий (обилие озер и болот, пересеченный рельеф местности и др.) для региона характерны следующие климатические особенности: невысокая среднегодовая температура воздуха (3°C), продолжительная, но мягкая зима (число дней со снежным покровом 145–155), короткое прохладное лето (продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше 15°C – 40–45 дней), высокая относительная влажность воздуха (60–90%), значительное количество осадков (550–600 мм) (Назарова, 2003).

Для выявления закономерностей изменения лесных подстилок в процессе естественного лесовозобновления использовался подход, основанный на исследовании хронологических рядов рубок. Объектами исследования послужили два хронологических ряда, представленные рубками текущего года, а также производными древесными, формирующимися на местах проведения

рубков сосняков черничных 3- и 8-летней давности. В качестве контрольных участков были подобраны сосняки черничные 120-летнего возраста. Почвы первого ряда представлены подзолами иллювиально-железистыми (О–Е–ВF–С), формирующимися на флювиогляциальных песках, второго – подбурами грубогумусированными (О–ВНF–С), формирующимися на глинистых сланцах. Характеристики почв представлены в табл. 1. Подбор пробных площадей осуществлялся с учетом однородности лесорастительных условий, включая особенности рельефа, почвообразующих пород, гидрологического режима почв и др. Фоновые участки примыкали к границе вырубок текущего года, остальные располагались в пределах одного лесного квартала.

Описания древостоев и типов вырубок выполнены по общепринятым методикам научным сотрудником лаборатории динамики и продуктивности таежных лесов ФИЦ КарНЦ РАН В.А. Харитоновым, живого напочвенного покрова лесных фитоценозов – научным сотрудником лаборатории ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем ФИЦ КарНЦ РАН В.В. Тимофеевой. Таксационные описания ненарушенных древостоев и вырубок представлены в табл. 2, 3.

На типичных участках пробных площадей закладывали полнопрофильные разрезы почв, проведено их детальное морфологическое описание. Для оценки пределов варьирования морфологических и физико-химических свойств почв на пробных площадях закладывали по 5 полнопрофильных разрезов почв. Почвы диагностировали согласно классификации почв России (Шишов, Тонконогов, 2004). Для исследования лесных подстилок на каждой пробной площади в случай-

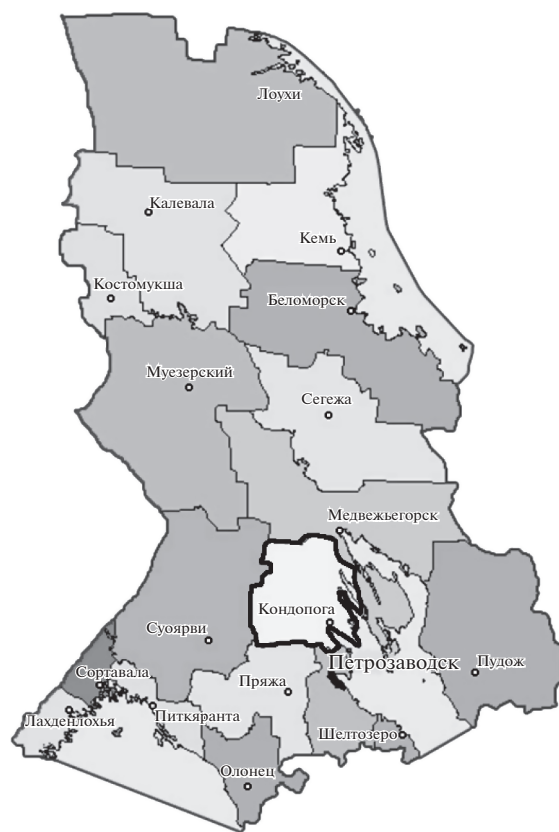


Рис. 1. Район исследования. Кондопожский район Республики Карелии.

ном порядке закладывали прикопки в 20-кратной повторяемости, исключая приствольные участки крупных деревьев и лесные поляны. В прикопках с использованием линейки проводили определение мощности лесных подстилок, после чего от-

Таблица 1. Химические свойства исследуемых почв под ненарушенными сосновыми древостоями

Тип почвы	Горизонт	pH _{сол}	pH _{вод}	V, %	P ₂ O ₅ , мг × 100 ⁻¹ г	K ₂ O, мг × 100 ⁻¹ г	C, %	N, %	C : N
Подзол иллювиально- железистый	O(L)	3.1	4.0	45.6	54.9	21.3	40.0	1.20	33
	O(F+N)	2.9	4.1	42.1	40.2	20.4	32.5	0.73	44
	E	3.5	4.1	20.5	0.4	1.3	1.5	0.08	17
	BF1	4.7	5.5	44.9	14.2	1.0	0.6	0.02	25
	BF2	4.4	5.5	70.0	9.4	1.1	0.3	0.01	23
	BC	4.3	5.5	87.7	9.8	1.2	0.1	0.01	11
	C	4.5	5.6	94.3	13.6	1.2	0.1	0.01	18
Подбур грубо- гумусирован- ный	O(L)	3.7	4.4	60.6	30.1	149.8	35.6	1.44	25
	O(F)	3.4	4.2	58.3	26.3	125.5	43.3	1.41	31
	O(H)	3.2	4.1	52.1	20.0	26.8	12.4	0.38	32
	VНF	3.2	4.0	5.4	11.0	4.4	3.8	0.21	17
	BF	4.2	5.1	17.6	19.2	2.3	2.5	0.15	17
	BC	4.5	5.5	24.8	16.4	5.8	1.5	0.16	9

Примечание. V – степень насыщенности основаниями.

Таблица 2. Таксационная характеристика ненарушенных сосновых древостоев 120-летнего возраста

Тип почвы	Состав древостоя	Порода	Густота, тыс. шт. га ⁻¹	Высота, м	Диаметр, см	Запас, м ³ га ⁻¹	Полнота относительная	Класс бонитета
Подзол иллювиально-железистый	9С1Б	Сосна	0.4	28.2	31.6	2966	0.6	I
		Береза	0.03	20.2	16.8			
Подбур грубогумусированный	10С, ед. Б	Сосна	1.3	19.7	18.1	322	0.9	III
		Береза	0.1	7	7.1			

Таблица 3. Таксационная характеристика вырубок

Тип почвы	Возраст вырубки, лет	Тип вырубки/древостоя	Состав	Густота, тыс. га ⁻¹	Встречаемость, %	Средняя высота, м
Подзол иллювиально-железистый	0	Кустарничково-зеленомошная	Сосна	1.2	52	0.29 ± 0.02
			Береза	0.3	12	0.30 ± 0.04
			Ива	1.7	10	0.54 ± 0.08
	3	Кустарничково-зеленомошная	Сосна	5.3	77	0.49 ± 0.22
			Береза	3.7	83	1.26 ± 0.16
			Осина	0.8	53	0.98 ± 0.30
			Ива	1.1	30	0.69 ± 0.18
			Ольха	0.5	7	0.91 ± 0.06
			8	Сосняк кустарничково-разнотравный (7СЗБ+Ос)	Сосна	5.7
	Береза	1.9	39		3.05 ± 0.18	
	Осина	0.3	28		1.61 ± 0.40	
	Ива	0.9	28		2.53 ± 0.21	
Ольха	0.2	4	3.42 ± 0.06			
Подбур грубогумусированный	0	Потенциально Вейниково-луговая	Сосна		0.3	12
			Береза	0.8	8	0.34 ± 0.05
			Ива	1.7	24	0.66 ± 0.20
	3	Вейниково-луговая	Сосна	3.0	35	0.22 ± 0.03
			Береза	1.0	15	0.65 ± 0.31
			Осина	1.6	25	0.49 ± 0.06
			Ива	1.3	15	0.89 ± 0.38
	8	Осинник травяно-злаковый (5Ос2С2Б1Ол, ед. Е, Ив)	Сосна	1.8	36	2.12 ± 0.40
			Ель	0.4	16	0.77 ± 0.14
			Береза	2.5	44	3.67 ± 0.43
			Осина	5.2	52	3.34 ± 0.19
			Ива	0.2	4	1.25 ± 0.25
		Ольха	1	16	3.20 ± 0.33	

бирали образцы рамкой площадью 0.04 м². Детальное исследование морфологических свойств, а также расчет запасов лесных подстилок проводили согласно общепринятой методике (Шумаков, Федорова, 1979). В лабораторных условиях при исследовании компонентного состава лесные подстилки сортировали по фракциям: древесина, ветви, кора, шишки, злаки, мхи, опад кустарничков, хвоя, листья и труха. Все фракции высушивали до абсолютно-сухого состояния, с последующим взвешиванием и вычислением процентного соотношения фракций от общей массы сухого вещества. Для определения химических свойств лесных подстилок образцы, ото-

бранные ранее на каждой пробной площади в 20-кратной повторности, усредняли путем смешивания. На научном оборудовании Центра коллективного пользования ФИЦ КарНЦ РАН выполнено определение общего содержания углерода и азота (2400 Series II CHNS/O Elemental Analyzer (Perkin Elmer, США)), содержания лигнина (методом Класона в модификации Комарова) и целлюлозы (методом Кюршнера–Хоффера). Статистическая обработка данных проведена с использованием пакетов программ Statistica 10, Microsoft Excel 2007. Для выявления достоверности различий использовали критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Суццессионная смена растительности
после проведения сплошных рубок

Фоновые участки представлены сосновыми древостоями (*Pinus sylvestris* L.) с примесью березы повислой (*Betula pendula* Roth.). Ярус подлеска развит слабо и состоит из единичных экземпляров ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), ивы козьей (*Salix caprea* L.) и можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.). В живом напочвенном покрове доминантами выступают черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) и гилокиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp). В большом количестве присутствуют: вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), ожка волосистая (*Lusula pilosa* (L.) Willd.), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.), марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.) и дикранум метловидный (*Dicranum scoparium* Hedw.).

Несмотря на равные экологические условия, для фоновых участков характерны некоторые различия. В подлеске, формирующемся на подзоле, преобладает ель европейская и можжевельник обыкновенный, в то время как на подбуре — рябина обыкновенная и шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl). В живом напочвенном покрове первого экотопа присутствуют хвощ зимующий (*Equisetum hyemale* L.) и лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R. Br.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W.), кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg.) и цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.). Во втором экотопе в синузии трав встречаются достаточно редкие виды: короставник полевой (*Knautia arvensis* (L.) Coult.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.).

Применение многооперационных машин при проведении лесозаготовительных работ способствует сохранению живого напочвенного покрова и органогенных горизонтов на значительной части территории вырубке. На свежей вырубке первого экотопа наблюдается большое число всходов сосны, подроста березы и ивы, а также сохранность кустарничково-зеленомошного покрова, в то время как численность видов мохово-лишайникового яруса значительно сокращается. По истечении 3-летнего периода после рубки древостоев происходит зарастание территории травяной растительностью, среди которой преобладает иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) и вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth). Несмотря на обилие трав сплошного задернения территории не про-

исходит, и в напочвенном покрове по-прежнему преобладают светолюбивые кустарнички — черника, брусника, вереск. В мохово-лишайниковом покрове восстанавливается кладония и цетрария исландская. При достижении 8-летнего возраста древесный ярус представлен смешанным древостоем сосны и березы, осина встречается в единичных экземплярах. В живом напочвенном покрове преобладают вейник наземный и иван-чай узколистный, появляется большое количество трав: тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), полевица тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.), дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), душистый колосок обыкновенный (*Anthoxanthum odoratum* L.), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.), толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.), вероника лекарственная (*Veronica officinalis* L.). Значительно сокращается доля дикранума и кладонии, однако в большом количестве появляется новый вид — поляя понышья (*Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.).

На подбурах восстановление в первые три года после проведения рубок происходит преимущественно листовыми древесными породами — березой и осиной, всходов сосны значительно меньше. В живом напочвенном покрове чаще других доминируют вейник тростникововидный, ландыш лесной (*Convallaria majalis* L.), также присутствуют луговик извилистый (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin) и иван-чай. Доля мохово-кустарничкового яруса сокращается значительно, из видов остаются только плевроциум Шребера и гилокиум блестящий. При достижении 8-летнего возраста древостоев на территории вырубке преобладающей породой становится осина, в значительно меньшей степени присутствуют сосна обыкновенная и береза. Сдерживающим фактором роста и развития осины является зоогенный фактор — ветви молодых деревьев объедают лоси. В живом напочвенном покрове господствует травяная растительность: тысячелистник обыкновенный, дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), луговик извилистый, марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.), вейник тростникововидный, ландыш майский. Моховой покров восстанавливается медленно, возобновление хвойных пород затруднено.

Таким образом, можно сделать вывод, что на относительно бедных органическим веществом подзолах возобновление древесной растительности происходит преимущественно сосной с примесью березы, в то время как на подбурах — листовыми породами.

Мощность и запас лесных подстилок

Суццессионная смена растительности сопровождается изменением количественного и качественного состава поступающего на поверхность

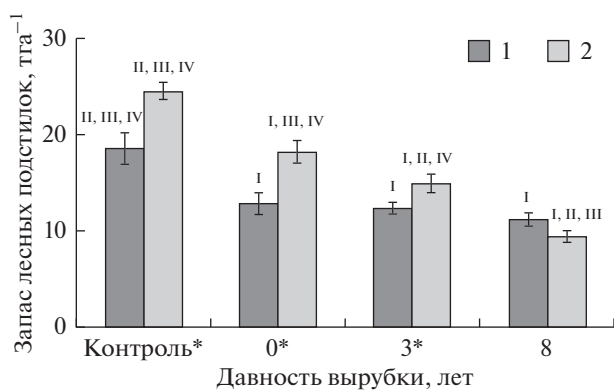


Рис. 2. Распределение запасов лесных подстилок, формирующихся на подзолах (1) и подбурах (2), на различных стадиях естественного лесовозобновления. На диаграмме указаны средние значения и их стандартные ошибки ($N = 20$). Статистически достоверные различия показателей значимы при $P \leq 0.05$ – для разных типов почв (*) и на разных стадиях сукцессий (I – контроль, II – свежая вырубка, III – 3-летняя вырубка, IV – 8-летняя вырубка).

почвы растительного опада, и, как следствие, отражается на структуре и свойствах лесных подстилок Основными показателями, характеризующими лесную подстилку, являются мощность и запас, а также агрохимические свойства: реакция среды, содержание углерода, питательных элементов и т.д. (Карпачевский, 1977; Шумаков, 1979). Показатели мощности и запасов позволяют оценить скорость разложения органических остатков.

Под сосняками черничными органомогенные горизонты представляют собой типичные для данного типа леса и климатических особенностей региона грубогумусные лесные подстилки, дифференцируемые на подгоризонты L (листовой), F (ферментации) и H (гумификации). Однако из-за различия экотопов формирование органомогенных горизонтов на пробных площадях различается. Лесная подстилка, формирующаяся под сосняком, произрастающим на подзоле, стратифицируется только на 2 подгоризонта L и F + H, мощность которых составляет 1.4 ± 0.4 и 1.8 ± 0.5 см, соответственно. Органогенный горизонт сосняка, произрастающего на подбуре, имеет иную стратификацию – три подгоризонта L, F, H. Мощность подгоризонтов варьирует в диапазонах: 2.1 ± 0.7 см – для L; 3.9 ± 0.4 см – для F, 3.4 ± 0.6 см – для H. Аккумуляция органических остатков на поверхности подбуров связана с большей увлажненностью данных участков (в среднем 67% – в L, 53% – F, 46% – H), в отличие от органомогенных горизонтов подзола (в среднем 26% – в L, 32% – F + H).

Проведение лесозаготовительных работ сопровождалось нарушением структуры лесных подстилок, на что указывает изменение мощности органомогенных горизонтов (2.2 ± 1.2 см – на

подзоле, 2.8 ± 1.9 см – на подбуре). Таким образом, степень нарушения лесных подстилок подзолов меньше, чем рыхлых органомогенных горизонтов более каменистых подбуров, где под воздействием лесозаготовительной техники наблюдается сильное перемешивание и уплотнение органомогенных горизонтов.

По истечении 3-летнего периода после проведения лесозаготовительных работ мощность лесных подстилок подзолов относительно свежей вырубki изменилась незначительно – до 2.3 ± 1.3 см, что обусловлено сохранностью зеленомошного напочвенного покрова и наличием слаборазложившихся компонентов древесного опада и порубочных остатков. В лесных подстилках подбуров напротив наблюдается снижение мощности до 2.3 ± 1.8 см. Данные изменения вызваны увеличением доли травянистой растительности в составе живого напочвенного покрова и улучшением условий для минерализации растительного материала.

К моменту смыкания древесного полога в возрасте 8 лет наблюдается уменьшение мощности лесных подстилок подзолов (2.1 ± 0.5 см) за счет изменения ботанического состава, в составе которого увеличилась доля травянистых растений. На подбурах сохраняются благоприятные условия для трансформации органического материала, что влечет за собой снижение показателей мощности органомогенных горизонтов (2.2 ± 0.6 см).

Изменение мощности подстилок в значительной степени отражается на запасах (рис. 2). По данным статистического анализа выявлено, что распределение запасов лесной подстилки в исследуемых образцах на 43% определено возрастом вырубki и на 5% – совместным действием двух факторов – типом почвы и возрастом вырубki. Статистически достоверные различия запасов лесных подстилок на подзолах и подбурах отмечены на контрольных участках и на вырубках текущего года и 3-летней давности. На подзолах статистически достоверные различия между стадиями восстановления отмечены только между контрольным участком и свежей вырубкой, в то время как на подбурах – между всеми стадиями восстановления. Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что интенсивность трансформации органических остатков в лесных подстилках подбуров протекает быстрее, чем в органомогенных горизонтах подзолов.

Проведенные ранее исследования (Бахмет, Медведева, 2013) свидетельствуют, что при механизированных посадках лесных культур, наблюдаются значительные нарушения органомогенных и верхних минеральных горизонтов подзолов иллювиально-железистых. Авторы отмечают, что с увеличением давности рубок постепенно возрастает мощность и запасы органомогенных горизонтов,

Таблица 4. Содержание различных компонентов в лесных подстилках, формирующихся на подзолах (% от сухой массы)

Фракция	Контроль	Свежая	3 года	8 лет
Пассивные фракции				
Древесина	6.3 ± 2.7	11.5 ± 5.5*	9.7 ± 5.5	7.6 ± 2.0
Ветви	6.5 ± 2.2	9.0 ± 3.0*	7.6 ± 2.6	5.2 ± 1.8*
Кора	4.5 ± 1.9	9.0 ± 2.4*	8.1 ± 2.6	5.5 ± 1.5*
Шишки	7.9 ± 2.4	10.3 ± 6.3	9.0 ± 2.4	4.2 ± 1.1*
Активные фракции				
Злаки	1.1 ± 0.7	0.9 ± 0.4	3.8 ± 1.1*	4.0 ± 0.9*
Мхи	7.2 ± 2.0	4.5 ± 0.6*	3.2 ± 1.7	3.0 ± 1.3*
Опад кустарничков	3.6 ± 1.7	2.6 ± 0.9*	3.4 ± 1.5	2.9 ± 1.1
Хвоя	6.7 ± 1.8	10.5 ± 2.9*	6.6 ± 2.3*	8.0 ± 1.6
Листья	1.1 ± 0.7	2.6 ± 0.9*	2.5 ± 0.9	4.5 ± 0.9*
Труха	54.9 ± 7.4	39.1 ± 19.4*	46.2 ± 17.8	55.1 ± 14.0*
Отношение пассивных фракций к активным	25.2/74.8	39.8*/60.2*	34.3/65.7	22.5*/77.5*

Примечание. $x \pm M$ – среднее значение и его ошибка; $N = 20$;

* Различия значимы при $P \leq 0.05$.

значения которых варьируют в более широких диапазонах относительно почв вырубок, находящихся в процессе естественного лесовозобновления.

Компонентный состав лесных подстилок

Для лесных подстилок фоновых участков характерно преобладание активных фракций над пассивными, что обусловлено преобладанием хорошо трансформированных растительных остатков в подгоризонтах F и H (F + H) над слабо трансформированным материалом в горизонте L. Однако в компонентном составе подстилок сосняка, произрастающего на подзоле (табл. 4), содержание пассивных фракций значительно больше, чем в органогенных горизонтах подбуров (табл. 5). Данные различия, вероятнее всего, обусловлены степенью увлажнения почв, поскольку в отсутствие достаточного увлажнения увеличивается опад древесных пород.

В ходе проведения лесозаготовительных работ на поверхность почвы поступает значительное количество порубочных остатков (древесина > кора > ветви > шишки), что влечет за собой увеличение доли пассивных фракций в компонентном составе лесных подстилок исследуемых почв. По истечении 3-летнего периода с момента проведения рубок изменение компонентного состава органогенных горизонтов подзолов не происходит, в то время как в составе лесных подстилок подбуров отмечается увеличение активных фракций, что обусловлено появлением в напочвенном покрове травянистых растений. Из порубочных и древесных остатков лучше разлагается хвоя и ветви, в то время как потери по массе коры и древе-

сины минимальны. При достижении 8-летнего возраста древостоев в компонентном составе подстилок возрастает доля активных фракций, во-первых, вследствие увеличения фракции трухи, вызванной разложением древесных и порубочных остатков, во-вторых – в связи с поступлением свежего опада. В первом экотопе накопление происходит преимущественно за счет опада хвойных пород, в то время как во втором – за счет растительных остатков лиственных пород и злаков. В целом в условиях высокой каменистости и влажности трансформация органических остатков протекает быстрее. В лесных подстилках подбуров увеличение фракции трухи идет интенсивнее, чем в подзолах.

Данные компонентного состава лесных подстилок подзолов фоновых участков хорошо сопоставимы с результатами исследований, проводимых ранее в Карелии (Морозова, Федорец, 1992; Бахмет, 1999), однако полученные нами данные имеют некоторые отличия. Так, по результатам нашего исследования доля хорошо разложившихся фракций в подгоризонтах подстилок оцениваются в 56.9%, в то время как у других авторов среднем составляет 65–70%. Кроме того, полученные ранее другими авторами данные по содержанию фракций хвои (4–6%), веток (3–6%) и шишек (4–5%) несколько ниже, чем полученные в ходе нашего исследования.

Биохимический состав лесных подстилок

Поступающий на поверхность почвы органический материал подвергается процессам минерализации и гумификации. О скорости минера-

Таблица 5. Содержание различных компонентов в лесных подстилках, формирующихся на подбурях (% от сухой массы)

Фракция	Контроль	Свежая	3 года	8 лет
Пассивные фракции				
Древесина	3.5 ± 1.1	10.1 ± 5.8*	8.4 ± 3.4	2.0 ± 0.6*
Ветви	4.3 ± 1.0	8.6 ± 5.3*	5.5 ± 2.0	4.8 ± 1.3*
Кора	5.1 ± 1.5	10.4 ± 7.6*	9.0 ± 3.2	5.1 ± 2.0*
Шишки	5.0 ± 1.9	6.2 ± 1.9	5.0 ± 1.5	1.0 ± 0.3*
Активные фракции				
Злаки	2.3 ± 0.7	3.5 ± 1.2*	5.5 ± 1.0*	8.2 ± 4.1*
Мхи	7.3 ± 1.8	3.0 ± 0.9*	1.1 ± 0.4*	5.8 ± 1.1*
Опад кустарничков	2.5 ± 0.6	1.7 ± 0.6*	1.5 ± 0.9	2.6 ± 0.7*
Хвоя	6.7 ± 2.0	9.6 ± 2.9*	5.5 ± 2.6*	3.5 ± 1.0*
Листья	3.0 ± 1.3	3.0 ± 0.9	2.8 ± 0.8	5.9 ± 1.6*
Труха	60.5 ± 18.1	44.1 ± 14.5*	55.9 ± 12.2*	61.1 ± 12.3
Отношение пассивных фракций к активным	17.8/85.2	35.2*/64.8*	26.8*/73.2*	13.0*/87.0*

Примечание. $x \pm M$ – среднее значение и его ошибка; $N = 20$;

* Различия значимы при $P \leq 0.05$.

лизации можно судить по отношению общего углерода к азоту (C : N). Для лесных подстилок ненарушенных сосновых древостоев и ранних этапов возобновления отношение азота к углероду указывает на невысокую степень минерализации органического вещества. В целом показатели варьируют в пределах 30–45%, однако значения в первом сукцессионном ряду несколько выше, чем во втором. При достижении 8-летнего возраста наблюдается улучшение условий минерализации, отношение C : N в лесных подстилках подзолов сужается до 28, подбуров – до 20. Изменения происходят за счет увеличения микробиологиче-

ской активности, которая сопровождается интенсивным потреблением азота.

Оценить степень гумификации органического вещества в лесных подстилках позволяет содержание целлюлозы и лигнина, поскольку данные компоненты обладают относительной устойчивостью к разложению и являются основным источником образования гумусовых кислот. В ходе исследования выявлено, что на контрольных участках в органогенных горизонтах подзолов доля целлюлозы и лигнина ниже, что свидетельствует о более интенсивной трансформации органических остатков в подстилках первого экотопа.

Как было отмечено выше, проведение лесозаготовительных работ в значительной степени повлияло на структуру лесных подстилок, что, в свою очередь, отразилось на содержании целлюлозы и лигнина, показатели которых несколько ниже данных контрольных участков (рис. 3, 4). По истечении 3-летнего периода в органогенных горизонтах подбуров наблюдается резкое снижение показателей, что указывает на более интенсивную трансформацию органических остатков по сравнению с показателями органогенных горизонтов подзолов. На данном этапе различия в скорости трансформации растительных остатков в лесных подстилках обусловлены увеличением в компонентном составе органогенных горизонтов опада живого напочвенного покрова и листовых пород. По истечении 8-летнего периода различия показателей в составе лесных подстилок подзолов и подбуров нивелируются и скорость трансформации органического вещества уравнивается.

Таким образом, в лесных подстилках подбуров наилучшие условия гумификации отмечены на

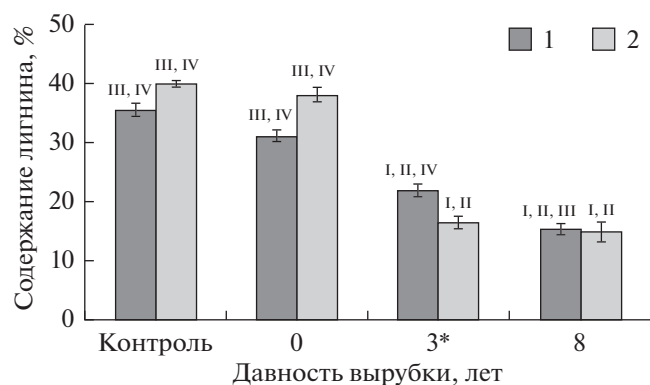


Рис. 3. Содержание целлюлозы в лесных подстилках, формирующихся на подзолах (1) и подбурях (2), на различных стадиях естественного лесовозобновления. На диаграмме указаны средние значения и их стандартные ошибки ($N = 20$). Статистически достоверные различия показателей значимы при $P \leq 0.05$ – для разных типов почв (*) и на разных стадиях сукцессий (I – контроль, II – свежая вырубка, III – 3-летняя вырубка, IV – 8-летняя вырубка).

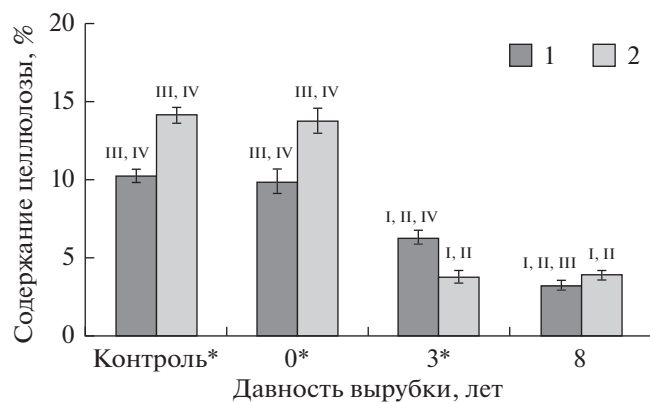


Рис. 4. Содержание лигнина в лесных подстилках, формирующихся на подзолах (1) и подбурах (2), на различных стадиях естественного лесовозобновления. На диаграмме указаны средние значения и их стандартные ошибки ($N = 20$). Статистически достоверные различия показателей значимы при $P \leq 0.05$ — для разных типов почв (*) и на разных стадиях сукцессий (I — контроль, II — свежая вырубка, III — 3-летняя вырубка, IV — 8-летняя вырубка).

вырубке 3-летней давности, в органогенных горизонтах подзолов — под смешанным древостоем 8-летнего возраста. По данным статистического анализа установлено, что содержание лигнина в исследуемых образцах на 84% определено возрастом вырубki и на 5% — совместным действием двух факторов (тип почвы и давность вырубki), в то время как содержание целлюлозы — на 82 и 9%, соответственно.

Полученные ранее сведения об изменении содержания целлюлозы и лигнина в лесных подстилках подзолов в процессе искусственного лесовосстановления (Бахмет, Медведева, 2013) показывают, что после проведения лесозаготовительных работ процессы трансформации органического вещества заторможены. Установлено, что минимальные значения данных компонентов отмечены в органогенных горизонтах 7-летних культур. Можно сделать вывод, что темпы восстановления лесных подстилок на ранних этапах лесовозобновления при естественном и искусственном восстановлении совпадают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований получены новые данные о свойствах лесных подстилок после проведения сплошных рубок древостоев с применением многооперационных машин и на различных стадиях естественного лесовозобновления. Установлено, что естественное возобновление древесных пород на альфегумусовых почвах, формирующихся на песчаных отложениях и глинистых сланцах, протекает различно. На подзолах иллювиально-железистых песчаных формируются смешанные сосновые древостои с

большой примесью березы, в живом напочвенном покрове быстро восстанавливается покрытие мхов, в травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника, вереск и майник. На ранних этапах лесовозобновления на подбурах формируются преимущественно лиственные насаждения, представленные осиною и березой. В живом напочвенном покрове доминируют вейник лесной и малина, моховой покров восстанавливается медленно, возобновление хвойных пород затруднено.

Формирование лесных подстилок, их структура и свойства в значительной степени зависят от видового состава и продуктивности древостоев. Показатели лесных подстилок фоновых участков хорошо коррелируют с данными, полученными другими авторами ранее. После проведения лесозаготовительных работ радикального изменения морфологического строения органогенных горизонтов на большей части территории вырубki не происходит. При этом в местах воздействия лесозаготовительной техники мощность и запасы лесных подстилок подбура варьировали в более широких диапазонах относительно органогенных горизонтов подзола, что указывает на большую степень нарушения структуры лесных подстилок второго экотопа. Наименьшие значения вышеперечисленных показателей отмечены под производным древостоем 8-летнего возраста, произрастающего на подзоле, в то время как на подбуре — под вырубкой 3-летней давности.

В ходе проведения лесозаготовительных работ на поверхность почвы поступает значительное количество порубочных остатков, что влечет за собой увеличение пассивных фракций в компонентном составе органогенных горизонтов исследуемых почв. На всех этапах послерубочных сукцессий наблюдается сужение отношения пассивных и активных фракций в компонентном составе лесных подстилок, как подзолов, так и подбуров. Данные изменения вызваны, во-первых, увеличением количества легкоразлагаемых фракций лиственных пород и травянистых растений, во-вторых, — разложением древесных и порубочных остатков, сопровождающихся образованием трухи.

Трансформация органического материала в лесных подстилках сопровождается изменением биохимического состава органического вещества. После проведения лесозаготовительных работ содержание лигнина и целлюлозы в органогенных горизонтах свежих вырубок относительно контрольных участков не наблюдается. С увеличением периода после проведения рубок уменьшение содержания лигнина и целлюлозы в лесных подстилках подзолов протекает линейно, в то время как в органогенных горизонтах подбуров наблюдается резкая деградация компонентов в первые три года после проведения рубок. По истечении 8-летнего периода различия показателей

в составе лесных подстилок подзолов и подбуров нивелируются, и скорость трансформации органического вещества уравнивается.

Таким образом, улучшение условий для трансформации органического материала наблюдается с появлением в напочвенном покрове листовых пород и травянистых растений, жизнеспособность которых во многом зависит от обогащенности почв органическим веществом.

Сравнение морфологических и биохимических свойств лесных подстилок подзолов на ранних этапах естественного и искусственного возобновления свидетельствует, что темпы восстановления органогенных горизонтов совпадают. Так, наибольшая трансформация органического вещества лесных подстилок подзолов происходит примерно в один и тот же период – 7-летний возраст культур и 8-летний возраст производных древостоев, в то время как в лесных подстилках подбуров наибольшая интенсивность процессов гумификации и минерализации органического вещества наблюдается при достижении древостоями 3-летнего возраста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахмет О.Н.* Органопроектирование лесных почв Карелии: Дис. ... канд. биол. наук 03.00.27. М., 1999. 138 с.
- Бахмет О.Н.* Структурно-функциональная организация органопроектирования почв лесных экосистем Северо-Запада России: Дис. ... д-ра. биол. наук 03.00.27. Петрозаводск, 2014. 350 с.
- Бахмет О.Н., Медведева М.В.* Изменение свойств почв Карелии в процессе искусственного лесовосстановления // Лесоведение. 2013. № 3. С. 38–45.
- Вдовиченко В.А., Бахмет О.Н.* Влияние сплошных рубок леса на трансформацию органического вещества почв Карелии // Известия Уфимского НЦ РАН. 2017. № 3(1). С. 41–44.
- Вдовиченко В.А., Бахмет О.Н., Ткаченко Ю.Н.* Начальные этапы восстановления почв на коренных горных породах после рубок сосновых древостоев // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 6(159). С. 37–41.
- Волков А.Г.* Пространственная структура лесной подстилки в еловых экосистемах северной подзоны тайги: Дис. ... канд. биол. наук 03.02.08, Архангельск, 2015. 130 с.
- Григорьев И.В., Жукова А.И., Григорьева О.И., Иванов А.В.* Средооформляющие технологии разработки лесосек в условиях Северо-Западного региона Российской Федерации. Санкт-Петербург: Изд-во Лесотехнической академии, 2008. 176 с.
- Дымов А.А.* Почвы послерубочных, постпирогенных и постагрогенных лесных экосистем Северо-Востока Европейской части России: Дис. ... д-ра. биол. наук 03.02.13, 03.02.08. М., 2018. 286 с.
- Дымов А.А., Милановский Е.Ю., Лаптева Е.М.* Изменение почв и почвенного органического вещества в процессе естественного лесовозобновления после рубки сосняка бруснично-зеленомошного // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2012. № 2. С. 67–72.
- Егорова Н.В., Куликова В.К.* Влияние различных способов механизированных рубок леса на плодородие почв Южной Карелии // Плодородие почв Карелии. М.: Наука. 1965. С. 144–158.
- Зябченко С.С., Загуральская Л.М., Лазарева И.П.* Динамика экологических процессов на сплошных концентрированных вырубках северной Карелии // Лесоведение. 1988. №3. С. 3–10.
- Ильина Т.М., Сапожников А.П.* Лесные подстилки как компонент лесного биогеоценоза // Вестник КрасГАУ. 2007. № 5. С. 45–48.
- Ильинцев А.С., Быков Ю.С., Солдатова Д.Н., Богданов А.П., Ершов Р.А.* Воздействие современной лесозаготовительной техники на физические свойства почвы в северной тайге Архангельской области // Антропогенная трансформация природной среды. 2018. № 4. С. 153–155.
- Ильинцев А.С., Третьяков С.В., Наквасина Е.Н., Амосова И.Б., Алейников А.А., Богданов А.П.* Влияние длительно-постепенных рубок в смешанных сосновых насаждениях на естественное лесовозобновление, живой напочвенный покров и некоторые свойства верхних горизонтов почвы // Лесотехнический журн. 2017. Т. 7. № 3(27). С. 85–99.
- Карпачевский Л.О.* Подстилка – особый биогоризонт лесного биогеоценоза // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. Москва: Наука, 1988. С. 88–89.
- Лазарева И.П., Вуоримаа Т.А.* Влияние сплошных рубок леса на свойства песчаных подзолов Северной Карелии // Лесоводственные и экологические последствия рубок в лесах Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1986. С. 61–79.
- Лаптева Е.М., Втюрин Г.М., Бобкова К.С., Каверин Д.А., Дымов А.А., Симонов Г.А.* Изменение почв и почвенного покрова еловых лесов после сплошнолесосечных рубок // Сибирский лесной журн. 2015. № 5. С. 64–76.
- Морозова Р.М.* Изменение процессов почвообразования под влиянием концентрированных рубок леса // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. 1964а. С. 55–73.
- Морозова Р.М., Федорец Н.Г.* Современные процессы почвообразования в хвойных лесах Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 1992. 284 с.
- Назарова Л.Е.* Климат // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 2003. С. 6–8.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э.* Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов // Лесоведение. 2015. № 3. С. 214–222.
- Решетникова Т.В.* Лесные подстилки как депо биогенных элементов // Вестник КрасГАУ. 2011. № 12. С. 74–81.
- Рыжова И.М., Подвезенная М.А.* Пространственная вариативность запасов органического углерода в почвах лесных и степных биогеоценозов // Почвоведение. 2008. № 12. С. 1429–1437.
- Смирнов А. П., Смирнов А. А., Монгуш Б. А.* Естественное лесовозобновление на вырубках Ленинградской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2018. С. 66–83.
- Федорец Н.Г.* Антропогенная трансформация подзолистых почв после рубки сосновых древостоев // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспек-

- ты: Матер. междунар. науч.-практ. конф. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН. 2004. С. 187–191.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Шумаков В.С., Фёдорова Е.Л. Методические рекомендации по определению запасов лесной подстилки и ее зольности при лесоводственных исследованиях. М.: Всесоюз. НИИ лесн. хоз-ва, 1979. 38 с.
- Bonan G.B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests // *Science*. 2008. V. 320. № 5882. P. 1444–1449.
- Clarke N., Gundersen P., Jönsson-Belyazid U., Kjønaas O.J., Persson T., Sigurdsson B.D., Stupak I., Vesterdal L. Influence of different tree-harvesting intensities on forest soil carbon stocks in boreal and northern temperate forest ecosystems // *Forest Ecology & Management*. 2015. V. 351. P. 9–19.
- Falsone G., Celi L., Caimi A., Simonov G., Bonifacio E. The effect of clear cutting on podzolisation and soil carbon dynamics in boreal forests (Middle Taiga zone, Russia) // *Geoderma*. 2012. № 177–178. P. 27–38.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkinen K., Byrne K.A. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? // *Geoderma*. 2007. № 137. P. 253–268.
- Kauppi P.E. New, low estimate for carbon stock in global forest vegetation based on inventory data // *Silva Fennica*. 2003. V. 37. № 4. P. 451–457.
- Lal R. Forest soils and carbon sequestration // *Forest Ecology & Management*. 2005. V. 220. № 1–3. P. 242–258.
- Nave L.E., Vance E.D., Swanston C.W., Curtis P.S. Harvest impact on soil carbon storage in temperate forest // *Forest Ecology & Management*. 2010. V. 259. P. 857–866.
- Palviainen M., Finér L., Kurka A.-M., Mannerkoski H., Piirainen S., Starr M. Decomposition and nutrient release from logging residues after clear-cutting of mixed boreal forest // *Plant Soil*. 2004. V. 263. № 1. P. 53–67.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A. A large and persistent carbon sink in the world's forests // *Science*. 2011. V. 333. № 6045. P. 988–993.
- Piirainen S., Finér L., Starr M. Changes in forest floor and mineral soil carbon and nitrogen stocks in a boreal forest after clear-cutting and mechanical site preparation // *European J. Soil Science* 2015. V. 66. № 4. P. 735–743.
- Ponge J.F. Humus forms in terrestrial ecosystems: framework to biodiversity // *Soil Biology & Biochemistry*. 2003. V. 35. № 7. P. 935–945.
- Scharlemann J.P., Tanner E.V., Hiederer R., Kapos V. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool // *Carbon Management*. 2014. V. 5. № 1. P. 81–91.
- Smolander A., Heiskanen J. Soil N and C transformations in two forest clear-cuts during three years after mounding and inverting // *Canadian J. Soil Science*. 2007. V. 87. P. 251–258.
- Smyth C.E., Stinson G., Neilson E., Lempriere T.C., Hafer M., Rampley G.J., Kurz W.A. Quantifying the biophysical climate change mitigation potential of Canada's forest sector // *Biogeosciences*. 2014. V. 11. P. 3515–3529.

Forest Litter Layer Properties on the Early Stages of Natural Regrowth after Clear Cuts in Karelian Middle Taiga

V. A. Dolgaya^{1,*} and O. N. Bakhmet¹

¹Complex studies department of the Karelian Research Centre of the RAS, Pushkinskaya st. 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

*E-mail: dolgaya.veronika@gmail.com

The relevance of this work is justified by the need to study the major regularities of changes in the properties of forest litters of alfehumus soils formed on various soil-forming rocks on the early stages of reforestation after clear cuts in pine stands. The study objects were two chronological series of felling sites (of the current year, 3 and 8 years ago). The soils of the test plots are represented by alfehumus soils - podburs and podzols. It has been established that on podburs formed on clay slates, reforestation process includes the settlement of deciduous species, while on podzols formed on fluvioglacial sands, forests are being renewed with pine. In the living part of ground layer, the proportion of herbaceous plants increases: on podburs – after a 3-year period, on podzols - after 8 years. During the course of the study, it was revealed that the use of multi-operational machines contributes to the preservation of the living ground layer and forest litter in a significant part of the felling area. The logging equipment had a greater impact on the properties of organogenic horizons of podburs, with thickness varying in wider ranges relative to litters formed on podzols. With the introduction of deciduous species and herbaceous plants, the proportion of rapidly decomposing fractions in the litter increased, which affected the other litter layer properties. The smallest values of the thickness of organogenic horizons, of the content of lignin and cellulose in them, as well as the narrower ratio of passive and active fractions, were found in the litters of podburs in a 3-year-old felling site and under 8-year-old secondary stands growing on podzols. These indicators show that a more intense transformation of organic material occurs in the litter layers of podburs than in the organogenic horizons of podzols. Thus, an improvement in the conditions for the transformation of organic material is tied to the introduction of deciduous species and herbaceous plants to the ground layer, their viability largely depending on the enrichment of soils with organic matter.

Keywords: boreal forests, reforestation, podzol, podbur, litter store, composition, biochemical properties.

Acknowledgements: The study was carried out within a framework of the State Contract with KRC of 2019–2021.

REFERENCES

- Bakhmet O.N., Medvedeva M.V., *Izmenenie svoistv pochv Karelii v protsesse iskusstvennogo lesovosstanovleniya* (Changes in soil properties at different stages of artificial reforestation in Karelia), *Lesovedenie*, 2013, No. 3, pp. 38–45.
- Bakhmet O.N., *Organoprofilii lesnykh pochv Karelii. Diss. kand. biol. nauk* (Organoprofiles of forest soils in Karelia. Candidate's biol. sci. thesis), M., 1999, 138 p.
- Bakhmet O.N., *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya organoprofilei pochv lesnykh ekosistem Severo-Zapada Rossii. Diss. d-ra. biol. nauk* (Structural and functional organization of organoprofiles of soils of forest ecosystems in the North-West of Russia. Doctor's biol. sci. thesis), Petrozavodsk, 2014, 350 p.
- Bonan G.B., Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests, *Science*, 2008, Vol. 320, No. 5882, pp. 1444–1449.
- Clarke N., Gundersen P., Jönsson-Belyazid U., Kjønaas O.J., Persson T., Sigurdsson B.D., Stupak I., Vesterdal L., Influence of different tree-harvesting intensities on forest soil carbon stocks in boreal and northern temperate forest ecosystems, *Forest Ecology & Management*, 2015, Vol. 351, pp. 9–19.
- Dymov A.A., Lapteva E.M., Milanovskiy E.Y., *Izmenenie pochv i pochvennogo organicheskogo veshchestva v protsesse estestvennogo lesovozobnovleniya posle rubki sosnyaka brusnichno-zelenomoshnogo* (Soil and soil organic matter changes during natural reforestation after felled cowberry-green moss pine forest), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2012, No. 2(85), pp. 67–72.
- Dymov A.A., *Pochvy poslerubochnykh, postpyrogennykh i postagrogennykh lesnykh ekosistem Severo-Vostoka Evropeiskoi chasti Rossii. Diss. d-ra. biol. nauk* (Soils of post-cutting, post-pyrogenic and post-agrogenic forest ecosystems in the North-East of the European part of Russia. Doctor's biol. sci. thesis), M., 2018, 286 p.
- Egorova N.V., Kulikova V.K., *Vliyanie razlichnykh sposobov mekhanizirovannykh rubok lesa na plodorodie pochv Yuzhnoi Karelii* (Influence of various methods of mechanized forest felling on soil fertility in South Karelia), In: *Plodorodie pochv Karelii* (Soil fertility of Karelia), M.: Nauka, 1965, pp. 144–158.
- Falsone G., Celi L., Caimi A., Simonov G., Bonifacio E., The effect of clear cutting on podzolisation and soil carbon dynamics in boreal forests (Middle Taiga zone, Russia), *Geoderma*, 2012, No. 177–178, pp. 27–38.
- Fedorets N.G., *Antropogennaya transformatsiya podzolistykh pochv posle vyrubki sosnovykh drevostoev* (Anthropogenic transformation of podzolic soils after cutting pine stands), *Anthropogenic transformation of taiga ecosystems of Europe: ecological, resource and economic aspects*, Proc. International Research and Practice Conference, Petrozavodsk, Petrozavodsk: Izd-vo Karel'skogo NTs RAN, 2004, pp. 187–191.
- Grigor'ev I.V., Zhukova A.I., Grigor'eva O.I., Ivanov A.V., *Sredoshchadyashchie tekhnologii razrabotki lesosek v usloviyakh Severo-Zapadnogo regiona Rossiiskoi Federatsii* (Environmentally friendly technologies for the development of cutting areas in the North-West region of the Russian Federation), St. Petersburg: Izd-vo Lesotekhnicheskoi akademii, 2008, 176 p.
- Il'ina T.M., Sapozhnikov A.P., *Lesnye podstilki kak komponent lesnogo biogeotsenoza* (Forest litter as a component of forest biogeocenosis), *Vestnik KrasGAU*, 2007, No. 5, pp. 45–48.
- Il'intsev A.S., Bykov Y.S., Soldatova D.N., Bogdanov A.P., Ershov R.A., *Vozdeistvie sovremennoi lesozagotovitel'noi tekhniki na fizicheskie svoistva pochvy v severnoi taige Arkhangel'skoi oblasti* (Influence of modern logging on the physical properties of soil in the northern taiga forest of Arkhangel'sk region), *Antropogennaya transformatsiya prirodnoi sredy*, 2018, No. 4, pp. 153–155.
- Il'intsev A.S., Tret'yakov S.V., Nakvasina E.N., Amosova I.B., Aleinikov A.A., Bogdanov A.P., *Vliyanie dlitel'no-postepennykh rubok v smeshannykh sosnovykh nasazhdeniyakh na estestvennoe lesovozobnovlenie, zhivoi napochvennyi pokrov i nekotorye svoistva verkhnykh gorizontov pochvy* (The effect of long-term, gradual felling in mixed pine stands for natural regeneration, living ground cover and some properties of the upper soil horizons), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 7, No. 3(27), pp. 85–99.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkinen K., Byrne K.A., How strongly can forest management influence soil carbon sequestration?, *Geoderma*, 2007, No. 137, pp. 253–268.
- Karpachevskii L.O., *Podstilka – osobyi biogorizont lesnogo biogeotsenoza* (Litter is a special biohorizon of forest biogeocenosis), In: *Rol' podstilki v lesnykh biogeotsenozakh* (The role of litter in forest biogeocenoses), M.: Nauka, 1988, pp. 88–89.
- Kauppi P.E., New, low estimate for carbon stock in global forest vegetation based on inventory data, *Silva Fennica*, 2003, Vol. 37, No. 4, pp. 451–457.
- Lal R., Forest soils and carbon sequestration, *Forest Ecology and Management*, 2005, Vol. 220, No. 1–3, pp. 242–258.
- Lapteva E.M., Vtyurin G.M., Bobkova K.S., Kaverin D.A., Dymov A.A., Simonov G.A., *Izmenenie pochv i pochvennogo pokrova elovykh lesov posle sploshnolesosechnykh rubok* (Soil and soil cover changes in spruce forests after final logging), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 5, pp. 64–76.
- Lazareva I.P., Vuorimaa T.A., *Vliyanie sploshnykh rubok lesa na svoistva peschanykh podzolov Severnoi Karelii* (Impact of clearcutting on the properties of sandy podzols in North Karelia), In: *Lesovodstvennye i ekologicheskie posledstviya rubok v lesakh Karelii* (Silvicultural and ecological consequences of felling in the forests of Karelia), Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1986, pp. 61–79.
- Morozova R.M., Fedorets N.G., *Sovremennyye protsessy pochvoobrazovaniya v khvoinykh lesakh Karelii* (Acting soil forming processes in coniferous forests of Karelia), Petrozavodsk: Izd-vo KarNTs RAN, 1992, 283 p.
- Morozova R.M., *Izmenenie protsessov pochvoobrazovaniya pod vliyaniem kotsentrirovannykh rubok lesa* (Changes in soil formation processes under the influence of concentrated forest felling), In: *Vozobnovlenie lesa na vyrubkakh i vyrashchivanie seyantsev v pitomnikakh* (Regeneration of cut-over stands and growing seedlings in nurseries), Petrozavodsk, 1964, pp. 55–73.
- Nave L.E., Vance E.D., Swanston C.W., Curtis P.S., Harvest impact on soil carbon storage in temperate forest, *Forest Ecology & Management*, 2010, Vol. 259, No. 857–866.
- Nazarova L.E., *Klimat* (Climate), In: *Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobshchestva, vidy* (Diversi-

- ty of Karelia biota: conditions of formation, communities, species), Petrozavodsk: Izd-vo Karel'skogo NTs RAN, 2003, pp. 6–8.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Metodicheskie podkhody k otboru obraztsov lesnoi podstilki s uchedom mozaichnosti lesnykh biogeotsenozov (Methodology of forest litter sampling taking into account the patchiness of forest biogeocoenoses), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 214–221.
- Palviainen M., Finér L., Kurka A.-M., Mannerkoski H., Piirainen S., Starr M., Decomposition and nutrient release from logging residues after clear-cutting of mixed boreal forest, *Plant Soil*, 2004, Vol. 263, No. 1, pp. 53–67.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.L., Shvidenko A., Lewis S.L., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Pacala S.W., McGuire A.D., Piao S., Rautiainen A., Sitch S., Hayes D., A large and persistent carbon sink in the World's forests, *Science*, 2011, Vol. 333, No. 6045, pp. 988–993.
- Piirainen S., Finér L., Starr M., Changes in forest floor and mineral soil carbon and nitrogen stocks in a boreal forest after clear-cutting and mechanical site preparation, *European J. Soil Science*, 2015, Vol. 66, No. 4, pp. 735–743.
- Ponge J.F., Humus forms in terrestrial ecosystems: framework to biodiversity, *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, Vol. 35, No. 7, pp. 935–945.
- Reshetnikova T.V., Lesnye podstilki kak depo biogenykh elementov (Forest litters as the biogenic element depo), *Vestnik KrasGAU*, 2011, No. 12, pp. 74–81.
- Ryzhova I.M., Podvezennaya M.A., Spatial variability of the organic carbon pool in soils of forest and steppe biogeocoenoses, *Eurasian soil science*, 2008, Vol. 41, No. 12, pp. 1260–1267.
- Scharlemann J.P.W., Tanner E.V.J., Hiederer R., Kapos V., Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool, *Carbon Management*, 2014, Vol. 5, No. 1, pp. 81–91.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Shumakov V.S., Fedorova E.L., *Metodicheskie rekomendatsii po opredeleniyu zapasov lesnoi podstilki i ee zol'nosti pri lesovodstvennykh issledovaniyakh* (Guidelines for determining the reserves of forest litter and its ash content in silvicultural research), M.: Vsesoyuz. NII lesn. khoz-va, 1979, 38 p.
- Smirnov A.P., Smirnov A.A., Mongush B.A., Estestvennoe lesovozobnovlenie na vyrubkakh Leningradskoi oblasti (Forest regeneration on the felling of the Leningrad region), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2018, pp. 66–83.
- Smolander A., Heiskanen J., Soil N and C transformations in two forest clear-cuts during three years after mounding and inverting, *Canadian Journal of Soil Science*, 2007, Vol. 87, No. 251–258.
- Smyth C.E., Stinson G., Neilson E., Lempriere T.C., Hafer M., Rampley G.J., Kurz W.A., Quantifying the biophysical climate change mitigation potential of Canada's forest sector, *Biogeosciences*, 2014, Vol. 11, pp. 3515–3529.
- Vdovichenko V.A., Bakhmet O.N., Tkachenko Y.N., Nachal'nye etapy vosstanovleniya pochv na korennykh gornykh porodakh posle rubok osnovnykh drevostoev (Early stages of soil recovery on rock formations after pine stands' clear-cuttings), *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2016, No. 6(159), pp. 37–41.
- Vdovichenko V.A., Bakhmet O.N., Vliyanie sploshnykh rubok lesa na transformatsiyu organicheskogo veshchestva pochv Karelii (Impact of forest cuttings on transformation of soil organic matter in Karelia), *Izvestiya Ufimskogo NTs RAN*, 2017, No. 3(1), pp. 41–44.
- Volkov A.G., *Prostranstvennaya struktura lesnoi podstilki v elovykh ekosistemakh severnoi podzony taigi. Diss. kand. biol. nauk* (Spatial structure of forest litter in spruce ecosystems of the northern taiga subzone. Candidate's biol. sci. thesis), Arkhangelsk: 2015, 130 p.
- Zyabchenko S.S., Zagural'skaya L.M., Lazareva I.P., Dinamika ekologicheskikh protsessov na sploshnykh kontsentrirovannykh vyrubkakh severnoi Karelii (Dynamics of ecological processes in extensive clear felled areas of Northern Karelia), *Lesovedenie*, 1988, No. 3, pp. 3–10.

УДК 631.461+574.45

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ В ПОЯСЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

© 2021 г. О. Н. Горобцова^{а,*}, Т. С. Улигова^а, Ф. В. Гедгафова^а, Р. Х. Темботов^а, Е. М. Хакунова^а

^аИнститут экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН,
ул. И. Арманд, 37-а, Нальчик, Кабардино-Балкарская Республика, 360000 Россия

*E-mail: ecology_lab@mail.ru

Поступила в редакцию 07.06.2018 г.

После доработки 06.12.2018 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Биологические показатели характеризуют состояние почвенной системы, ее способность к выполнению экологических функций. Их определение особенно актуально в условиях горных ландшафтов, где возрастающее антропогенное воздействие (вырубка леса, повышение рекреационной нагрузки) приводит к быстрому, а иногда необратимому изменению почвенных свойств и нарушению стабильности лесного биогеоценоза. Основная цель работы состояла в определении параметров и общего уровня биологической активности основных типов горных почв – бурые лесные глеевые, серые лесные, дерново-карбонатные, формирующие почвенный покров пояса широколиственных лесов терского варианта поясности Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарии). Проведен анализ профильного распределения биотических показателей, а также определены их средние значения в верхних горизонтах (0–20 см) изученных горных почв. Общий уровень биологической активности охарактеризован на основе интегрального показателя эколого-биологического состояния почв (ИПЭБСП, %), суммирующего изученные биологические характеристики. Показано, что максимальный уровень профильной биологической активности наблюдается в горных дерново-карбонатных почвах, который на 59–41% превышает аналогичный показатель остальных типов. Биологическая активность верхних горизонтов, определенная по ИПЭБСП (отн. %) убывает в следующем ряду: *горные дерново-карбонатные (100%) > горные бурые лесные глеевые (64%) > горные серые лесные (55%)*. Проведенные исследования показывают, что формирование общего уровня биологической активности определяется характером напочвенного растительного покрова и спецификой почвообразовательных процессов, образующих тот или иной почвенный тип.

Ключевые слова: Центральный Кавказ, лесные почвы, гумус, микробная биомасса, ферментативная активность, интегральный показатель эколого-биологического состояния.

DOI: 10.31857/S0024114821010046

Высотная поясность является мощным механизмом формирования биологического разнообразия горных территорий, оказывающим влияние на специфику биотического и почвенного покрова как равнин, так и гор Кавказа (Соколов, Темботов, 1989). Восточная часть Центрального Кавказа (бассейн р. Черек) относится к терскому варианту поясности, в котором пояс широколиственных лесов занимает высотные пределы 500–1700 м над ур. моря. Терский вариант граничит с эльбрусским по линии Дыхтау–Каракаяя – нижнее течение р. Баксан. Более сухой и континентальный климат эльбрусского варианта обуславливает ксерофитизацию практически всех ландшафтов и является причиной отсутствия пояса широколиственных лесов в его поясном спектре. В условиях сравнительно более мягкого и влажного климата терского варианта этот пояс хорошо выражен и имеет четкие границы. Широколиственные леса

распространены в терском варианте поясности на северных склонах Скалистого и Лесистого хребтов, в бассейнах рек Черек и Нальчик. С учетом трехмерности рельефа они занимают площадь 283990 га. Покрытая лесом территория, на которой произрастает 15 типов буковых, грабовых и дубовых лесов, охватывает 158300 га (Темботова и др., 2012). Определение современного состояния нарушенных естественных почв пояса широколиственных лесов необходимо для дальнейшего контроля степени их изменения, так как стабильность почвенных свойств обуславливает и устойчивость всего лесного биогеоценоза. Возрастание антропогенной нагрузки в условиях горных ландшафтов приводит к быстрой, а иногда необратимой деградации почвенного покрова, что в свою очередь вызывает потерю ценнейших лесных угодий. Контроль биологических параметров естественных лесных почв позволяет определить ста-

бильность функционирования почвенной системы, фиксировать развитие негативных процессов на самых ранних стадиях (Стольникова и др., 2011).

Данные, характеризующие различные показатели и общий уровень биологической активности (БА) естественных лесных почв, являются основой дальнейших исследований по определению степени трансформации лесных почв при различных видах антропогенного воздействия (сельскохозяйственного использования, рекреационных нагрузок, вырубки лесов и т.д.). Эффективность определения показателей БА отражена в исследованиях, посвященных изучению лесных почв Западного Кавказа (Казеев и др., 2002, 2013; Даденко и др., 2016). Биологические свойства почв пояса широколиственных лесов Центрального Кавказа в настоящее время изучены недостаточно.

Цель данного исследования: оценить параметры и общий уровень БА основных типов естественных почв, формирующих почвенный покров пояса широколиственных лесов терского варианта пояса северного макросклона Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарии).

Определение общего уровня БА основных типов почв пояса широколиственных лесов основано на методологических подходах, использующих сравнительно-географический и профилно-генетический методы исследования (Вальков и др., 1999). Так как БА есть производное от целого ряда биотических почвенных показателей, определяющим является выбор небольшого количества характеристик, которые охватывают основные аспекты, формирующие тот или иной ее уровень. К такому набору предлагается отнести: содержание углерода органического вещества; респираторные показатели – скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания (БД и СИД), а также содержание углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$), определенное методом СИД; активность ряда почвенных ферментов, отражающую биохимические процессы функционирования почвенной системы.

Для того чтобы установить общий уровень БА почв, применяется интегральный показатель эколого-биологического состояния почв (ИПЭБСП). Выраженный в относительных процентах, ИПЭБСП является суммирующим производным комплекса контролируемых параметров БА (Вальков и др., 1999; Казеев и др., 2004).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на бурых лесных глеевых почвах по (Классификация ..., 1977), буromzem темный по (Классификация ..., 2004), Endogleic Cambisols по (World Reference ..., 2014); серых лесных почвах по (Классификация ..., 1977; Классификация ..., 2004), Greyic Phaeozems Albic

по (World Reference ..., 2014); дерново-карбонатных почвах по (Классификация ..., 1977), Карболитозем темногумусовый (рендзина) по (Классификация ..., 2004), Rendzic Leptosols Eutric по (World Reference ..., 2014).

Бурые лесные глеевые и серые лесные почвы сформировались под буковыми и буково-грабовыми лесами. Буковые леса, занимающие в районе исследования площадь 72300 га, наилучшего развития достигают на высоте 800–1300 м над ур. моря. В их составе преобладает бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky), спутником которого обычно являются граб кавказский (*Carpinus caucasica* Grossh.), а также клен (*Aser* sp.), липа (*Tilia caucasica*), вяз горный (*Ulmus glabra*). Основными типами букового леса являются мертвопокровный, ясенниково-папоротниковый и др. (Темботова и др., 2012).

Наиболее распространенными типами буково-грабовых лесов являются азалиевые, ясенниковые, бузинные, разнотравные, мертвопокровные. Среди грабовых лесов чаще всего встречаются мертвопокровные, папоротниковые, орешниково-щитовниковые. В составе подлеска распространены лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), бересклет (*Euonymus europaeus* L.), бузина (*Sambucus nigra* L.). В местах с хорошо развитым подростом бука и граба и подлеском из кустарников травяной покров отсутствует. В широколиственных лесах общее проективное покрытие (ОПП) напочвенного травяного покрова может составлять 50–60%. В его составе обычно сныть (*Aegopodium podagraria* L.), подмаренник (*Galium aparine* L.), медуница (*Pulmonaria officinalis* L.), ясенник (*Asperula graveolens* L.), а также злаки: овсяница (*Festuca pratensis* L.), мятлик (*Poa annua* L.) и др.

Горные дерново-карбонатные почвы исследуемых территорий функционируют на безлесных склонах, покрытых богатой разнотравно-злаковой растительностью, образующей мощную дернину. Высота травостоя достигает 50–60 см, ОПП – 100%. Наиболее распространены следующие виды злаковых: ежа сборная (*Dactylis glomerata*), овсец опушечный (*Helictotricho pubescens*), тонконог Люерсена (*Koeleria luerssenii*), пырей средний (*Elytrigia intermedia*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), коостер береговой (*Bromopsis riparia*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), трясунка южная (*Briza australis*), овсяница красная (*Festuca rubra*) и др. Разнотравье представлено: клевером луговым (*Trifolium pratense*), лядвенцем кавказским (*Lotus causicus*), подмаренником обыкновенным (*Galium verum*), душицей обыкновенной (*Origanum vulgare*), шалфеем мутовчатым (*Salvia verticillata*), чабрецом пастбищным (*Thymus pastoralis*), подорожником средним (*Plantago media*), манжеткой жесткой (*Alchemilla rigida*), колокольчиком Гогенакера (*Campanula hohennackeri*), вероникой колосистой (*Veronica spicata*), льном жилковатым (*Li-*

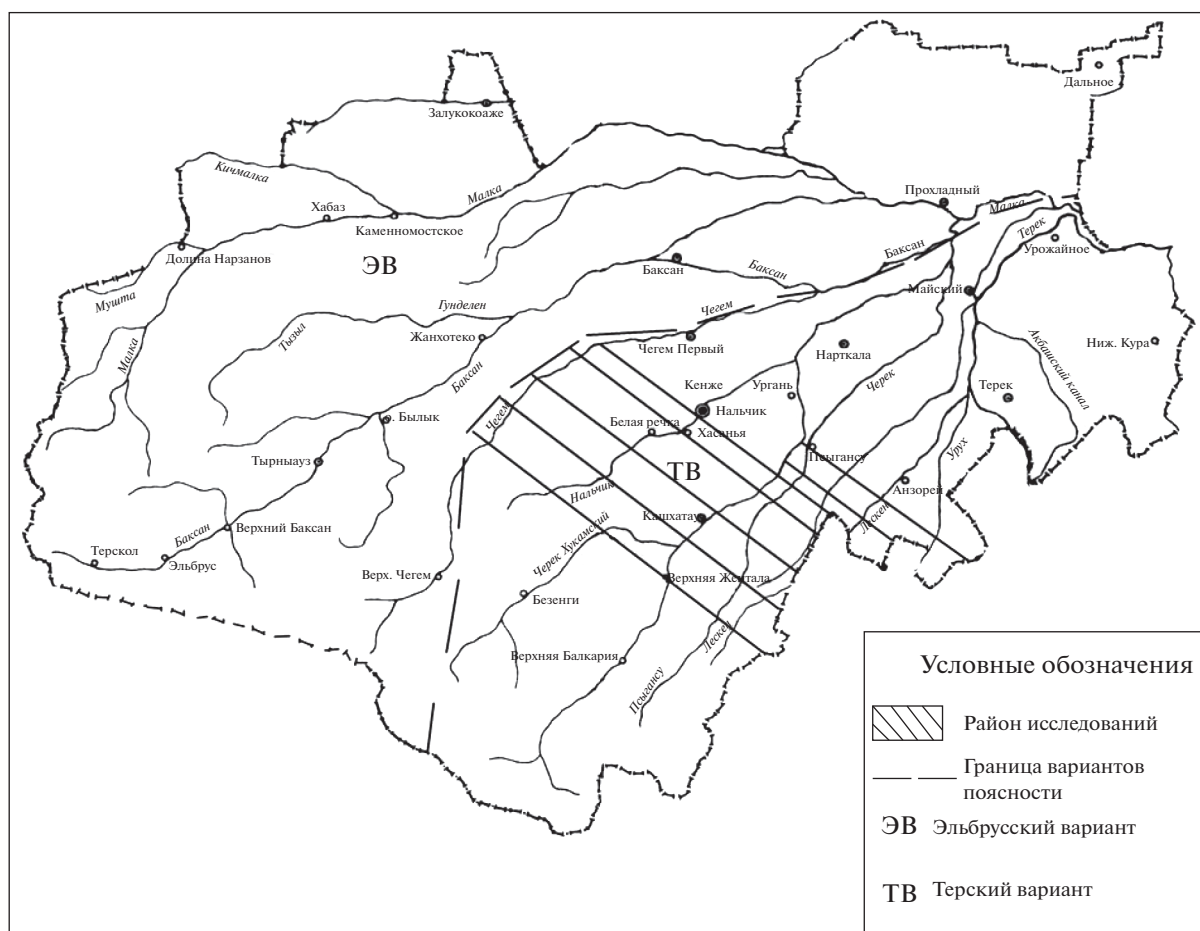


Рис. 1. Район исследований – пояс широколиственных лесов терского варианта поясности Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарии).

num nervosum), эспарцетом невооруженным (*Onobrychis inermis*) и др.

Изучение почвенного покрова пояса широколиственных лесов осуществляли в процессе экспедиционных выездов в первой декаде июля 2017 г. Территория исследования (160 тыс. га) расположена на высоте 507–1048 м над ур. моря в границах координат 43°14'–43°30' с. ш., 43°55'–43°89' в. д. (рис. 1).

При определении мест отбора для закладки разрезов использовали почвенную карту исследуемых территорий масштаб 1 : 100000 (Молчанов и др., 1990). Закладку почвенных разрезов и отбор образцов из генетических горизонтов горных почв проводили на наиболее типичных участках естественных биогеоценозов. Диагностику исследуемых почв осуществляли в соответствии с генетической классификацией почв (Классификация ..., 1977). Ниже представлено морфогенетическое описание четырех полнопрофильных разрезов исследуемых типов почв, обладающих наиболее характерными свойствами. Места заложения разрезов указаны в табл. 1.

Дополнительно проводили отбор проб из верхних (наиболее биогенных) горизонтов горных почв (0–20 см), чтобы определить усредненные значения контролируемых показателей. Для каждого типа почв было заложено 5 пробных площадок (100 м²), на которых (в соответствии со стандартными методиками) провели геоботанические описания и отобрали смешанные почвенные образцы (ГОСТ 17.4.4.02-84; Миркин и др., 1989).

Лабораторные анализы выполняли в 3–9-кратной повторности. Содержание углерода органического вещества определяли по методу Тюрина в модификации Никитина (Казеев и др., 2003), рН водной суспензии (1 : 2.5) – потенциметрически. Активность ферментов (инвертазы, уреазы, фосфатазы, дегидрогеназы) определяли колориметрически, каталазы – газометрически по методикам Галстяна в модификации Ф.Х. Хазиева (1982). Показатели активности ферментов оценивали по шкале Э.И. Гапонюк, С.В. Малахова (1985). Суммарную профильную ферментативную активность для каждого фермента и каждого генетического горизонта рассчитали в соответ-

Таблица 1. Местоположение разрезов, характеризующих основные типы почв широколиственных лесов терского варианта поясности Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарии)

№	Географическое положение разреза	Название почвы (Классификация ..., 1977)	Растительное сообщество
1	Окрестности села Белая Речка 43°42'405" с.ш., 43°46'690" в.д., 778 м над ур. моря	Горная бурая лесная глеевая, среднегумусная, слабокаменистая, тяжелосуглинистая, на желто-бурых глинах	Буково-грабово-ясенниковый лес, средняя высота стволов 17–19 м, сомкнутость крон 0.7, ОПП 30%, в травостое ясенник душистый, земляника лесная, герань Роберта, кислица обыкновенная, гравилат приречный, любка двулистная, фиалка душистая
2	За селом Ерокко 43°31'955" с.ш., 43°88'658" в.д. 543 м над ур. моря	Горная серая лесная, среднемошная, среднесуглинистая, малокаменистая, на бурых глинах с включениями щебня, гальки и крупных валунов	Грабово-буково-разнотравный лес, опушка, помимо основных пород дикая груша, дикая алыча, шиповник, боярышник, злаковое разнотравье ОПП 80%, высота травостоя 30 см, в травостое злаковые, бобовые, тысячелистник, душица обыкновенная, шалфей мутовчатый, скабиоза белая
3	Окрестности села Псыгансу 43°38'892" с.ш., 43°80'432" в.д., 577 м над ур. моря	Горная серая лесная, среднемошная, среднесуглинистая на коричнево-буrom суглинке	Грабово-буково-мертвопокровный лес, высокосо-мкнутый (0.9), высота стволов 16–17 м, подрост и подлесок отсутствует, мощность лесной подстилки (опад) 5 см
4	Между селом Герпегеж и поселком Кашхатау 43°33'549" с.ш., 43°65'433" в.д., 642 м над ур. моря	Горная дерново-карбонатная, типичная, многогумусная среднемошная, среднекаменистая, среднесуглинистая на карбонатном элювио-делювии известняковых пород	Горный луг, злаково-разнотравное сообщество, ОПП 100%, высота травостоя 40–60 см, мощная дернина (10 см), в травостое злаковые, бобовые, душица обыкновенная, подорожник средний, погребок малый, мята кавказская, лапчатка прямая, незабудка мелкая, шалфей сухостойный и др.

ствии с методикой Д.Г. Звягинцева (Звягинцев, 1978), в соответствии с формулой:

$$M = abd,$$

где *a* – активность фермента в расчете на 1 г почвы; *b* – мощность горизонта, см; *d* – плотность почвы (г см⁻³).

Далее суммировали активность ферментов во всем профиле почвы.

Физиологическую активность микробной биомассы установили по БД и СИД (Anderson, 2003). Определение проводили в соответствии с методическими разработками Н.Д. Ананьевой (2003; Ананьева и др., 2011). Для оценки скорости выделения CO₂ использовали классическую методику, предложенную А.Ш. Галстяном (1961) и рекомендуемую другими авторами (Казеев и др., 2003). Метод основан на том, что продуцированный при дыхании микроорганизмов во влажной почве (60% полной влагоемкости) CO₂ поглощается раствором NaOH (0.1-нормальным) с последующим титрованием непрореагировавшей щелочи (0.05-нормальным HCl) после 24 ч инкубации почвенного образца массой 10 г при 22°C. По разнице результатов титрования контрольного (без почвы) и опытного образцов определяли количество

выделившегося CO₂ (мг 100 г⁻¹ 24 ч⁻¹). Используемый метод, хотя он и уступает приборным в скорости определения, имеет высокую воспроизводимость, не требует специального оборудования и позволяет решить поставленные в данном исследовании задачи. Прединкубацию образцов осуществляли при оптимальной влажности почв (60%) в течение 7 сут при температуре 22°C в полиэтиленовых пакетах с воздухообменом. Скорость СИД оценивали по скорости дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой (0.2 мл г⁻¹ сухой почвы; титр 0.05 г глюкозы) и инкубирования в течение 4 ч при температуре 22°C. Для расчетов содержания углерода микробной биомассы (C_{мик}) скорость СИД выражали в мкл CO₂ г⁻¹ почвы ч⁻¹.

$$C_{\text{мик}} (\text{мкг С г}^{-1} \text{ почвы}) = \\ = \text{СИД} (\text{мкл CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ почвы ч}^{-1}) \times 40.04 + \\ + 0.37 (\text{Anderson, Domsch, 1978}).$$

Запас углерода микробной биомассы в слое мощностью 20 см рассчитывали с учетом плотности исследуемых почв:

$$\text{запас } C_{\text{мик}} (\text{г м}^{-2}) = C_{\text{мик}} (\text{г г}^{-1} \text{ почвы}) \times d (\text{г см}^{-3}) \times V, \\ \text{где } V - \text{объем почвы в слое 20 см и площади } 1 \text{ м}^2 = \\ = 10000 \text{ см}^2.$$

Плотность почв (d (г см⁻³)) определяли в соответствии с ГОСТ 5180-2015.

Удельное дыхание микробной биомассы определяли как отношение скорости БД к содержанию углерода микробной биомассы:

$$q\text{CO}_2 \text{ (мкг CO}_2\text{-C мг}^{-1} \text{C}_{\text{мик}} \text{ ч}^{-1}) = \text{БД}/\text{C}_{\text{мик}}$$

Коэффициент микробного дыхания (не имеющий размерности) рассчитали как отношение скорости БД к скорости СИД:

$$Q_R = \text{БД} : \text{СИД}$$

Долю углерода микробной биомассы в общем органическом углероде почвы рассчитали как $\text{C}_{\text{мик}} : \text{C}_{\text{орг}}$ (%) (Ананьева, 2003).

Для определения и сравнения общего уровня биологической активности различных типов горных почв использовали методику расчета интегрального показателя эколого-биологического состояния почв (ИПЭБСП) (Колесников и др., 2002; Казеев и др. 2004). Для расчета ИПЭБСП (отн. %) максимальное значение каждого из показателей в выборке принимали за 100% и по отношению к нему в процентах выражали значение этого же показателя в относительных процентах в остальных образцах:

$$B_1 = (B_x/B_{\text{max}}) \times 100\%,$$

где B_1 – относительный балл показателя; B_x – фактическое значение показателя; B_{max} – максимальное значение показателя.

Затем суммировали относительные значения контролируемых показателей, абсолютные величины которых суммированы быть не могут, так как имеют разные единицы измерения, и рассчитывали средний оценочный балл изученных показателей:

$$B_{\text{cp}} = (B_1 + B_2 + B_3 \dots + B_n)/N,$$

где B_{cp} – средний оценочный балл показателей; N – число показателей. Интегральный показатель эколого-биологического состояния почвы рассчитывали по формуле:

$$\text{ИПЭБСП} = (B_{\text{cp}}/B_{\text{cp. max}}) \times 100\%,$$

где B_{cp} – средний оценочный балл всех показателей; $B_{\text{cp. max}}$ – максимальный оценочный балл всех показателей.

При вычислении ИПЭБСП (отн. %) использовали данные, характеризующие активность пяти ферментов, скорость БД, запасы углерода органического вещества и углерода микробной биомассы, определенные с учетом плотности сложения верхних горизонтов и более точно отражающие свойства исследуемых почв.

Статистическую обработку полученных данных осуществляли в программе “Statistica-10.0”. Рассчитали средние, ошибки средних, коэффициенты корреляции и детерминации. Достовер-

ности различия изученных почвенных характеристик оценивали с помощью t -критерия Стьюдента. В исследовании принят уровень значимости, равный 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Горная бурая лесная глеевая почва (разрез № 1) обладает слабо дифференцированным профилем. Почва влажная, мажущаяся, тяжелосуглинистая, каменистые включения наблюдаются с поверхности и по всему профилю (галька 0.5–5 см). Под лесной подстилкой, состоящей из опада в разной степени разложения, расположен наиболее гумусированный горизонт А, темно-серый, с бурым оттенком. Ниже бурые тона усиливаются, содержание углерода микробной биомассы резко снижается (на 59%), увеличивается плотность сложения (табл. 2). Комковатая структура верхнего горизонта меняется на крупнокомковато-глыбистую, ниже горизонта В1 структура не выражена. Горизонты В2 и ВС неоднородно окрашены (желто-бурые с сизыми пятнами глея), плотные, глинистые, мокрые.

Переувлажнение, обуславливающее процессы оглеения нижних горизонтов, вызвано боковыми подтоками поверхностных и грунтовых вод. Содержание углерода органического вещества в нижней части профиля очень низкое, каменистых включений становится больше, их размер увеличивается (крупная галька диаметром около 10 см). Реакция почвенного раствора кислая по всему профилю, но с глубиной значения рН постепенно повышаются.

Скорость БД и СИД резко снижается уже в горизонте АВ. Следует отметить, что описываемая почва обладает самыми низкими показателями интенсивности БД в ряду изученных естественных почв. Соответственно показателям СИД, ниже горизонта А содержание $\text{C}_{\text{мик}}$ резко снижается (на 50%) с высокого (более 1001 мкг С г⁻¹) до среднего уровня (501–1000 мкг С г⁻¹). В горизонте В1 содержание $\text{C}_{\text{мик}}$ низкое (201–500 мкг С г⁻¹). Оценка содержания $\text{C}_{\text{мик}}$ дана в соответствии с используемой градацией (Ананьева, 2003). Скорость СИД в глеевом горизонте увеличивается и, соответственно, содержание $\text{C}_{\text{мик}}$ несколько возрастает на фоне продолжающейся уменьшаться скорости фонового БД. Можно предположить, что причина заключается в проявлении сохранившейся потенциальной физиологической активности почвенной микробной биомассы. Вероятно, аэробные микроорганизмы сохраняют свою жизнеспособность и в глеевых горизонтах, на что указывают значения скорости СИД и содержания $\text{C}_{\text{мик}}$, полученные в лабораторных условиях оптимального увлажнения и достаточного количества питательного субстрата. При функционировании в условиях повышенного увлажне-

Таблица 2. Изменение физико-химических и биологических показателей в профиле горной бурой лесной глеевой почвы (разрез № 1)

Горизонт/глубина отбора образцов, см	Плотность, г см ⁻³	pH (H ₂ O)	Содержание С, %	Скорость БД, мкг СО ₂ 1 г ⁻¹ ч ⁻¹	Скорость СИД, мкг СО ₂ 1 г ⁻¹ ч ⁻¹	С _{мик} , мкг С г ⁻¹
А 0–12	1.1	5.20	4.7	11	56.2	1217
АВ 12–20	1.3	5.20	1.9	3.9	27.9	609
В1 20–45	1.5	5.52	0.7	3.2	23.9	518
В2g 45–65	1.3	5.60	0.4	3.1	17.6	386
ВС 65–100	1.3	6.43	0.5	1.9	18.4	396

Активность ферментов

Горизонт/глубина отбора образцов, см	Инвертаза, мг глюкозы 1 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ 100 г ⁻¹ ч ⁻¹	Уреаза, мг NH ₃ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Каталаза, мг О ₂ г ⁻¹ мин ⁻¹	Дегидрогеназа, мг ТФФ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹
А 0–12	10.8	75.1	34.4	2.1	1.1
АВ 12–20	8.3	70.2	5.5	0.3	0.9
В1 20–45	6.6	22.8	0.4	0	0.5
В2g 45–65	6.6	3.7	0	0.2	0.3
ВС 65–100	8.0	0	0	0.6	0.2

ния метаболизм аэробных микроорганизмов подавляется (Алехина, 2001; Головченко, 2001), поэтому скорость фонового микробного дыхания (БД) в глеевых горизонтах снижается.

При анализе данных, характеризующих каталитическую деятельность изученных ферментов в профиле бурой лесной глеевой почвы (табл. 2), установлена очень слабая активность оксидоредуктаз (каталазы и дегидрогеназы), в том числе и в горизонте А. Ниже по профилю указанные ферменты практически не проявляют активности. Возможно, в условиях высокого увлажнения и недостатка кислорода в сочетании с кислой реакцией почвенного раствора, происходит ингибирование оксидоредуктаз. Проведенные нами ранее исследования показали, что активность каталазы выше в карбонатных почвах, обладающих слабощелочной реакцией (темно-каштановых, черноземах южных) по сравнению с кислыми лесными почвами (Гедгафова и др., 2015; Горбцова и др., 2015).

Активность гидролаз (инвертазы, фосфатазы, уреазы) в верхних горизонтах профиля заметно выше, чем оксидоредуктаз. Среди перечисленных ферментов лидирует фосфатаза, высокие показатели которой установлены в горизонтах А и АВ, а средние – в горизонте В1. В нижних горизонтах активность данного фермента резко снижается (на 84%) и в горизонте ВС не обнаружена. Уреаза высокоактивна только в верхнем горизонте. Ниже (в горизонта В) показатель ее деятельности падает на 84% и соответствует очень слабому уров-

ню, ниже действие этого фермента практически не проявляется. Инвертаза наименее активна в ряду гидролаз – ее активность слабая во всем профиле, однако даже при переходе к материнской породе этот фермент сохраняет свою функцию, причем, показатели горизонтов А и ВС вполне сопоставимы (табл. 2).

Полученные данные свидетельствуют о достаточно резком снижении большинства показателей БА вниз по профилю. При этом верхний горизонт, обладающий высоким содержанием углерода органического вещества и С_{мик}, демонстрирует низкие значения некоторых рассмотренных параметров БА (активность оксидоредуктаз, инвертазы и скорость БД).

Естественные горные серые лесные почвы представлены двумя разрезами, один из которых заложен на опушке, под злаково-разнотравным сообществом (разрез № 2), а другой – на мертвопокровном участке грабово-букового леса (разрез № 3). Строение профиля и биологические показатели отражают особенности условий, при которых функционируют описываемые почвы, максимальные различия наблюдаются в верхних горизонтах.

Верхний горизонт почвы разреза № 2 – дерновый (Ад), около 30% объема которого занимает корневая система травянистых растений. Темносерый, комковато-ореховатый, насыщен корнями, среднесуглинистый, высокогумусированный (табл. 3), слабощелочной, множественные включения мелкого щебня и гальки. Горизонт Ад харак-

Таблица 3. Изменение физико-химических и биологических показателей в профиле горных серых лесных почв, под различными типами леса

Горизонт/глубина отбора образцов, см	Плотность, г см ⁻³	pH (H ₂ O)	Содержание С, %	Скорость БД, мкг СО ₂ 1 г ⁻¹ ч ⁻¹	Скорость СИД, мкг СО ₂ 1 г ⁻¹ ч ⁻¹	С _{мик} , мкг С г ⁻¹
Горная серая лесная под грабово-буково-разнотравным лесом (разрез № 2)						
Ад 0–5	1.1	7.9	6.6	31.7	204.3	4321
А1 5–17	1.3	6.5	3.8	12.8	76.7	1643
А1А2 17–32	1.3	6.6	2.3	11.4	42.5	913
В 32–63	1.5	7.0	0.7	7.2	33.0	700
ВС 63–110	1.4	7.0	0.5	6.8	23.9	518
Горная серая лесная под грабово-буково-мертвопокровным лесом (разрез № 3)						
А0 0–5	0.9	6.2	4.1	10.4	62.5	1339
А1 5–16	0.9	6.5	3.4	8.9	56.4	1217
А1А2 16–25	1.1	6.6	1.8	6.8	42.0	913
А2В 25–43	1.3	6.9	0.8	6.5	45.9	974
В 43–70	1.4	7.2	0.7	4.3	36.8	791
ВС 70–100	1.4	7.4	0.5	1.4	38.7	822
Активность ферментов						
Горизонт/глубина отбора образцов, см	Инвертаза, мг глюкозы 1 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ 100 г ⁻¹ ч ⁻¹	Уреаза, мг NH ₃ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Каталаза, мг О ₂ г ⁻¹ мин ⁻¹	Дегидрогеназа, мг ТФФ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	
Горная серая лесная под грабово-буково-разнотравным лесом (разрез № 2)						
Ад 0–5	27.1	26.1	44.8	9	8.1	
А1 5–17	10.5	13.3	42.9	2.7	1.1	
А1А2 17–32	7.8	12.7	9.5	0.8	0.4	
В 32–63	5.5	2.0	0	1	0.5	
ВС 63–110	5.3	0	0	1.4	0.2	
Горная серая лесная под грабово-буково-мертвопокровным лесом (разрез № 3)						
А0 0–5	7.7	18.5	44.1	4.4	3.6	
А1 5–16	8.3	12.8	28.8	3.9	1.5	
А1А2 16–25	6.8	6.7	10.3	2.1	1.0	
А2В 25–43	5.4	0.8	0.8	2.2	0.5	
В 43–70	5.8	0.6	0	1.7	0.1	
ВС 70–100	5.6	0	0	0.4	0	

теризуется максимальными в ряду изученных почв показателями респираторной функции микробной биомассы, содержания С_{мик}, активности всех ферментов, за исключением фосфатазы. Слабощелочная реакция водной суспензии, нехарактерная для серых лесных почв, выделяет этот горизонт (ниже по профилю реакция нейтральная).

Органогенный горизонт (А0) горной серой лесной почвы разреза № 3 представляет собой хорошо разложившуюся часть лесной подстилки, пронизанную грибным мицелием. Верхняя часть подстилки состоит из неразложившегося опада бука восточного и граба кавказского. Горизонт А0

рыхлый, обилие трухи (сильно разложившегося листового опада), свежий, темно-серый, мелкокомковато-порошистый, среднесуглинистый, каменистые включения отсутствуют, многочисленные ходы дождевых червей, белые нити мицелия. Отличием строения профиля почвы под мертвопокровным лесом является наличие переходного горизонта А2В (табл. 3) серо-бурого, неоднородно окрашенного, сырого, комковато-глыбистого, тяжелосуглинистого, присутствуют корни различного диаметра и червороины.

Определенные различия наблюдались и в биологических характеристиках верхних горизонтов

Таблица 4. Изменение физико-химических и биологических показателей в профиле горной дерново-карбонатной почвы (разрез № 4)

Горизонт/глубина отбора образцов, см	Плотность, г см ⁻³	pH (H ₂ O)	Содержание С, %	Скорость БД, мкг СО ₂ 1 г ⁻¹ ч ⁻¹	Скорость СИД, мкг СО ₂ 1 г ⁻¹ ч ⁻¹	С _{мик} , мкг С г ⁻¹
Ад 0–10	1.1	8.0	4.3	20.0	73.4	1562
А 10–36	1.2	7.8	4.2	19.1	67.7	1440
АВ 36–70	1.5	8.2	2.0	18.7	35.9	770
Вса 70–100	1.5	8.4	1.6	14.5	23.7	507
ВС 100–120	1.5	8.4	1.4	12.3	22.7	487

Активность ферментов

Горизонт/глубина отбора образцов, см	Инвертаза, мг глюкозы 1 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ 100 г ⁻¹ ч ⁻¹	Уреаза, мг NH ₃ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Каталаза, мг О ₂ г ⁻¹ мин ⁻¹	Дегидрогеназа, мг ТФФ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹
Ад 0–10	11.1	5.7	103.3	7.8	7.8
А 10–36	9.9	0.6	90.5	7.5	7.5
АВ 36–70	7.6	0.2	30.5	6.2	3.9
Вса 70–100	7.6	0	2.5	5.1	2.2
ВС 100–120	7.3	0	0	3.0	1.3

сравниваемых серых лесных почв. В горизонте А0 установлено достаточно высокое содержание углерода органического вещества, однако оно значительно (на 39%) ниже, чем в дерновом горизонте почвы горной серой лесной почвы под грабово-буковым разнотравным лесом (разрез № 2). Вниз по профилю разреза № 3 содержание углерода органического вещества заметно снижается (на 19%), но резкое падение (на 43%) при переходе к горизонту А1, зафиксированное в горной серой лесной почве под грабово-буковым разнотравным лесом, отсутствует. Органогенный горизонт А0 разреза № 3 обладает меньшими показателями дыхательной активности почвенной микробной биомассы (БД слабее на 67%, СИД и содержание С_{мик} – на 69%). Активность всех ферментов в горизонте А0 ниже, чем в Ад. Показатели уреазы, инвертазы и дегидрогеназы переходят в более низкую категорию (шкала оценки (Гапонюк, Малахов, 1985)) фосфатаза и каталаза сохранили среднюю активность, но абсолютные значения, характеризующие их деятельность, ниже, чем в соответствующих горизонтах разреза № 2 на 30 и 56% соответственно.

Горизонты А1 и А1А2 сравниваемых почв характеризуются усилением бурого цвета в окраске, увеличением влажности и плотности, более грубой крупнокомковатой и глыбистой структурой, среднесуглинистым гранулометрическим составом. Отличие профиля разреза № 2 – обилие каменных включений, которые отсутствуют в

профиле разреза № 3, и проникновение корневой системы травянистых растений на глубину до 50 см. К общим чертам можно отнести множество червороин, присутствие дождевых червей и других представителей почвенной мезофауны. Эти горизонты обладают более близкими значениями контролируемых параметров БА, однако большинство абсолютных значений, характеризующих содержание углерода органического вещества и С_{мик}, скорость БД и СИД, активность гидролитических ферментов, несколько выше в профиле почвы № 2. Активность каталазы и дегидрогеназы незначительно выше в профиле почвы № 3. Рассматриваемые показатели различаются в меньшей степени, чем в поверхностных горизонтах (на 1–33%). В горизонтах В и ВС наблюдаются сопоставимые значения, характеризующие деятельность оксидоредуктаз в описываемых почвах.

Представленные данные свидетельствуют, что, несмотря на близость расположения описанных разрезов, строение профиля и биологические свойства почв под различными типами леса имеют определенные особенности. В наибольшей степени различаются верхние горизонты, морфологические признаки и биологические показатели которых, вероятно, зависят от характера напочвенного покрова (травянистый или мертвопокровный).

Горная дерново-карбонатная почва (разрез № 4), относящаяся к фациальному подтипу теплых периодически промерзающих, функционирует на

карбонатном элювио-делювии известняковых пород, под богатой горно-луговой растительностью. В биоэкологических условиях пояса широколиственных лесов — промывного водного режима и обилия органических остатков формируется почвенный профиль с хорошо выраженным гумусовым горизонтом, слабощелочной реакцией почвенного раствора (табл. 4).

Рассматриваемую почву отличает высокое содержание каменистых включений (30–35% от массы почвы). Частицы щебня разного диаметра от очень мелких до значительных (5 см и более) бурно реагируют с кислотой. С глубиной содержание щебнистых включений возрастает и в нижней части профиля составляет более 50% от массы почвы, в горизонте ВС щебень перемешан с желто-бурой карбонатной глиной.

Поверхностный горизонт Ад темно-серый, почти черный, с белыми и серыми вкраплениями щебня, слегка влажный, зернистый (почвенные “бусы”), среднесуглинистый, около 50% объема занимает переплетенная корневая система травянистых растений, дождевые черви. Бурно вскипает, переход постепенный. Ниже лежащий горизонт А обладает таким же высоким содержанием углерода органического вещества, как и дерновый, что проявляется в очень темном цвете и комковато-ореховатой хорошо выраженной структуре. Гранулометрический состав среднесуглинистый, присутствуя многочисленным корням и черворами, возрастает плотность сложения, размер и количество щебнистых включений, переход постепенный, заметен по окраске.

В горизонте АВ проявляются бурые тона, неоднородность окраски усиливается обилием беловато-серых щебнистых включений, возрастает влажность почвы, структура грубая, крупнокомковато-глыбистая. В горизонте Вса отмечаются выцветы карбонатов, большая влажность и каменность, цвет буровато-серый, неоднородно окрашенный, гранулометрический состав среднесуглинистый, структура не выражена. Нижняя часть профиля (горизонт ВС) каменистая, частицы почвы между щебнем и глиной придают горизонту пеструю окраску (возможно механическое перемещение почвенной массы между обломками щебня), структура не выражена, гранулометрический состав — тяжелосуглинистый. Почвенная масса и каменистые включения бурно вскипают с поверхности и по всему профилю, что позволяет отнести почву к подтипу дерново-карбонатных типичных.

Показатели биологической активности дерново-карбонатной почвы отличаются от аналогичных характеристик рассмотренных ранее лесных почв. Наблюдается высокое содержание углерода органического вещества, вплоть до горизонта АВ. Гумусированные средняя и нижняя части профи-

ля, вероятно, являются следствием заполнения частицами почвы пространства между щебнистыми включениями. Скорости БД самые высокие в ряду изученных почв, значения скорости СИД и содержания $C_{\text{мик}}$ уступают только показателям верхних горизонтов горной серой лесной почвы под грабово-буковым разнотравным лесом (табл. 4).

Деятельность ферментов в дерново-карбонатной почве имеет определенные особенности. В условиях слабощелочной реакции почвенного раствора активность оксидоредуктаз достигает в верхних горизонтах среднего уровня (каталаза среднеактивна даже в горизонте ВС). Среди гидролаз наиболее высокими значениями (вплоть до Вса) характеризуется уреаза, а показатели фосфатазы самые низкие в ряду изученных почв. Активность фосфатазы слабая даже в дерновом горизонте, а ниже по профилю — близка к нулевым значениям. Инвертаза слабоактивна, но сохраняет близкие значения абсолютных показателей вплоть до материнской породы. Параметры биологической активности горной дерново-карбонатной почвы близки к аналогичным показателям горных черноземов, функционирующих на высоте 500–1000 м над ур. моря в условиях эльбрусского варианта поясности (Хакунова и др., 2018), что, вероятно, является следствием влияния богатой злаково-разнотравной растительности, характерной и для горных черноземов, и для дерново-карбонатных почв.

Как следует из проведенного анализа материалов полевых и лабораторных исследований, каждая рассмотренная почва имеет свои особые черты проявления биологических свойств, поэтому представленное выше подробное описание профильного распределения параметров БА различных почв является необходимым компонентом почвенно-экологических исследований. Однако только совокупность полученных данных является основой, благодаря которой может быть установлен общий уровень профильной БА каждой почвы. Для того, чтобы сопоставить полученные данные и сравнить БА основных типов горных почв пояса широколиственных лесов, необходим единый оценочный показатель. Критерием оценки уровня БА изученных почв является ИПЭБСП (отн. %), эффективность использования которого была доказана при изучении естественных и агрогенных почв равнинной части Кабардино-Балкарии (Гедгафова и др., 2015; Горобцова и др., 2015, 2017).

Как показывает представленная диаграмма (рис. 2б), максимальный уровень БА (принятый за 100%) установлен в профиле горной дерново-карбонатной почвы. Значительно более высокая БА дерново-карбонатных почв, по сравнению с лесными, обусловлена факторами почвообразования, формирующими эти почвы — мощная тра-

вяная растительность, обилие органических остатков, достаточное количество тепла и влаги, высокая карбонатность профиля.

Различия профильных значений ИПЭБСП (отн. %) рассмотренных горных серых лесных почв являются следствием влияния напочвенного растительного покрова. Более высокая БА установлена в почве под грабово-буковым разнотравным лесом по сравнению с почвой под мертвопокровным лесом. Особенности растительного сообщества влияют на почвенные характеристики, а также интенсивность и направленность почвенных процессов. В свою очередь, свойства почвы определяют состав растительного сообщества, а также направление и скорость аутогенных сукцессий (Rode, 1999; Лукина и др., 2008).

Следует отметить, что общий уровень профильной БА горной бурой лесной глеевой почвы совпадает с аналогичной характеристикой горной серой лесной под мертвопокровным лесом. Вероятно, в данном случае проявляется влияние не только напочвенного растительного покрова, достаточно развитого под бурой лесной глеевой почвой (ОПП 30%), но и процессов переувлажнения и оглеения, снижающих ряд контролируемых параметров БА (содержание углерода органического вещества, микробные показатели, активность уреазы, каталазы, дегидрогеназы) в средних и нижних горизонтах профиля этой почвы (табл. 2, 3).

Проведенные исследования показали, что в профилях рассмотренных типов естественных горных почв пояса широколиственных лесов динамика изученных характеристик и общий уровень БА обладают различиями, которые определяются характером напочвенного растительного покрова и спецификой почвообразовательных процессов.

Представленные выше данные описывают каждый тип почвы в конкретной точке ее формирования, а высокая вариабельность составляющих БА требует формирования репрезентативной выборки, проведения статистического анализа достаточно большого объема данных и определения средних значений контролируемых показателей. Поэтому, помимо профильных исследований, было проведено подробное изучение верхних, наиболее биогенных горизонтов (0–20 см) горных почв пояса широколиственных лесов, сведения о которых приведены в табл. 5.

Кислотно-щелочные условия существенно ($t > 2.99$; $P < 0.02$) различаются в верхних горизонтах дерново-карбонатных и лесных почв, что определяет особенности протекания биохимических и микробиологических процессов. Наиболее гумусированы горные дерново-карбонатные почвы. Содержание углерода органического вещества в верхних органогенных горизонтах лесных почв высокое, а полученные средние показате

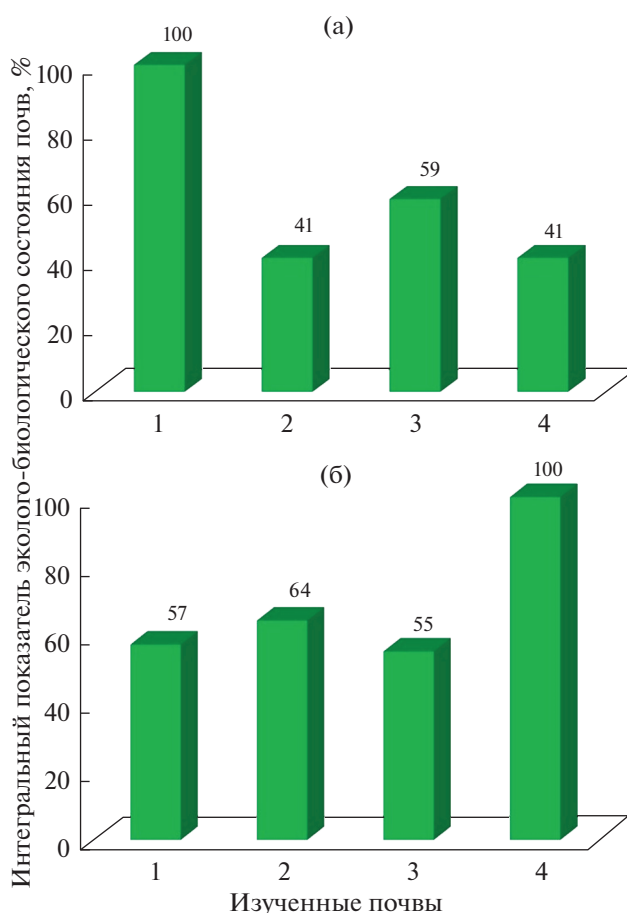


Рис. 2. ИПЭБСП (%), характеризующие биологическую активность изученных почв пояса широколиственных лесов: а – значения верхних горизонтов (0–20 см): 1 – Горные дерново-карбонатные; 2 – Горные бурые лесные глеевые; 3 – Горные бурые лесные; 4 – Горные серые лесные. б – суммарные профильные значения: 1 – Горная дерново-карбонатная; 2 – Горная бурая лесная глеевая; 3 – Горная серая лесная (разнотравный напочвенный покров); 4 – Горная серая лесная (мертвопокровный).

тели вполне сопоставимы. Высокие запасы углерода органического вещества в горизонте 0–20 см всех изученных типов почв говорят об активном протекании процессов гумификации растительных остатков, активности микробиологических и биохимических процессов. Это подтверждают данные респираторной активности почвенной микробной биомассы, высокие для всех изученных почв. Следует отметить, что микробные показатели горных дерново-карбонатных почв выделяются на фоне данных, характеризующих лесные почвы (табл. 5).

Проведенные исследования свидетельствуют, что скорость БД и СИД в верхних горизонтах дерново-карбонатных почв статистически значимо выше (более чем на 50%), чем в лесных почвах ($t > 4.5$;

Таблица 5. Средние значения физико-химических и биологических показателей верхних горизонтов (0–20 см) естественных горных почв пояса широколиственных лесов терского варианта поясности Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии)

Почвы	рН _{H₂O}	Плотность, г см ⁻³	Углерод органического вещества		
			содержание С, %	запасы С, т га ⁻¹	
Горные бурые лесные глеевые	5.02 ± 0.21	1.0 ± 0.09	4.6 ± 1.7	97.7 ± 45.6	
Горные серые лесные	6.32 ± 0.29	0.9 ± 0.04	4.3 ± 0.7	86.0 ± 19.3	
Горные дерново-карбонатные	7.68 ± 0.12	0.7 ± 0.09	7.6 ± 3.0	102.9 ± 41.4	
Показатели микробиологической активности					
Почвы	Скорость БД мкг СО ₂ л г ⁻¹ ч ⁻¹	Скорость СИД мкг СО ₂ л г ⁻¹ ч ⁻¹	Смик, мкг С г ⁻¹	Запас С _{мик} , г м ⁻²	
Горные бурые лесные глеевые	9.3 ± 3.1	54.2 ± 14.7	1200 ± 326	193 ± 68	
Горные серые лесные	11.9 ± 1.5	76.0 ± 9.8	1681 ± 216	336 ± 42	
Горные дерново-карбонатные	24.3 ± 1.1	162.6 ± 18.0	3078 ± 652	492 ± 59	
Активность ферментов					
Почвы	Дегидрогеназа, мг ТФФ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Каталаза, мг О ₂ г ⁻¹ мин ⁻¹	Инвертаза, мг глюкозы 1 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Уреаза, мг NH ₃ 10 г ⁻¹ 24 ч ⁻¹	Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ 100 г ⁻¹ ч ⁻¹
Горные бурые лесные глеевые	0.74 ± 0.74	2.08 ± 0.52	17.37 ± 3.27	18.42 ± 4.59	107.59 ± 37.45
Горные серые лесные	1.40 ± 0.68	3.20 ± 0.55	16.51 ± 1.50	19.33 ± 3.86	22.79 ± 5.70
Горные дерново-карбонатные	8.28 ± 1.74	6.43 ± 0.62	26.71 ± 3.46	81.48 ± 20.97	26.96 ± 3.16

$P < 0.03$). Условия, в которых сформировались дерново-карбонатные почвы, способствуют активному развитию и функционированию почвенных микроорганизмов. Это подтверждается данными, характеризующими содержание и запас микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) в изученных почвах. Указанные показатели в дерново-карбонатных почвах существенно выше, чем в лесных. Обнаруженные различия также статистически значимы ($t > 2.3$; $P < 0.05$).

Расчет микробных метаболических коэффициентов ($q\text{CO}_2$; Q_R ; $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$) показал, что верхние горизонты исследуемых почв обладают близкими значениями удельного дыхания микробной биомассы ($q\text{CO}_2$ находится в пределах $0.15 \pm 0.01 - 0.16 \pm 0.02$ мкг $\text{CO}_2\text{-C}/\text{мг } C_{\text{мик}}/\text{ч}$) и коэффициентов микробного дыхания (Q_R составляет $6.69 \pm 0.82 - 7.35 \pm 0.87$). Статистически значимых различий данных показателей в различных типах почв не установлено. Представленные значения свидетельствуют об устойчивом функционировании микробных процессов, связанных с трансформацией соединений углерода, и отсутствии стресса в микробных сообществах естественных горных почв.

Доля углерода микробной биомассы в общем органическом углероде почв ($C_{\text{мик}} : C_{\text{орг}}$) достаточно высока в верхних горизонтах горных дерново-карбонатных и горных серых лесных почв (4.22 ± 0.48 и $4.10 \pm 0.34\%$ соответственно). В горных бурых лесных глеевых почвах этот показатель значимо ($t > 2.41$; $P < 0.04$) ниже и составляет $2.64 \pm 0.44\%$. Возможно, полученные данные отражают генетические особенности глеевых почв, функционирующих в условиях периодического переувлажнения и анаэробнозиса. Резкие колебания водного и воздушного режимов могут приводить к уменьшению части “живого” углерода в бурых лесных глеевых почвах.

Деятельность изученных ферментов в верхних горизонтах рассматриваемых типов почв заметно различается. Оксидоредуктазы наиболее активны в горных дерново-карбонатных почвах, обладающих слабощелочной реакцией почвенного раствора. Наименьший уровень активности этих ферментов зафиксирован в горных бурых лесных глеевых почвах, характеризующихся кислыми условиями. Ингибирование оксидоредуктаз в кислой среде и активизация их деятельности в щелочной отмечались нами в более ранних исследованиях, а также

и другими авторами (Галстян, 1974; Хазиев, 1982; Гедгафова и др., 2015; Горобцова и др., 2015, 2017).

Гидролитические ферменты характеризуются, в основном, средним уровнем активности. Во всех изученных почвах наблюдаются сопоставимые значения показателей инвертазной активности. Средний уровень активности уреазы практически совпадает в верхних горизонтах лесных почв, а наиболее высокими значениями обладают горные дерново-карбонатные почвы. Высокая активность фосфатазы зафиксирована только в горных бурых лесных глеевых почвах, верхние горизонты остальных почв незначительно различаются по этому показателю и соответствуют среднему уровню.

Для сравнения общего уровня деятельности всех изученных ферментов в различных подтипах горных почв рассчитали показатели суммарной относительной ферментативной активности, интегрирующие данные, полученные для всех изученных ферментов (Звягинцев, 1978). Максимальный уровень ферментативной активности (принятый за 100%) установлен для дерново-карбонатных почв, далее следуют бурые лесные глеевые (54%) и серые лесные почвы (41%). Представленные значения наглядно демонстрируют значительно более высокий уровень ферментативной активности дерново-карбонатных почв, вероятно, связанный с высоким содержанием органического вещества (Галстян, 1974; Хазиев, 1982). В изученных подтипах горных почв установлены высокие коэффициенты детерминации между содержанием углерода органического вещества и активностью ферментов ($R^2 = 0.7$, при $P = 0.0009$), а также респираторными показателями микробной биомассы ($R^2 = 0.9$, при $P = 0.009$).

Представленные на диаграмме (рис. 2а) значения ИПЭБСП (отн. %) верхних горизонтов (0–20 см) естественных горных почв, также как и профильные показатели, демонстрируют существенно более высокую БА верхних горизонтов горных дерново-карбонатных почв. Лесные горные почвы обладают сопоставимыми значениями интегрального показателя, а несколько большая величина ИПЭБСП (отн. %) горной бурой лесной глеевой почвы является, вероятно, следствием очень высокой активности фосфатазы, установленной в этих почвах. Выяснение причин высокой фосфатазной активности в верхних горизонтах горных бурых лесных глеевых почв требует дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведен анализ профильного распределения морфогенетических, физико-химических и биологических показателей основных типов почв изученных территорий. На основе совокупности

полученных данных рассчитаны значения ИПЭБСП (отн. %), которые являются критерием оценки общего уровня их профильной БА. Горные почвы образуют следующий ряд по убыванию профильной БА: *горная дерново-карбонатная под горно-луговой растительностью (100%) > горная серая лесная под грабово-буково-разнотравным лесом (59%) > горная серая лесная под грабово-буково-мертвопокровным лесом (41%) = горная бурая лесная под буково-грабово-ясенниковым лесом (41%)*. БА профиля горной дерново-карбонатной почвы существенно превышает аналогичные характеристики лесных почв вследствие благоприятных для протекания активных биологических процессов условий, в которых сформировался и функционирует данный тип почв. Сравнение значений ИПЭБСП (отн. %) в группе горных лесных почв позволяет предположить, что на уровень БА могут оказывать влияние характер напочвенного растительного покрова, а также процессы, обусловленные генетическими особенностями изученных почв.

Значения ИПЭБСП (отн. %), полученные на основе репрезентативной выборки, позволяют оценить общий уровень БА верхних горизонтов (0–20 см) изученных естественных почв: *горные дерново-карбонатные (100%) > горные бурые лесные глеевые (64%) > горные серые лесные (55%)*. Данные, установленные на основе средних показателей параметров БА, в целом согласуются с теми, которые получены при описании конкретных профилей горных почв. Несколько более высокий уровень БА в верхних горизонтах горных бурых лесных глеевых почв, по сравнению с профильными данными, вероятно, обусловлен тем, что процессы переувлажнения, оглеения и анаэробные условия, ингибирующие активность ряда биологических процессов, характерны для средних и нижних горизонтов данного типа почв. ИПЭБСП (отн. %) горных дерново-карбонатных почв почти вдвое превышает значения, установленные для группы лесных почв.

При возрастании антропогенного воздействия на почвенный покров горных территорий (сельскохозяйственное использование, рубка леса, возрастающая рекреационная нагрузка) получение и накопление данных, характеризующих свойства почв, которые функционируют в еще сохранившихся естественных условиях, необходимо для оценки состояния нарушенных лесных биогеоценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехина Л.К. Оценка бактериального разнообразия в почвенных микрочастицах при разной влажности // Почвоведение. 2001. № 6. С. 847–854.
- Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.

- Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г.* Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2011. № 11. С. 1327–1333.
- Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И.* Методология исследования биологической активности почв на примере Северного Кавказа // Научная мысль Кавказа. Ростов-на-Дону. Издательство Северо-Кавказского научного центра высшей школы. 1999. № 1. С. 32–37.
- Галстян А.Ш.* Дыхание почвы как один из показателей ее биологической активности // Сообщение лаборатории агрохимии АН АрмССР. Биологические науки. 1961. № 5. С. 69–74.
- Галстян А.Ш.* Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Айастан, 1974. 275 с.
- Гапонюк Э.И., Малахов С.В.* Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Труды 4-го Всесоюзного совещания. Л.: Гидрометеоздат, 1985. С. 3–10.
- Гедгафова Ф.В., Улигова Т.С., Горобцова О.Н., Темботов Р.Х.* Биологическая активность черноземных почв Центрального Кавказа (в пределах терского варианта пояности Кабардино-Балкарии) // Почвоведение. 2015. № 12. С. 1474–1482.
- Головченко А.В., Добровольская Н.Г.* Численность и запасы микроорганизмов в пойменных почвах реки Протва // Почвоведение. 2001. № 12. С. 1460–1464.
- Горобцова О.Н., Улигова Т.С., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М.* Оценка уровня биологической активности агрогенных и естественных черноземов Кабардино-Балкарии // Почвоведение. 2017. № 3. С. 1–10.
- Горобцова О.Н., Хежева Ф.В., Улигова Т.С., Темботов Р.Х.* Эколого-географические закономерности изменения биологической активности автоморфных почв равнинных и предгорных территорий северного макросклона Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) // Почвоведение. 2015. № 3. С. 347–359.
- ГОСТ 17.4.4.02-84.* Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа.
- ГОСТ 17.4.2.01* – Охрана природы. Почвы. Номенклатура показателей санитарного состояния.
- ГОСТ 5180-2015.* Грунты. Методы лабораторного определения физических характеристик.
- Даденко Е.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И.* Влияние пастбищной нагрузки на ферментативную активность лесных почв Северо-Западного Кавказа // Известия Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18. № 2. С. 345–348.
- Звягинцев Д.Г.* Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых ее показателей // Почвоведение. 1978. № 6. С. 48–55.
- Казеев К.Ш., Козин В.К., Колесников С.И., Вальков В.Ф.* Биологические особенности влажных почв субтропиков // Почвоведение. 2002. № 12. С. 1474–1478.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф.* Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований // Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР. 2003. 204с.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф.* Биология почв юга России // Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР. 2004. 350 с.
- Казеев К.Ш., Тер-Мисканянц Т.А., Колесников С.И., Козунь Ю.С.* Биодиагностика экологического состояния почв Западного Кавказа после вырубki леса // Известия Самарского НЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 1299–1301.
- Классификация и диагностика почв России.* Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Классификация и диагностика почв СССР.* М.: Колос, 1977. 225 с.
- Колесников С.И., Казеев К.Ш., Вальков В.Ф.* Экологические функции почв и влияние на них загрязнения тяжелыми металлами // Почвоведение. 2002. № 12. С. 1509–1514.
- Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А.* Питательный режим почв северотаежных лесов. М.: Наука, 2008. 342 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Почвенная карта Кабардино-Балкарской АССР. М. 1 : 100000. ГУГК СССР, М. 1990. Отв. редактор Молчанов Э.Н.
- Соколов В.Е., Темботов А.К.* Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные. М.: Наука. 1989. 547 с.
- Стольников Е.В., Ананьева Н.Д., Чернова О.В.* Микробная биомасса, ее активность и структура в почвах старовозрастных лесов европейской территории России // Почвоведение. 2011. № 4. С. 479–494.
- Темботова Ф.А., Пшегусов Р.Х., Тлунова Ю.М.* Леса Северного Макросклона Центрального Кавказа (эльбрусский и терский варианты пояности) // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. Т. 1. С. 227–251.
- Хазиев Ф.Х.* Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука. 1982. 203 с.
- Хакунова Е. М., Горобцова О.Н., Гедгафова Ф.В., Улигова Т.С., Темботов Р.Х.* Изменение биологической активности горных черноземов Центрального Кавказа в результате сельскохозяйственного использования (в границах эльбрусского варианта пояности Кабардино-Балкарии) // Агрохимия. 2018. № 3. С. 12–18
- Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology and Biochemistry. 1978. V. 10. № 3. P. 215–221.
- Anderson T.H.* Microbial eco-physiological indicators to assess soil quality // Agriculture, Ecosystems & Environment. 2003. V. 98. P. 285–293.
- Rode M.W.* Influence of forest growth on former heathland on nutrient input and its consequences for nutrition and management of heath and forest // Forest Ecology and Management. 1999. V. 114. P. 31–43.
- World Reference Base for Soil Resources.* International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome. 2014. 181 p.

Biological Activity of Soils of the Deciduous Forests Belt in Central Caucasus

O. N. Gorobtsova¹*, T. S. Uligova¹, F. V. Gedgafova¹, R. H. Tembotov¹, and Ye. M. Khakunova¹

¹*Institute of Ecology of Mountain Territories I. Armand st., 37-a, Nal'chik, Kabardino-Balkaria republic, 360000 Russia*

*E-mail: ecology_lab@mail.ru

Biological indicators characterize the state of the soil system, its ability to perform ecological functions. Studying them is especially important in mountainous landscapes, where an increasing anthropogenic impact (deforestation, increased recreational stress) leads to a rapid and sometimes irreversible change in soil properties and disruption of the stability of the forest biogeocenosis. The main goal of the work was to determine the parameters and the general level of biological activity of the main types of mountain soils – brown forest gley, gray forest soils, calcareous soils, which form the soil cover of the deciduous forests belt of the Terk variant of the Central Caucasus belt (within the boundaries of Kabardino-Balkaria republic). The analysis of biotic parameters profile distribution was carried out, and their average values in the upper horizons (0–20 cm) of the studied mountain soils were determined. The general level of biological activity was characterized on the basis of an integral indicator of the ecological and biological condition of soils (IEBCS, %), which summarizes the studied biological characteristics. It was shown that the maximum level of biological activity is observed in mountain calcareous soils, which is 59–41% higher than that of other types. The biological activity of the upper horizons, determined by IEBCS (rel. %), decreases in the following series: mountain calcareous (100%) > mountain brown forest gley (64%) > mountain gray forest soils (55%). The studies has shown that the formation of the general level of biological activity is determined by the nature of the ground vegetation cover and the specifics of the soil-forming processes that form one or another soil type.

Keywords: Central Caucasus, forest soils, humus, microbial biomass, enzyme activity, integral indicator of the ecological and biological condition of soils.

REFERENCES

- Alekhina L.K., Otsenka bakterial'nogo raznoobraziya v pochvennykh mikrokosmakh pri raznoi vlazhnosti (Evaluation of bacterial diversity in soil microcosms at different humidity), *Pochvovedenie*, 2001, Vol. 6, No. 847–854.
- Anan'eva N.D., *Mikrobiologicheskie aspekty samoochishcheniya i ustoichivosti pochv* (Microbiological aspects of soil self-purification and stability), M.: Nauka, 2003, 222 p.
- Anan'eva N.D., Sus'yan E.A., Gavrilenko E.G., Determination of the soil microbial biomass carbon using the method of substrate-induced respiration, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 11, pp. 1215–1221.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H., A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 1978, Vol. 10, No. 3, pp. 215–221.
- Anderson T.H., Microbial eco-physiological indicators to assess soil quality, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2003, Vol. 98, pp. 285–293.
- Dadenko E.V., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Vliyanie pastbishchnoi nagruzki na fermentativnyuyu aktivnost' lesnykh pochv Severo-Zapadnogo Kavkaza (Influence of pasturable load on the enzymatic activity of Northwest Caucasus forest soils), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2016, Vol. 18, No. 2, pp. 345–348.
- Galstyan A.S., Dykhanie pochvy kak odin iz pokazatelei ee biologicheskoi aktivnosti (Soil respiration as one of the indicators of its biological activity), *Soobshchenie laboratorii agrokhimii AN ArmSSR. Biologicheskije nauki*, 1961, No. 5, pp. 69–74.
- Galstyan A.S., *Fermentativnaya aktivnost' pochv Armenii* (Soils fermentation activity of Armenii), Erevan: Aiastan, 1974, 275 p.
- Gaponyuk E.I., Malakhov S.V., Kompleksnaya sistema pokazatelei ekologicheskogo monitoringa pochv (Integrated system of indicators for environmental monitoring of soils), In: *Trudy 4-go Vsesoyuznogo soveshchaniya* (Proceedings of 4th All-Soviet Union meeting), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1985, pp. 3–10.
- Gedgafova F.V., Uligova T.S., Gorobtsova O.N., Tembotov R.K., The biological activity of chernozems in the Central Caucasus Mountains (terskii variant of altitudinal zonality), Kabardino-Balkaria, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 12, pp. 1341–1348.
- Golovchenko A.V., Dobvol'skaya N.G., Chislennost' i zapasy mikroorganizmov v poimennykh pochvakh reki Protva (The number and reserves of microorganisms in the floodplain soils of the Protva River), *Pochvovedenie*, 2001, No. 12, pp. 1460–1464.
- Gorobtsova O.N., Khezheva F.V., Uligova T.S., Tembotov R.K., Ecological and geographical regularities of changes in the biological activity of automorphic soils on the foothills and adjacent plains of the Central Caucasus region (Kabardino-Balkarian Republic), *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 3, pp. 303–313.
- Gorobtsova O.N., Uligova T.S., Tembotov R.K., Khakunova E.M., Assessment of biological activity in agrogenic and natural chernozems of Kabardino-Balkaria, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 5, pp. 589–596.
- GOST 17.4.2.01.
- GOST 17.4.4.02-84.
- GOST 5180-2015.
- Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Val'kov V.F., *Biologicheskaya diagnostika i indikatsiya pochv: metodologiya i metody issledovaniy* (Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods), Rostov-on-Don: Izd-vo TsVVR, 2003, 204 p.

- Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Val'kov V.F., *Biologiya pochv yuga Rossii* (Soil biology of southern Russia), Rostov-on-Don: Izd-vo TsVVR, 2004, 350 p.
- Kazeev K.S., Kozin V.K., Kolesnikov S.I., Val'kov V.F., Biologicheskie osobennosti vlazhnykh pochv subtropikov (Biological characteristics of humid soils of subtropics), *Pochvovedenie*, 2002, No. 12, pp. 1474–1478.
- Kazeev K.S., Ter-Miskanyants T.A., Kolesnikov S.I., Kozun' Y.S., Bidiagnostika ekologicheskogo sostoyaniya pochv Zapadnogo Kavkaza posle vyрубki lesa (Biodiagnostics ecological status of the west Caucasus soil after the deforestation), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2013, Vol. 15, No. 3, pp. 1299–1301.
- Khakunova E.M., Gorobtsova O.N., Gedgafova F.V., Uligova T.S., Tembotov R.K., Izmenenie biologicheskoi aktivnosti gornyykh chernozemov Tsentral'nogo Kavkaza v rezul'tate sel'skokhozyaystvennogo ispol'zovaniya (v granit-sakh el'brusskogo varianta poyasnosti Kabardino-Balkarii) (Change in biological activity of Central Caucasus Mountain chernozems under agricultural use (within the boundaries of the elbrus vertical zonation pattern in Kabardino-Balkaria)), *Agrokimiya*, 2018, No. 3, pp. 12–18.
- Khaziev F.K., *Sistemno-ekologicheskii analiz fermentativnoi aktivnosti pochv* (System-ecological analysis of the fermentation activity of soils), M.: Nauka, 1982, 203 p.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR (Classification and diagnostics of the soils of USSR)*, Moscow: Kolos, 1977, 225 p.
- Kolesnikov S.I., Kazeev K.S., Val'kov V.F., Ekologicheskie funktsii pochv i vliyanie na nikh zagryazneniya tyazhelymi metallami (Ecological functions of soils and the effect of heavy metal pollution on them), *Pochvovedenie*, 2002, No. 12, pp. 1509–1514.
- Lukina N.V., Polyanskaya L.M., Orlova M.A., *Pital'nyi rezhim pochv severotaezhnykh lesov* (Nutritional regime of the north taiga soils), M.: Nauka, 2008, 342 p.
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G., *Slovar' ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii* (Vocabulary of terms and notions of modern phytocoenology), M.: Nauka, 1989, 223 p.
- Pochvennaya karta Kabardino-Balkarskoi ASSR. Masshtab 1 : 100000* (Soil map of the Kabardino-Balkarian ASSR. Scale 1 : 100000), Moscow: GUGK SSSR, 1990.
- Rode M.W., Influence of forest growth on former heathland on nutrient input and its consequences for nutrition and management of heath and forest, *Forest Ecology and Management*, 1999, Vol. 114, No. 1, pp. 31–43.
- Sokolov V.E., Tembotov A.K., *Pozvonochnye Kavkaza. Mlekokopitayushchie. Nasekomoyadnye* (Vertebrates of the Caucasus. Mammals. Insectivores), M.: Nauka, 1989, 547 p.
- Stolnikova E.V., Ananyeva N.D., Chernova O.V., The microbial biomass and its activity and structure in the soils of old forests in the European Russia, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 4, pp. 437–452.
- Tembotova F.A., Pshegusov R.K., Tlupova Y.M., Lesa Severnogo Makrosklona Tsentral'nogo Kavkaza (el'bruskii i terskii varianty poyasnosti) (Forests of the Northern Macroslope of the Central Caucasus (Elbrus and Terek variants of zonation)), In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia), M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, Vol. 1, pp. 227–251.
- Val'kov V.F., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Metodologiya issledovaniya biologicheskoi aktivnosti pochv na primere Severnogo Kavkaza (Research methodology of soils biological activity of the North Caucasus (case study)), In: *Nauchnaya mysl' Kavkaza* (Scientific thought of Caucasus), Rostov-on-Don: Izdatel'stvo Severo-Kavkazskogo nauchnogo tsentra vysshei shkoly, 1999, Vol. 1, pp. 32–37.
- World reference base for soil resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*, Rome: FAO, 2014, 181 p.
- Zvyagintsev D.G., Biologicheskaya aktivnost' pochv i shkaly dlya otsenki nekotorykh ee pokazatelei (Biological activity of soils and scales for assessing some of its indicators), *Pochvovedenie*, 1978, No. 6, pp. 48–55.

УДК 574.4:631.4

ХИМИЧЕСКИЕ И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЫ В ЛЕСАХ ВОЛОГОДСКОЙ И КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

© 2021 г. И. Ю. Кудреватых^а, * Н. Д. Ананьева^а, С. В. Сушко^а, Е. А. Иванищева^б

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, ул. Институтская, 2, Пущино, Московская обл., 142290 Россия

^бФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Вологодский государственный университет», ул. С. Орлова, 6, Вологда, 160035 Россия

*E-mail: averkieva.irina@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.03.2019 г.

После доработки 18.12.2019 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Исследование направлено на пространственную оценку химических и микробиологических свойств дерново-подзолистой почвы (Albic Retisols) хвойных и смешанных вторичных лесов (50–80 лет) Вологодской и Костромской областей. Образцы почвы (0–20 см) отбирали в августе 2015 г. в пространственно-удаленных точках (всего 38) двух ареалов, расположенных вблизи (0.8–29 км) и вдали (300–330 км) от соответствующего областного центра. В образцах определяли значение pH, содержание физической глины (ФГ), общего углерода (С), общего азота (N), макроэлементов (Al, P, K, Ca, Na, Mg, S), микроэлементов (Fe, Mn, Pb, Cd, Zn, Cu, Ni, Cs, V, Co, As, Sr, Se), углерода микробной биомассы (С_{мик}) и скорость базального дыхания. Коэффициент пространственной вариации для ФГ, химических и микробиологических показателей почвы обеих областей составил 29, 8–91 и 36–51% соответственно. Для ареалов разной удаленности Вологодской области показаны значимые различия содержания в почве Cr, Sr, Se, Mn, Na, S, Костромской – ФГ, P, K, S, однако их микробиологические показатели не различались. Выявлена дифференциация лесных почв двух изученных областей, обусловленная в основном содержанием Cd, V, Fe, Zn, Cu, Ca и С_{мик}.

Ключевые слова: дерново-подзолистая почва, леса, макро- и микроэлементы, углерод микробной биомассы, базальное дыхание.

DOI: 10.31857/S002411482101006X

Дерново-подзолистые почвы занимают почти 30% территории европейской части нашей страны (Единый ..., 2014), которые преимущественно (65%) заняты лесами (Писаренко, 2004). Изучение дерново-подзолистых почв разных лесов связано в основном с оценкой содержания в них питательных элементов (Федорец, Бахмет, 2003; Аверкиева, Припутина, 2011; Ларионова и др., 2017) и тяжелых металлов (Богатырев и др., 2003; Сморгалов, Воробейчик, 2011). Свойства дерново-подзолистых почв разных лесов изучены и в связи с антропогенным загрязнением от различных предприятий, автотранспорта и других его источников (Карпачевский, 1997; Вершинин и др., 2014). В результате таких воздействий в дерново-подзолистых почвах происходит изменение фракционного состава соединений тяжелых металлов (Ладонин, Пляскина, 2003; Самонова и др., 2016), окислительно-восстановительных условий (Кауричев, Орлов, 1982; Вершинин и др., 2014), содержания С, N, K, P (Федорец, Бахмет, 2003; Авер-

киева, Припутина, 2011; Ларионова и др., 2017) и Pb, Cu, Zn, Cd (Золотарева, 2003; Ладонин, Пляскина, 2003; Водяницкий и др., 2006; Лебедева, Фруммин, 2011; Воробейчик, Кайгородова, 2017). В дерново-подзолистых почвах, в том числе и по их профилю, изучали широкий набор макро- и микроэлементов, что было направлено, прежде всего, на выявление их аккумуляции или рассеивания относительно подстилающей породы (Дубиковский, 1965; Богатырев и др., 2003; Позняк, 2011, Самонова и др., 2015). Оценку содержания химических элементов в почве рассматривают, чаще всего, по катене (Протасова, Беляев, 2000; Самонова и др., 2016) или трансекте – от импактной зоны к фоновому ареалу (Золотарева, 2003; Пляскина, Ладонин, 2005; Жукова, Хомяков, 2015). Однако исследований, связанных с распределением разных элементов в пространственно удаленных точках дерново-подзолистой почвы, локализованных в одном элементе ландшафта (автономный), типе землепользования (лес) и климата

почти не проводилось. Особенности пространственного распределения содержания химических элементов дерново-подзолистой почвы для ареалов разной удаленности от комплексного источника загрязнения (областной центр) изучены также не в полной мере.

Интерес исследователей к оценке микробиологических свойств дерново-подзолистой почвы связан, прежде всего, с влиянием разных загрязнителей: нефти (Вершинин и др., 2014), свинца (Гей и др., 2000), минеральных удобрений (Pečulytė et al., 2009; Жукова, Хомяков, 2015) и техногенных выбросов (Каменщикова, 2011; Сорокин, Афанасова, 2012; Лапа, Михайловская, 2015; Кудреватых и др., 2018; Shi et al., 2018; Oulehle et al., 2018). Выявлено негативное влияние пожаров и рубок разной интенсивности на микробиологические свойства дерново-подзолистых почв разных лесов Сибири (Сорокин, Афанасова, 2012; Богородская, Кукавская, 2016). Доказано, что после таких воздействий “восстановление” функционирования дерново-подзолистой почвы лесов происходит только спустя многие годы. Кроме того, в лесных почвах отмечают высокую пространственную вариабельность микробиологических показателей (Morris, Voerner, 1999; Saetre, 1999). Так, показано, что в почвах Московской области (282 точки исследования) она была наиболее высока в лесах по сравнению с таковой пашен и залежей (Гавриленко и др., 2011). Поэтому информация о пространственной изменчивости основных микробиологических показателей (биомасса, дыхание) дерново-подзолистой почвы лесов будет весьма полезной.

В Вологодской и Костромской областях доминирующим типом почвы является дерново-подзолистая (Albic Retisols), минорные (интразональные) почвы – аллювиальная (Fluvisols) и торфяно-болотная (Fibric Histosols) (Плавинский, 2007; Единый ..., 2014). Большая часть территории рассмотренных регионов занята вторичными хвойными и лиственными лесами (возраст 80–130 лет). Земли лесного фонда в Вологодской области составляют 11.7 млн га, Костромской – 4.39 млн га (81 и 74% территории соответственно) (Доклад об экологической ..., 2016; Доклад о состоянии ..., 2017). Антропогенная деятельность в этих областях характеризуется высоким темпом урбанизации, строительством промышленных объектов и автодорог, что приводит к омоложению древесного яруса лесов, возраст которых вблизи крупных городов в настоящее время, как правило, не превышает 60 лет. Специализация промышленности и уровень урбанизации этих областей различаются. В Вологодской области сосредоточено производство черной металлургии, машиностроения, металлообработки, деревообработки, химических и пищевых продуктов, в Костромской – льняного и ювелирного, машиностроения и дере-

вообработки. Выбросы загрязняющих веществ в атмосферный воздух Вологодской области достигают 429 тыс. т (2017 г.), они содержат преимущественно оксид углерода (59%), диоксид серы (12%), оксиды азота (7.2%), Костромской – 109 тыс. т (2016 г.) – преимущественно оксид углерода, диоксид азота и аммиак, диоксид серы, твердые вещества и углеводороды (Доклад ... Костромской ..., 2016; Доклад ... Вологодской ..., 2017).

Наши исследования были нацелены на оценку пространственного распределения химических и микробиологических свойств дерново-подзолистой почвы хвойных и смешанных лесов Вологодской и Костромской областей. Задачи исследования сфокусированы на: 1) изучении пространственной вариабельности химических и микробиологических показателей дерново-подзолистой почвы хвойных и смешанных лесов в пределах каждой области и ареалов разной удаленности от ее центра; 2) поиске взаимосвязи химических и микробиологических свойств; 3) оценке влияния источника загрязнения (областной центр) на изучаемые свойства почвы; 4) сравнении химических и микробиологических свойств дерново-подзолистой лесной почвы двух административных субъектов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Изучали дерново-подзолистую почву хвойных и смешанных вторичных лесов (возраст 50–80 лет) Вологодской (Вытегорский и Вологодский районы: 59°07′–61°02′ с. ш., 36°18′–39°57′ в. д.) и Костромской (Межевской и Костромской районы: 57°21′–59°36′ с. ш., 40°31′–47°05′ в. д.) областей (табл. 1). Ареалы исследования (административные районы) были выбраны вблизи (0.8–29 км) и вдаль (300–330 км) от соответствующего областного центра, который, в свою очередь, рассматривался как основной источник промышленного загрязнения почв. Леса представлены в основном сосняками (чистые, сложные) и ельниками (чистые, сложные), а в Костромской области – еще и березняками. Среднегодовая температура воздуха в Вологодской и Костромской областях составляет 3.0 и 3.2°C, количество осадков – 570 и 600 мм соответственно.

В каждой области случайным образом были выбраны пространственно удаленные точки исследования (Вологодская – 20, Костромская – 18) (табл. 1). Они были представлены только дерново-подзолистой почвой автономного ландшафта, занимающего преимущественно водораздельные территории. В каждой точке исследования на ровной площадке (10 м², меж- и под кронами деревьев) в августе 2015 г. отбирали образцы почвы (всего 5, метод конверта) из верхнего 20-ти сантиметровой толщи (наибольшая плотность корней), которая могла включать не только гумусо-

Таблица 1. Точки исследования, тип леса и содержание физической глины дерново-подзолистой почвы (0–20 см) разных лесов

Номер точек исследования	Ближайшее поселение	Координаты (с.ш., в.д.)	Расстояние до областного центра, км	Тип леса	Напочвенный покров	ФГ, %
Вологодская область						
1	Семенково	59°09'56", 39°25'57"	6.0	Ельник	Кисличный	23.7
2	Кувшиново	59°09'35", 39°29'13"	0.8	Сосняк	Черничный	23.6
3	Марково	59°08'19", 39°22'13"	6.5	Елово-мелколист- венный	Кисличный	27.7
4	Сосновка	59°07'14", 39°20'60"	9.0	Сосняк	Бореально-мелкотравный	28.3
5	Щекино	59°04'22", 39°34'44"	6.6	Ельник	Разнотравный	15.3
6	Коровайцево	59°05'02", 39°26'29"	4.6	Ельник	Кисличный	54.8
7	Борилово	59°10'58", 39°30'58"	3.4	Елово-мелколист- венный	Кисличный	28.4
8	Дорожный	59°10'49", 39°33'54"	3.6	Елово-мелколист- венный	Кисличный	26.2
9	Владычнево	59°04'57", 39°30'58"	4.7	Елово-мелколист- венный	Снытьевый	33.3
10	Голубково	59°05'03", 39°31'34"	4.0	Ельник	Разнотравный	28.9
11	Палозеро	61°00'07", 36°11'12"	304.7	Елово-мелколист- венный	Кисличный	25.6
12		60°35'43", 36°13'19"	302.0	Сосново-мелко- лиственный	Разнотравный	26.8
13	Тудозерский Погост	60°54'41", 36°14'38"	300.1	Елово-мелколист- венный	Кисличный	26.3
14		61°01'47", 36°17'57"	304.0	Елово-мелколист- венный	Чернично-сфагновый	16.6
15	Вытегра	61°00'35", 36°17'35"	300.0	Сосняк	Чернично-сфагновый	18.8
16		61°00'33", 36°18'27"	302.6	Сосново-мелко- лиственный	Бореально-мелкотравный	28.6
17	Кирпичный	61°01'16", 36°14'31"	302.0	Ельник	Кислично-сфагновый	27.3
18	Лесное	60°34'50", 36°14'31"	304.0	Елово-мелколист- венный	Чернично-сфагновый	32.5
19	Анхимово	60°34'22", 36°18'52"	305.7	Сосняк	Разнотравный	26.8
20	Захарьино	60°33'46", 36°19'57"	308.0	Сосняк	Брусничный	32.2
Костромская область						
21	Песочная	57°42'08", 40°40'32"	26.5	Ельник	Кисличник	26.8
22		57°41'56", 40°41'18"	24.1	Березняк	Разнотравный	23.6
23	Никольское	57°46'59", 41°07'21"	10.0	Елово-мелколист- венный	Бореально-крупнотрав- ный	30.2
24	Калинки	57°47'35", 41°11'18"	21.0	Березняк	Кисличный	16.1
25		57°47'25", 41°10'26"	15.5	Сосняк	Чернично-сфагновый	17.8
26	Руболдино	57°41'56", 41°05'07"	13.6	Елово-мелколист- венный	Кисличный	16.0
27	Минское	57°41'39", 41°01'40"	13.0	Сосняк	Разнотравный	16.9
28	Зубино	57°42'56", 41°01'43"	10.0	Березняк	Неморальноотравный	25.6
29	Клобушни- ково	57°37'27", 40°46'55"	25.0	Елово-мелколист- венный	Недотроговый	24.4
30	Иванниково	57°42'26", 40°48'45"	16.7	Елово-мелколист- венный	Неморальноотравный	14.6
31		57°42'25", 40°49'07"	16.0	Березняк	Чернично-разнотравный	16.0
32	Демидково	57°33'27", 41°12'27"	29.1	Сосняк	Разнотравный	23.5
33	Ильинское	57°38'57", 40°55'34"	19.2	Ельник	Крапивно-малиновый	28.6
34	Авдотьино	57°36'15", 40°57'47"	24.6	Березняк	Недотроговый	15.8
35	Абросимово	58°54'1", 44°32'24"	300.0	Елово-мелколист- венный	Черничный	15.6
36	Никола	58°52'11", 44°54'59"	330.0	Березняк	Разнотравный	13.0
37		58°52'4", 44°58'02"	330.0	Сосново-мелко- лиственный	Брусничный	17.9
38		58°52'11", 44°58'03"	330.5	Ельник	Чернично-зеленомошный	12.0

Примечание. ФГ – физическая глина, размер частиц <0.01.

во-аккумулятивный горизонт. Полученные образцы этого слоя для каждой площадки объединяли (смешанный образец). Лесную подстилку не отбирали (ее мощность составляла в среднем 1.4 см), и в 70% изученных точек она практически отсутствовала. Полученные таким образом смешанные образцы почвы высушивали до воздушно-сухого состояния, доставляли в лабораторию, просеивали (ячейки 1 мм) и использовали для химических и микробиологических анализов.

Физический и химический анализ почвы включал измерение содержания физической глины (ФГ, пирофосфатный метод), общего углерода (С) и азота (N) (анализатор Elementar Vario EL III); аммонийного ($N-NH_4^+$) и нитратного ($N-NO_3^-$) азота (фотоколориметрия) и значения рН (почва : вода = 1 : 2.5). Содержание макро- (Al, P, K, Ca, Na, Mg, S) и микроэлементов (Fe, Mn, Pb, Cd, Zn, Cu, Ni, Cs, V, Co, As, Sr, Se) в почве определяли методом рентген-флуоресцентного анализа (методика № 309/242–(01.00250-2008)-2012) с помощью рентгеновского аппарата “СПЕКТРОСКАН МАКС–GV”. Для этого образцы почвы дополнительно измельчали до состояния порошка и просеивали через мелкое сито с ячейками 71 мкм. Масса навески составляла 1.5–2.5 г (зависит от плотности почвы). Содержание макроэлементов определяли в форме оксидов с последующим расчетом их доли в почве (%). Рассчитывали отношение С : N почвы.

Содержание углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) почвы измеряли методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД), основанного на регистрации начальной максимальной скорости образования CO_2 микроорганизмами при ее обогащении глюкозой (Anderson, Domsch, 1978; Ananyeva et al., 2008). Навеску почвы (1 г) помещали во флакон объемом 15 мл, добавляли по каплям раствор глюкозы (0.1 мл г^{-1} , $10 \text{ мг глюкозы г}^{-1}$), герметично закрывали и инкубировали (22°C) не более 5 ч. За этот период происходит окисление и соокисление глюкозы микроорганизмами, исключая ее потребления для роста. Время инкубации образца строго фиксировали. По окончании инкубации из газовой фазы флакона отбирали шприцем пробу и вводили в газовый хроматограф (Кристаллюкс-4000М, детектор теплопроводности, Россия) для определения концентрации CO_2 . Скорость СИД почвы ($\text{мкл } CO_2 \text{ г}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) рассчитывали с учетом концентрации CO_2 в газовой фазе флакона, ее объема, навески образца и времени инкубации. Величину $C_{\text{мик}}$ (мкг С г^{-1}) рассчитывали по формуле: СИД $\times 40.04 + 0.37$ (Anderson, Domsch, 1978).

Скорость базального (микробного) дыхания (БД, выделение CO_2 почвой) измеряли в почве (навеска 1 г, без внесения глюкозы), инкубиро-

ванной 24 ч при 22°C (Ananyeva et al., 2008). Измерение БД выполнено как описано для СИД, только вместо раствора глюкозы в почву добавляли воду (0.1 мл г^{-1} почвы). Величину БД выражали в $\text{мкг } CO_2\text{-С г}^{-1} \text{ почвы ч}^{-1}$.

Навески для определения $C_{\text{мик}}$ и БД отбирали одновременно из предварительно инкубированного образца почвы (масса 100–300 г, 50–60% полной влагоемкости, 22°C , 7 сут), чтобы исключить избыточное образование CO_2 в результате ее просеивания и реувлажнения (Ananyeva et al., 2008, Creamer et al., 2014). Рассчитывали отношения БД : $C_{\text{мик}} = qCO_2$ и $C_{\text{мик}} : C$, характеризующие удельное дыхание микробной биомассы и долю углерода микробной биомассы в общем углероде почвы соответственно.

Лесные ареалы каждой области дифференцировали по их удаленности от областного (промышленного) центра и принадлежности к разным типам леса (ельник чистый + ельник смешанный, сосняк чистый + сосняк смешанный, березняк).

Статистический анализ данных. Определение микробиологических показателей почвы проводили в трех повторностях, химических — в двух, расчет их величин выполнен на вес сухой почвы (105°C , 8 ч). Результаты выражали как среднее \pm стандартное отклонение ($\text{mean} \pm \text{sd}$). Коэффициент пространственной вариации (coefficient of variance, C.V.) данных рассчитывали как отношение ($\text{sd} : \text{mean}$) $\times 100\%$. Соответствие экспериментальных данных нормальному распределению проверяли графически (гистограмма) и критерием Шапиро–Уилка. Различие средних величин оценивали тестом Стьюдента (Т-тест) для группировок: 1) “ближний” и “дальний” ареалы; 2) Вологодская и Костромская области; 3) сосняки и ельники Вологодской области (две независимые группы). Различие экспериментальных величин для ельника, сосняка и березняка Костромской области (три независимые группы) оценивали однофакторным дисперсионным (ANOVA) и апостериорным (критерий Тьюки) анализами. Взаимосвязь между микробиологическими и химическими свойствами почвы лесов изученных областей оценивали корреляционным анализом (Пирсон). Уровень значимости (α) для Т-теста, дисперсионного, апостериорного и корреляционного анализов составил ≤ 0.05 . Визуализация данных (box-plot, согplot) выполнена в среде программирования “R” (версия 3.6.1). Анализ главных компонент (ГК) и визуализация его результатов (диаграммы свойств и точек исследования) были также выполнены в программной среде “R” с использованием функций из пакетов “FactoMineR” и “factoextra” (Le et al., 2008; Kassambara, 2017). Предварительная подготовка экспериментальных данных для анализа ГК включала: 1) их центрирование и нормирование

Таблица 2. Значение pH, содержание общего углерода (С), общего (N), аммонийного (N-NH₄⁺) и нитратного (N-NO₃⁻) азота, физической глины дерново-подзолистой почвы (0–20 см) лесов двух областей

Область	Число проб	pH _{вод}	С	N	С : N	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	Физическая глина, %
			%			мг/кг		
Вологодская	20	5.2 <i>a</i>	3.7 <i>a</i>	0.2 <i>a</i>	16.0 <i>a</i>	6.7 <i>a</i>	10.1 <i>a</i>	27.6 <i>a</i>
Костромская	18	5.1 <i>a</i>	3.0 <i>a</i>	0.2 <i>a</i>	15.0 <i>a</i>	6.2 <i>a</i>	7.7 <i>a</i>	19.7 <i>b</i>

Примечание. Величины с одинаковыми буквами не различаются значимо для каждого показателя отдельно.

согласно формуле $(x_i - \text{mean})^{-1} * \text{sd}$; 2) проверку на отсутствие нулевых или пропущенных значений; 3) сокращение числа сильно коррелирующих между собой свойств ($R \geq 0.9$) до одного: оставлено Fe (исключены Cs, Mg, Al, Ni), N и C_{мик} (исключены С и БД соответственно).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Химические, физические и микробиологические свойства почвы Вологодской и Костромской области. Значение pH дерново-подзолистой почвы лесов Вологодской области варьировало от 3.5 до 5.6 (С.V. = 11%), содержание С и N – от 0.9 до 5.3% (10.4%, точка № 17, ельник кислично-сфагновый) и от 0.05 до 0.56% (С.V. = 48 и 56% соответственно), отношение С : N – от 12 до 26 (С.V. = 23%). Однако содержание аммонийного и нитратного азота в почве этой области варьировало сильнее (С.V. = 82–106%). Значение ФГ почвы составило от 15 до 55% (С.V. = 29%), что соответствует супесчаному – легко глинистому гранулометрическому составу. В почве изученных лесов Костромской области значения pH и С варьировали в интервале 3.3–6.5 и 0.6–6.3%, N и С : N – 0.04–0.43% и 13–19, причем С.V. для этих показателей составило 16, 53, 53 и 11% соответственно. Варьирование аммонийного и нитратного азота в почве оказалось также сильнее (С.V. = 75–94%). Содержание ФГ почвы составило от 12 до 30% (С.V. = 29%) – от супеси до легкого суглинка. С.V. для содержания макро- (Al, P, K, Ca, Na, Mg, S) и микроэлементов (Fe, Mn, Pb, Cd, Zn, Cu, Ni, Cs, V, Cr, Co, As, Sr, Se) в почве Вологодской области составил 25–60 и 20–52% соответственно, Костромской – 12–47 и 8–91%.

Далее мы сравнили химические и физические показатели дерново-подзолистых почв двух областей. Оказалось, что содержание С, N и значение pH почв Вологодской и Костромской областей в среднем не различалось значимо, однако для ФГ различие составило в среднем почти 1.5 раза (табл. 2). Большая часть определяемых макро- и микроэлементов (67%) почвы различалась между областями, и только 33% из них (P, K, Mg, Zn, Cs, As и Sr) были почти одинаковыми (табл. 3). Содержание Al, Ca, Na и Fe в почве Вологодской об-

ласти оказалось в среднем на 23–50% больше, чем Костромской, а Mn и S – напротив, на 33–40% меньше. К тому же в почве Вологодской области содержание Cu, Ni, V, Co было в среднем в 1.9–2.5 раза больше, чем в Костромской, а Pb, Cd, Cr и Se – в 1.4–2.8 раза меньше.

Затем было оценено пространственное варьирование микробиологических показателей дерново-

Таблица 3. Содержание разных элементов в дерново-подзолистой почве (0–20 см) лесов Вологодской и Костромской областей (величины с одинаковыми буквами не различаются значимо для каждого показателя отдельно)

Элементы	Вологодская область (N = 20)	Костромская область (N = 18)
Содержание, %		
Al	8.7 <i>a</i>	7.1 <i>b</i>
P	0.16 <i>a</i>	0.14 <i>a</i>
K	1.8 <i>a</i>	1.7 <i>a</i>
Ca	0.9 <i>a</i>	0.6 <i>b</i>
Mn	0.05 <i>b</i>	0.07 <i>a</i>
Na	0.7 <i>a</i>	0.5 <i>b</i>
Mg	0.6 <i>a</i>	0.5 <i>a</i>
S	0.03 <i>b</i>	0.04 <i>a</i>
Fe	2.6 <i>a</i>	1.8 <i>b</i>
Содержание, мг/кг		
Pb	12.2 <i>b</i>	33.6 <i>a</i>
Cd	0.9 <i>b</i>	1.4 <i>a</i>
Zn	50.5 <i>a</i>	41.9 <i>a</i>
Cu	22.2 <i>a</i>	9.8 <i>b</i>
Ni	25.8 <i>a</i>	13.9 <i>b</i>
Cs	3.0 <i>a</i>	2.6 <i>a</i>
V	67.6 <i>a</i>	26.7 <i>b</i>
Cr	76.5 <i>b</i>	118.5 <i>a</i>
Co	9.9 <i>a</i>	5.3 <i>b</i>
As	10.6 <i>a</i>	11.2 <i>a</i>
Sr	155.7 <i>a</i>	161.9 <i>a</i>
Ce	41.2 <i>b</i>	56.9 <i>a</i>

Примечание. См. табл. 2.

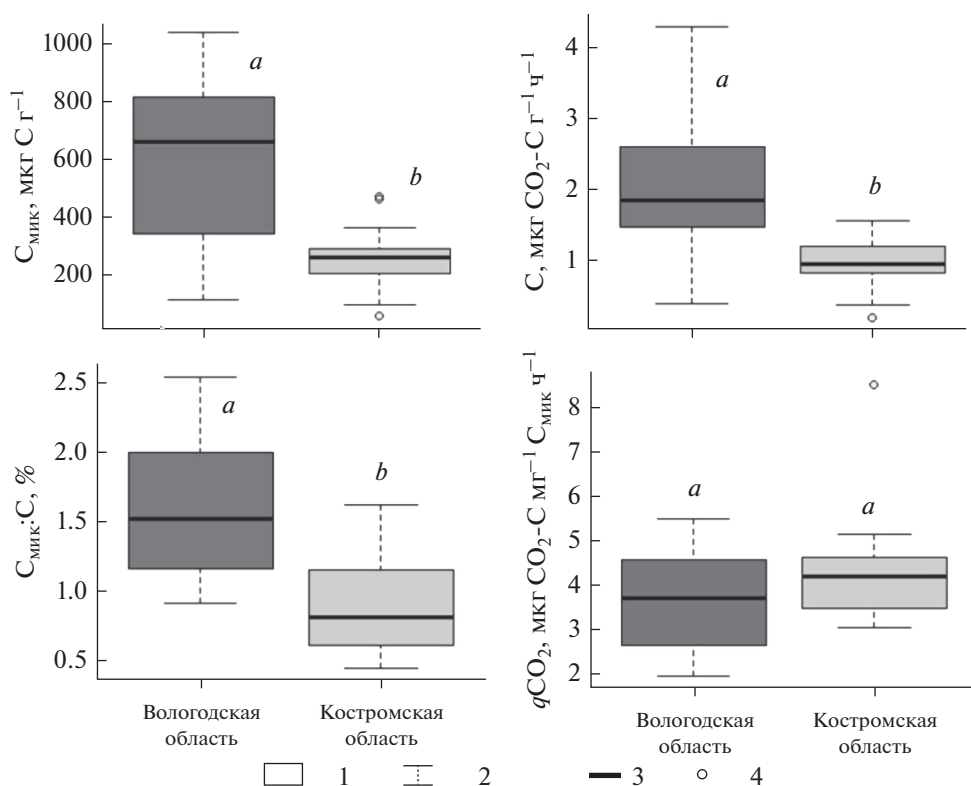


Рис. 1. Углерод микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$), скорость базального дыхания (БД), доля углерода микробной биомассы в общем углероде ($C_{\text{мик}} : C$), удельное дыхание микробной биомассы ($q\text{CO}_2$) дерново-подзолистой почвы (0–20 см) лесов Вологодской и Костромской областей ($n = 20$ и 18 соответственно). Величины с разными буквами различаются значимо ($p \leq 0.05$) для каждого показателя отдельно. 1 – 25–75% встречаемых значений, 2 – разброс “минимум-максимум”, 3 – медиана, 4 – выбросы.

подзолистой почвы изученных областей. Величины $C_{\text{мик}}$ и БД почвы лесов Вологодской области составили 111–1032 мкг С г⁻¹ и 0.4–4.3 мкг СО₂-С г⁻¹ ч⁻¹ (С.V. = 51 и 44% соответственно). Однако значения $q\text{CO}_2$ и $C_{\text{мик}} : C$ варьировали меньше – 2.0–5.5 мкг СО₂-С мг⁻¹ С_{мик} ч⁻¹ и 0.9–2.5% (С.V. = 31 и 29%). В лесах Костромской области величины $C_{\text{мик}}$, БД и $C_{\text{мик}} : C$ почвы изменялись в меньшем интервале – 51–466 мкг С г⁻¹, 0.2–1.6 мкг СО₂-С г⁻¹ ч⁻¹ и 0.5–1.6% (С.V. = 44, 36 и 38%), а $q\text{CO}_2$, напротив, в большем – 3.1–8.5 мкг СО₂-С мг⁻¹ С_{мик} ч⁻¹ (С.V. = 28%). Сравнительный анализ микробиологических свойств показал, что величины $C_{\text{мик}}$, БД и $C_{\text{мик}} : C$ дерново-подзолистой почвы Вологодской области были в среднем в 1.8–2.3 раза больше таковых Костромской, однако $q\text{CO}_2$ не различалось значимо (рис. 1).

Тип леса. Выявлено, что изученные физико-химические показатели почвы ельников и сосняков Вологодской области не различались значимо (данные не показаны). Однако в Костромской области почва сосняков, ельников и березняков различалась по содержанию общего N (0.11, 0.22 и

0.26% соответственно), в то время как другие показатели были почти одинаковыми. В ельниках и сосняках Вологодской области величины $C_{\text{мик}}$, БД и $C_{\text{мик}} : C$ не различались, а $q\text{CO}_2$ ельников оказалось на 32% больше (табл. 4). Выявлено также, что в ельниках и березняках Костромской области значения $C_{\text{мик}}$ и БД превышали таковые сосняков, а их относительные показатели ($q\text{CO}_2$, $C_{\text{мик}} : C$) не различались.

Таким образом, дерново-подзолистая почва лесов разных точек исследования Вологодской и Костромской областей характеризовалась близкими значениями С, N и рН, однако по содержанию ФГ, макро- и микроэлементов различалась, причем в большей степени (1.9–2.8 раза) – для Рb, Cu, Ni, V и Co. Различие химических свойств почвы ельников и сосняков в Вологодской области не выявлено, а в Костромской выявлено (сосняки обеднены азотом). Микробная биомасса и дыхательная активность дерново-подзолистой почвы лесов Вологодской области были почти в 2 раза больше таковых Костромской. Ельники и сосняки Вологодской области характеризовались также одинаковыми микробиологическими по-

Таблица 4. Микробиологические показатели почв разных лесных формаций Вологодской и Костромской областей

Показатель	Вологодская		Костромская		
	Е (n = 13)	С (n = 7)	Е (n = 8)	С (n = 4)	Б (n = 6)
$C_{\text{мик}}$, мкг С г ⁻¹	563 a	607 a	233 ab	142 b	340 a
БД, мкг СО ₂ -С г ⁻¹ ч ⁻¹	2.1 a	1.8 a	1.0 a	0.6 b	1.3 a
$q\text{CO}_2$, мкг СО ₂ -С мг ⁻¹ С _{мик} ч ⁻¹	4.1 a	3.1 b	4.8 a	4.1 a	3.8 a
$C_{\text{мик}} : C$, %	1.5 a	1.8 a	0.8 a	0.9 a	1.0 a

Примечание. См. табл. 2. Е – ельники, С – сосняки, Б – березняки, $C_{\text{мик}}$ – углерод микробной биомассы, БД – базальное дыхание, $q\text{CO}_2$ – микробный метаболический коэффициент, $C_{\text{мик}} : C$ – доля $C_{\text{мик}}$ в общем углероде.

казателями, однако в сосняках Костромской области $C_{\text{мик}}$ и БД были ниже таковых соответствующих ельников и березняков.

“Ближний” и “дальний” ареалы исследования. Проведено сравнение свойств почвы “ближнего” и “дальнего” ареалов исследования в каждой из изученных областей. В Вологодской области почва этих ареалов различалась по восьми показателям (всего их 32), в Костромской – только по четырем (табл. 5). Так отношение С : N, содержание N-NO_3^- и Na в почве “ближнего” ареала Вологодской области были в среднем на 38%, в 1.8 и 2.4 раза соответственно меньше таковых дальнего, однако содержание Cr, Sr, Se, Mn и S, напротив, было на 25–75% больше. В Костромской области почва “ближнего” ареала характеризовалась большим содержанием ФГ, P, K и S (различие 1.4–2.5 раза) по сравнению с “дальним”. Микробиологические свойства почвы изученных ареалов в каждой области не различались значимо (данные не показаны), указывая тем самым на отсутствие их дифференциации.

Взаимосвязь физико-химических и микробиологических свойств дерново-подзолистой почвы лесов. Между микробиологическими показателями и содержанием С и N в почве в каждой области выявлена корреляционная связь: $C_{\text{мик}}$ и С (N), $R = 0.76$ – 0.78 , БД и С (N), $R = 0.70$ – 0.88 . Корреляция между микробиологическими показателями почвы и ее pH, ФГ, макро-, микроэлементами не обнаружена. Принимая во внимание, что почва разных точек исследования в двух областях существенно различалась по содержанию макро- и микроэлементов, мы оценили их корреляционную связь. Оказалось, что содержание Na, K, S и Mn в почвах Вологодской области и Co, Cd, Pb, Cu, Cr, Ni, As, Mn, V, S и Sr – Костромской не коррелировали значимо ($P > 0.05$) ни с одним из изученных элементов, поэтому их не включали в финальный вариант корреляционной матрицы (рис. 2). Затем для каждой области выделили группы взаимосвязанных элементов, коэффициент корреляции которых составил ≥ 0.70 . В Воло-

годской области можно выделить многочисленную группу элементов (V, Mg, Al, Cr, Se, Ni, Fe, Cs, Cu, Zn), тесно и положительно коррелирующих между собой, и отрицательно – с Cd. В этой области, кроме того, отмечена положительная корреляция между Ca и Sr ($R = 0.84$). В Костромской области количество элементов (Al, Fe, Cs, Se, K, Ca), тесно коррелирующих между собой, оказалось значительно меньше чем в Вологодской.

Экспериментальные данные почв обоих регионов (38 точек, 26 показателей) были проанализированы методом ГК. На основе предварительного анализа мы выявили показатели, которые

Таблица 5. Показатели дерново-подзолистой почвы (0–20 см) в “ближнем” и “дальнем” ареалах области, различающиеся значимо

Показатель	ЕИ	Ближний ареал	Дальний ареал
Вологодская область (N = 20)			
C : N		13	18
N-NO_3^-	мг/кг	5.9	14.3
Cr		85	68
Sr		177	134
Se		48	34
Mn	%	0.07	0.04
Na		0.5	0.9
S		0.03	0.02
Костромская область (N = 18)			
ФГ	%	21.2	14.7
P		0.2	0.1
K		1.9	1.4
S		0.05	0.02

Примечание. ЕИ – единица измерения, ФГ – физическая глина.

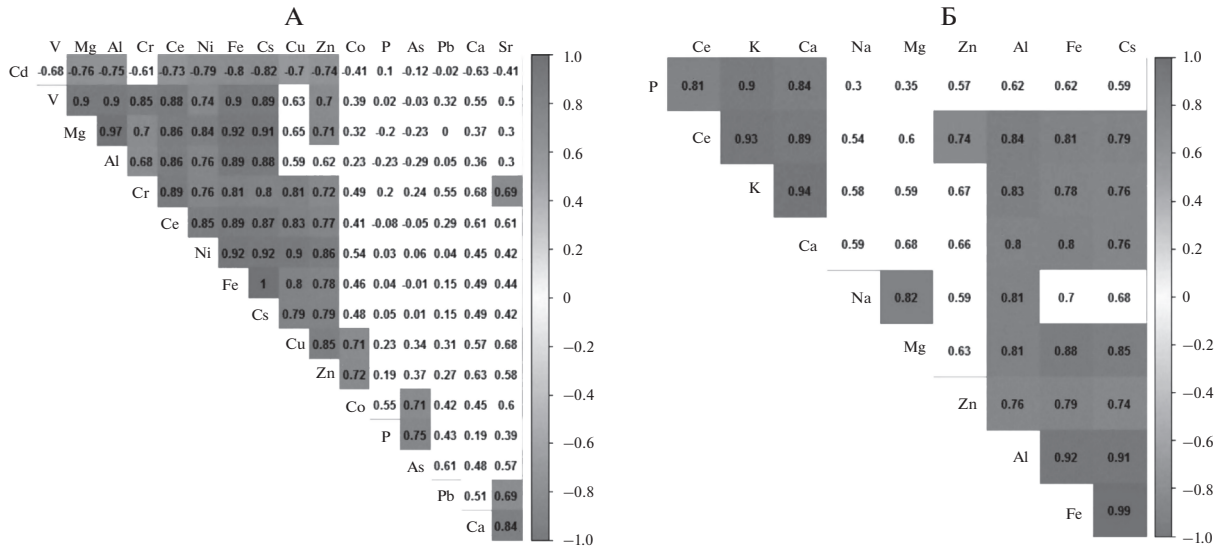


Рис. 2. Коэффициент корреляции Пирсона между содержанием химических элементов в дерново-подзолистой почве (0–20 см) лесов Вологодской (А, $N = 20$) и Костромской (Б, $N = 18$) областей. Значимые ($P < 0.001$) коэффициенты выделены цветом.

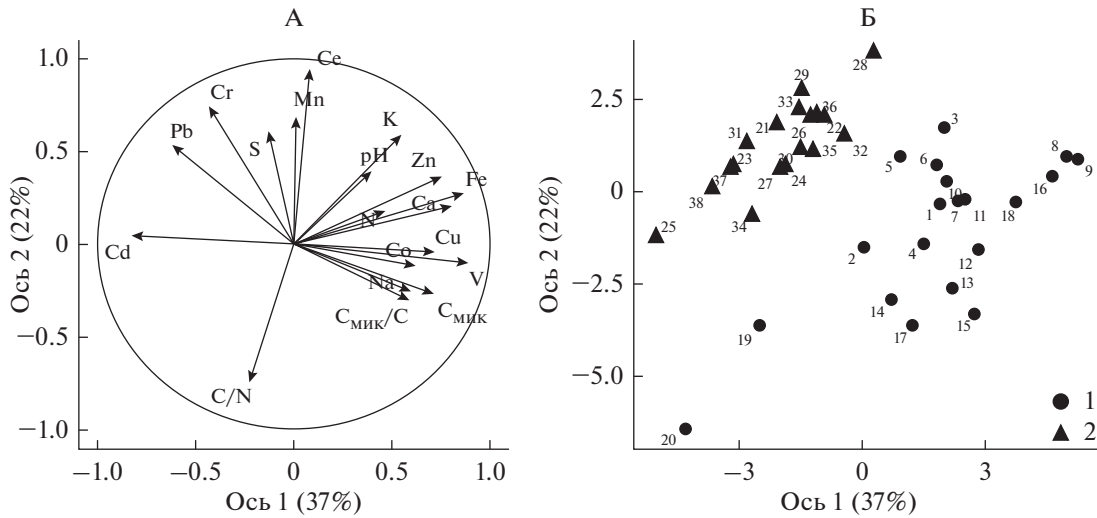


Рис. 3. Результат анализа главных компонент: А – корреляционная диаграмма почвенных свойств с двумя первыми компонентами (осями); Б – ординация изученных точек (нумерация соответствует табл. 1). Регионы исследования: 1 – Вологодская область, 2 – Костромская область.

слабо варьировали и коррелировали с двумя первыми компонентами ($R^2 < 0.25$, ФГ, $N-NO_3^-$, $N-NH_4^+$, Sr, As, qCO_2). Эти показатели мы исключили из последующего анализа, что увеличило суммарную долю объясненной дисперсии данных двумя первыми компонентами (осями) с 44 до 59%. Финальный результат анализа ГК представлен на рис. 3. Оказалось, что содержание микро- (Ce, Fe, V, Cr, Zn, Cd, Pb), макроэлементов (Ca, K) и качество органического вещества (C : N) дерново-

подзолистой почвы вносили наибольший вклад в первые две оси ($R^2 = 0.60-0.80$). Ординация изученных точек исследования в пространстве двух первых осей выявила весьма четкую их дифференциацию по областям преимущественно в градиенте содержания Cd, V, Fe, Zn, Cu, Ca и $C_{мик}$. Следует отметить, что дерново-подзолистая почва лесов Вологодской области в градиенте изученных свойств оказалась более неоднородной (точки сильно разнесены вдоль первой и второй осей) по сравнению с Костромской.

Итак, оценена пространственная вариабельность химических (С, N, рН: С.V. = 11–56%; N-NH₄⁺, N-NO₃⁻: С.V. = 75–106%) и микробиологических (С_{мик}, БД: С.V. = 36–51%) показателей дерново-подзолистой почвы разных лесов Вологодской и Костромской областей. Для ареалов разной удаленности от областного центра показано значимое различие некоторых физико-химических свойств (С : N, N-NO₃⁻, Cr, Sr, Се, Mn, Na, S – Вологодская область; ФГ, Р, К, S – Костромская), однако для микробиологических показателей оно не выявлено. Величины С_{мик} и БД почвы обоих регионов тесно коррелировали только с содержанием в ней С и N. Почва разных точек исследования Вологодской области содержала больше ФГ, макроэлементов (Al, Ca, Na), микроэлементов (Fe, Cu, Ni, V и Co), С_{мик} и БД, чем таковая Костромской. Выявлена существенная дифференциация изученных свойств дерново-подзолистой почвы лесов между областями, которая во многом обусловлена величинами Cd, V, Fe, Zn, Cu, Ca и С_{мик}.

Элементный состав почвы Вологодской и Костромской областей. Химические свойства почвы лесов существенно варьируют в зависимости от рельефа, типа растительности, климата и подстилающей породы (Карпачевский, 1997; Рассеянные ..., 2004). Поэтому исследователи отмечают тесную связь элементного состава верхних горизонтов почвы с таковыми подстилающих пород (Дубиковский, 1965; Богатырев и др., 2003; Сомнова и др., 2015, 2016; Жарикова, 2017). Нами показано, что элементный состав почвы исследованных точек Вологодской области обогащен Al, Ca, Na (макроэлементы) и Fe, Cu, Ni, V, Co (микроэлементы) по сравнению с таковыми Костромской области (табл. 3). Рассмотрим основные аспекты, позволяющие объяснить полученные экспериментальные результаты. Ранее было показано, что коренные породы Вологодской области (Вытегорский район) обогащены Al, Fe и Ca (Дворникова, 1961; Комиссаров, 1972; Копничева, 2000). Повышенное содержание Na в почве разных точек исследования этой области связано с месторождением натриевых солей – галитов (Гей и др., 2000), а микроэлементов (Cu, Ni, V, Co) – с высоким содержанием ФГ (Ильин, 1988; Позняк, 2011).

Вместе с тем следует отметить, что в почве Костромской области обнаружено повышенное содержание ряда металлов (Pb, Cd, Cr и Се) (табл. 3). Характерно, что в этой области преобладают кислые магматические породы и глинистые осадки (Болысов, Фуззина, 2001), на которых сформированы почвы с повышенным содержанием Cd и Се (Ильин, 1988), а также Pb (Холодов, 2006). Отмечают также, что в этих породах содержание хрома почти в 2 раза больше такового по сравнению с

лёссовидными карбонатными и покровными су-глинками (Краснокутская и др., 1990). Нашими исследованиями показано, что свойства лесных дерново-подзолистых почв двух административных субъектов четко дифференцированы по содержанию, прежде всего, металлов (Cd, V, Fe, Zn, Cu). Поэтому для установления ориентировочно допустимых концентраций разных элементов в почве крупных территориальных образований следует принимать во внимание их фоновое содержание (Чернова, Бекецкая, 2011; Лебедева, Фрумин, 2011).

“Ближний” и “дальний” ареалы исследования. В почве “ближних” ареалов обоих регионов обнаружено повышенное содержание серы, которое мы можем объяснить ее аэротехногенным поступлением (транспорт, тепло-энергетический комплекс, текстильная промышленность) (Сви-стов и др., 2010). Почва “ближнего” ареала Вологодской области обогащена Cr, Sr, Се и Mn по сравнению с “дальним”, а Костромской – Р и К (табл. 5), что может быть связано с различием их гранулометрического состава и почвообразующих пород.

Микробная биомасса и микробное дыхание поч-вы. Содержание микробной биомассы, ее дыха-тельная активность и доля в углероде дерново-подзолистой почвы разных исследуемых точек Вологодской области в среднем оказались почти в 2 раза больше таковых Костромской (рис. 1). Отмечают, что такие микробиологические показате-ли в суглинистой почве выше, чем в соответ-ствующей песчаной и супесчаной (Kaiser et al., 1992; Вершинин и др., 2014). Нами показано, что почва разных точек исследования Вологодской области характеризовалась более высоким содержанием ФГ (в среднем в 1.5 раза) по сравнению с Костромской (табл. 2), что и обусловило различие их микробных свойств. К тому же показано, что почвенная микробная биомасса и ее активность существенно зависят и от содержания в почве ор-ганического углерода и общего азота (Kaiser et al., 1992). Выявленная нами тесная корреляционная связь между микробными свойствами и С (N) в изученных почвах согласуется с этой закономерностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлена пространственная вариабельность химических и микробиологических свойств дер-ново-подзолистой почвы хвойных, смешанных и мелколиственных лесов Вологодской и Костром-ской областей. Показана четкая дифференциация изученных свойств дерново-подзолистой почвы, обусловленная в основном содержанием ряда элементов и микробной биомассы. Почва Вологодской области оказалась обогащена эле-ментами Al, Ca, Na, Fe, Cu, Ni, V, Co по сравне-

нию с Костромской, но обеднена Mn, S, Pb, Cd, Cr и Se. Оценены различия элементного состава почвы “ближнего” и “дальнего” ареалов области, что может указывать в определенной степени на промышленное загрязнение серой ближних к областному центру лесных территорий. Химические и микробиологические свойства одного типа почвы (дерново-подзолистая), растительности (лес) и сходных климатических условий существенно различаются, что обусловлено, по видимому, почвообразующими породами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверкиева И.Ю., Припутина И.В.* Оценка влияния техногенной эмиссии NO_x на питательный режим лесных биогеоценозов Подмосковья // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. 2011. Т. 17. № 3. С. 51–57.
- Богатырев Л.Г., Ладонин Д.В., Семенюк О.В.* Микроэлементный состав некоторых почв и почвообразующих пород южной тайги Русской равнины // Почвоведение. 2003. № 5. С. 568–576.
- Богородская А.В., Кукавская Е.А.* Состояние микробных сообществ в почвах лиственных и светлохвойных лесов Средней Сибири после рубок и пожаров // Лесоведение. 2016. № 5. С. 383–396.
- Болысов С.И., Фуззина Ю.Н.* Физико-географические условия Костромского Заволжья: Геолого-геоморфологическое устройство // Костромское Заволжье. Природа и человек. Эколого-социальный очерк, М.: Из-во “ИПЭЭ РАН”, 2001. С. 36–60.
- Вершинин А.А., Петров А.М., Акайкин Д.В., Игнатьев Ю.А.* Оценка биологической активности дерново-подзолистых почв разного гранулометрического состава в условиях нефтяного загрязнения // Почвоведение. 2014. № 2. С. 250–256.
- Водяницкий Ю.Н., Васильев А.А., Кожева А.В., Сатаев Э.Ф.* Особенности поведения железа в дерново-подзолистых и аллювиальных оглеенных почвах Среднего Предуралья // Там же. 2006. № 4. С. 396–409.
- Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжёлых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // Там же. 2017. № 8. С. 1009–1024.
- Гавриленко Е.Г., Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Макаров О.А.* Пространственное варьирование содержания углерода микробной биомассы и микробного дыхания почв южного Подмосковья // Там же. 2011. № 10. С. 1231–1245.
- Гей В.П., Плевшивецова Э.С., Ауслендер В.Г.* Новые данные о ранневалдайских отложениях бассейна рек Шексны и Вологды, их стратиграфическое и палеогеографическое значение / Геология и минеральные ресурсы Вологодской области. Вологда: Русь, 2000. С. 42–47.
- Дворникова Л.Л.* Почвенный покров западной части Вологодской области: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. 25.00.09. Ленинград, 1961. 18 с.
- Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2017 г. Вологда // Сайт Департамента природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области. http://dpr.gov35.ru/dokumenty/detail.php?ELEMENT_ID=116692. Дата обращения: 12.07.2018.
- Доклад об экологической ситуации в Костромской области в 2016 г. Кострома // Сайт Департамента природных ресурсов и охраны окружающей среды Костромской области. (<http://docplayer.ru/69421557-Ob-ekologicheskoy-situacii-v-kostromskoy-oblasti-v-2016-godu-vvedenie.html>). Дата обращения: 12.07.2018.
- Дубиковский Г.П.* Содержание и распределение микроэлементов в дерново-подзолистых почвах. Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. 03.02.13. Минск, 1965. 17 с.
- Единый государственный реестр почвенных ресурсов России / Отв. ред. Иванов А.Л., Шоба А.С., Столбовой В.С. и др. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2014. 768 с.
- Жарикова Е.А.* Геохимическая характеристика почв восточного побережья Северо-Сахалинской низменности // Почвоведение. 2017. № 1. С. 40–47.
- Жукова А.Д., Хомяков Д.М.* Показатели микробного дыхания в почвенном покрове импактной зоны предприятий по производству минеральных удобрений // Там же. 2015. № 8. С. 984–992.
- Золотарева Б.И.* Тяжелые металлы в почвах Верхнеокского бассейна // Там же. 2003. № 2. С. 173–182.
- Ильин В.Б.* Биогенная и техногенная аккумуляция химических элементов в почве // Там же. 1988. № 7. С. 124–132.
- Каменщикова В.И.* Экологическое состояние и устойчивость почв таежно-лесной зоны к антропогенным воздействиям // Вестник Пермского университета. 2011. № 1. С. 64–67.
- Карпачевский Л.О.* Динамика свойств почвы. М.: ГЕОС, 1997. 170 с.
- Кауричев И.С., Орлов Д.С.* Окислительно-восстановительные процессы и их роль в генезисе и плодородии почв. М.: Колос, 1982. 248 с.
- Комиссаров В.В.* Агрохимические особенности пахотных почв центральной части Вологодской области (в связи со свойствами материнских пород, рельефом, почвенно-грунтовыми водами и окультуренностью). Автореф. дис. кан. с.-х. наук. 03.02.13. М., 1972. 27 с.
- Копничева Г.М., Чернышов В.И., Артякова В.П.* Состояние и перспективы развития минерально-сырьевой базы Вологодской области // Геология и минеральные ресурсы Вологодской области: Сб. научных трудов. Вологда: Русь, 2000. С. 4–15.
- Краснокутская О.Н., Кузьмич М.А., Выродова Л.П.* Хром в объектах окружающей среды // Агрохимия. 1990. № 2. С. 128–140.
- Кудреватых И.Ю., Иващенко К.В., Ананьева Н.Д., Иванничева Е.А.* Атмосферные выпадения соединений азота и свойства лесных почв Вологодской области // Почвоведение. 2018. № 2. С. 155–164.

- Ладонин Д.В., Пляскина О.В. Фракционный состав соединений меди, цинка, кадмия и свинца в некоторых типах почв при полиэлементном загрязнении // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2003. № 1. С. 8–16.
- Лапа В.В., Михайловская Н.А. Ферментативная активность дерново-подзолистых почв при разных уровнях применения удобрений // Доклады Национальной академии наук Белоруссии. 2015. Т. 59. № 5. С. 122–128.
- Ларионова А.А., Квиткина А.К., Быховец С.С., Лопес-де-Гереню В.О., Колягин Ю.Г., Казанов В.В. Влияние азота на минерализацию и гумификацию лесных опавов в модельном эксперименте // Лесоведение. 2017. № 2. С. 128–139.
- Лебедева О.Ю., Фрумин Г.Т. Содержание валовых форм тяжелых металлов в почвах Костромской области // Вестник СПбГУ. Науки о Земле. 2011. № 1. С. 239–242.
- Писаренко А.И. Лесное хозяйство России. М.: Юриспруденция, 2004. 546 с.
- Плавинский В.А. Почвы Вологодской области, их классификация и свойства. Вологда: ВоГТУ, 2007. 92 с.
- Пляскина О.В., Ладонин Д.В. Соединения тяжелых металлов в гранулометрических фракциях некоторых типов почв // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2005. № 4. С. 36–43.
- Позняк С.С. Содержание тяжелых металлов Pb, Ni, Zn, Cu, Mn, Zr, Cr, Co и Sn в почвах Центральной зоны Республики Беларусь // Научный журн. НИУ ИТМО. Серия “Экономика и экологический менеджмент”. 2011. № 1. С. 250–261
- Протасова Н.А., Беляев А.Б. Макро- и микроэлементы в почвах Центрально-черноземной зоны и почвенно-геохимическое районирование ее территории // Почвоведение. 2000. № 2. С. 201–211.
- Рассеянные элементы в бореальных лесах / Отв. ред. Исаев А.С. М.: Наука, 2004. 616 с.
- Самонова О.А., Касимов Н.С., Асеева Е.Н. Металлы в гранулометрических фракциях почв овражной системы (юго-восточная часть Смоленско-Московской возвышенности) // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2016. № 3. С. 18–28.
- Самонова О.А., Геннадиев А.Н., Кошовский Т.С., Жидкин А.П. Металлы в почвах малого водосбора лесостепной зоны (Среднерусская возвышенность) // Почвоведение. 2015. № 6. С. 584–592.
- Свистов П.Ф., Полищук А.И., Першина Н.А. Качественная оценка загрязнения окружающей среды (по данным о химическом составе атмосферных осадков). СПб.: Из-во ГГО им А.И. Воейкова, 2010. С. 4–17.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // Экология. 2011. № 6. С. 425–435.
- Сорокин Н.Д., Афанасова Е.Н. Микробиологическая диагностика состояния почв и филлосферы лесных экосистем Сибири // Известия РАН. Сер. Биол. 2012. № 1. С. 100–108.
- Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: Из-во Карельского НЦ РАН, 2003. 240 с.
- Холодов В.Н. Геохимия осадочного процесса // Труды геологического института РАН. М.: ГЕОС, 2006. 608 с.
- Чернова О.В., Бекецкая О.В. Допустимые и фоновые концентрации загрязняющих веществ в экологическом нормировании (тяжелые металлы и другие химические элементы) // Почвоведение. 2011. № 9. С. 1102–1113.
- Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Wirth S. Microbial respiration activities of soils from different climatic regions of European Russia // European J. Soil Biology. 2008. V. 44. № 2. P. 147–157.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology Biochemistry. 1978. V. 10. № 3. P. 215–221.
- Creamer R.E., Schulte R.P.O., Stone D., Gal A., Krogh P.H., Papa G.L., Marray P.J., Pepe G., Foerster D., Rutgers M., Sousa J.P., Winding A. Measuring basal soil respiration across Europe: Do incubation temperature and incubation period matter? // Ecological Indicators. 2014. V. 36. P. 409–418.
- Kaiser E.A., Mueller T., Joergensen R.G., Insam H., Heinemeyer O. Evaluation of methods to estimate the soil microbial biomass and the relationship with soil texture and organic matter // Soil Biology Biochemistry. 1992. V. 24. Is. 7. P. 675–683.
- Kassambara A. Practical guide to Principal Component Methods in R. (Multivariate Analysis). CreateSpace Independent Publishing Platform. 2017. 170 p.
- Le S., Josse J., Husson F. FactoMineR: An R package for Multivariate Analysis // J. Statistical Software. 2008. V. 25. Is. 1. P. 1–18.
- Morris S.J., Boerner R.E.J. Spatial distribution of fungal and bacterial biomass in southern Ohio hardwood forest soils: scale dependency and landscape patterns // Soil Biology Biochemistry. 1999. V. 31. № 6. P. 887–902.
- Oulehle F., Tahovská K., Chuman T., Evans C.D., Hruska J., Ruzek M., Barta J. Comparison of the impacts of acid and nitrogen additions on carbon fluxes in European conifer and broadleaf forests // Environmental Pollution. 2018. V. 238. P. 884–893.
- Pečulytė D., Dirginčiūtė-Volodkienė V. Effect of long-term industrial pollution on microorganisms in soil of deciduous forests situated along a pollution gradient next to a fertilizer factory // Ekologija. 2009. V. 55. № 2. P. 133–141.
- Saetre P. Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed sprucebirch stand // Ecography. 1999. V. 22. P. 183–192.
- Shi L., Zhang H., Liu T., Mao P., Zhang W., Shao Y., Fu S. An increase in precipitation exacerbates negative effects of nitrogen deposition on soil cations and soil microbial communities in a temperate forest // Environmental Pollution. 2018. V. 235. P. 293–301.

Chemical and Microbiological Properties of Forest Albic Retisols in Vologda and Kostroma Regions

I. Yu. Kudrevatykh^{1,*}, N. D. Ananyeva¹, S. V. Sushko¹, and E. A. Ivanishcheva²

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences, Russian Academy of Sciences (IPC BPSS), Institutskaya st. 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290 Russia*

²*Vologda State University, S. Orlova st. 6, Vologda, 160035 Russia*

*E-mail: averkieva.irina@yandex.ru

The study is aimed at spatial assessment of the chemical and microbiological properties of Albic Retisols in coniferous and mixed secondary forests (50–80 years old) in the Vologda and Kostroma regions. Soil samples (0–20 cm) were taken in August 2015 at 38 spatially distant points of two areas located near (0.8–29 km) and far (300–330 km) from the corresponding regional center. In the samples, the pH value, the content of physical clay (PC), total carbon (C), total nitrogen (N), macroelements (Al, P, K, Ca, Na, Mg, S), microelements (Fe, Mn, Pb, Cd, Zn, Cu, Ni, Cs, V, Co, As, Sr, Ce), microbial biomass carbon (C_{mic}) and basal respiration rate were measured. The coefficient of spatial variation for PC, chemical and microbiological parameters of the soil in both regions was 29, 8–91, and 36–51%, respectively. Significant differences in the content of Cr, Sr, Ce, Mn, Na, S, were found in the areas of different distance from the regional center in the Vologda region, in Kostroma region – differences were found to exist for PC, P, K, S contents; however, the microbiological parameters haven't been found to be different excluded. The differentiation of forest soils of the two studied regions was revealed, mainly due to the content of Cd, V, Fe, Zn, Cu, Ca и C_{mic}.

Keywords: albic retisols, forests, macro- and microelements, microbial biomass carbon, basal breathing.

REFERENCES

- Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Wirth S., Microbial respiration activities of soils from different climatic regions of European Russia, *European J. Soil Biology*, 2008, Vol. 44, No. 2, pp. 147–157.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H., A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 1978, Vol. 10, No. 3, pp. 215–221.
- Averkieva I.Y., Pripulina I.V., Otsenka vliyaniya tekhnogennoi emissii NOx na pitatel'nyi rezhim lesnykh biogeotsenozov Podmoskov'ya (Nitrogen oxides (NOx) technogenic emission influence on Moscow Region forest biogeocoenoses trophic regime assessment), *Vestnik Kostromskogo gosudarstvennogo universiteta im. N.A. Nekrasova*, 2011, Vol. 17, No. 3, pp. 51–57.
- Bogatyrev L.G., Ladonin D.V., Semenyuk O.V., Microelemental composition of some soils and parent materials in the southern taiga of the Russian plain, *Eurasian Soil Science*, 2003, Vol. 36, No. 5, pp. 511–518.
- Bogorodskaya A.V., Kukavskaya E.A., Sostoyanie mikrobnnykh soobshchestv v pochvakh listvennykh i svetlokhvoynykh lesov Srednei Sibiri posle rubok i pozharov (Activity of soil microbial communities in deciduous and light coniferous forests in Central Siberia after cuts and fires), *Lesovedenie*, 2016, No. 5, pp. 383–396.
- Bolysov S.I., Fuzeina Y.N., Fiziko-geograficheskie usloviya Kostromskogo Zavolzh'ya: Geologo-geomorfologicheskoe ustroystvo (Physical and geographical conditions of the Kostroma Trans-Volga region: Geological and geomorphological structure), In: *Kostromskoe Zavolzh'e. Priroda i chelovek. Ekologo-sotsial'nyi ocherk* (Kostroma Transvolga region: human and environment. Socioecological notes), M.: Izd-vo "IPEE RAN", 2001, pp. 36–60.
- Chernova O.V., Beketskaya O.V., Permissible and background concentrations of pollutants in environmental regulation (heavy metals and other chemical elements), *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 9, pp. 1008–1017.
- Creamer R.E., Schulte R.P.O., Stone D., Gal A., Krogh P.H., Papa G.L., Marray P.J., Pepe G., Foerster D., Rutgers M., Sousa J.P., Winding A., Measuring basal soil respiration across Europe: Do incubation temperature and incubation period matter?, *Ecological Indicators*, 2014, Vol. 36, pp. 409–418.
- Dubikovskii G.P., *Soderzhanie i raspredelenie mikroelementov v dernovo-podzolistykh pochvakh. Avtoref. dis. d-ra s.-kh. nauk* (Content and distribution of trace elements in soddy-podzolic soils. Extended abstract of Doctor's agricul. sci. thesis), Minsk, 1965, 17 p.
- Dvornikova L.L., *Pochvennyi pokrov zapadnoi chasti Vologodskoi oblasti. Avtoref. diss. kand. geograf. nauk.* (Soil cover in the western part of the Vologda region. Extended abstract of Candidate's geographical sci. thesis), Leningrad, 1961, 18 p.
- Edinyi gosudarstvennyi reestr pochvennykh resursov Rossii*, (Unified State register of soil resources of Russia), Moscow: Pochvennyi in-t im. V.V. Dokuchaeva, 2014, 768 p.
- Fedorets N.G., Bakhmet O.N., *Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh* (Ecological specifics of carbon and nitrogen compounds conservation), Petrozavodsk: Izd-vo KarNTs RAN, 2003, 240 p.
- Gavrilenko E.G., Sus'yan E.A., Anan'eva N.D., Makarov O.A., Spatial variability in the carbon of microbial biomass and microbial respiration in soils of the south of Moscow oblast, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 10, pp. 1125–1138.
- Gei V.P., Pleshivtseva E.S., Auslender V.G., Novye dannye o rannevaldaiskikh otlozheniyakh basseina rek Sheksny i Volody, ikh stratigraficheskoe i paleogeograficheskoe znachenie (New data on the early Valdai deposits of the Sheksna and Vologda river basins, their stratigraphic and paleogeographic significance), In: *Geologiya i mineral'nye*

- resursy Vologodskoi oblasti* (Geology and mineral resources of the Vologda region), Vologda: Rus', 2000, pp. 42–47.
<http://docplayer.ru/69421557-Ob-ekologicheskoy-situacii-v-kostromskoy-oblasti-v-2016-godu-vvedenie.html> (July 12, 2018)
http://dpr.gov35.ru/dokumenty/detail.php?ELEMENT_ID=116692 (July 12, 2018)
- Il'in V.B., Biogennaya i tekhnogennaya akkumulyatsiya khimicheskikh elementov v pochve (Biogenic and technogenic accumulation of chemical elements in soils), *Pochvovedenie*, 1988, No. 7, pp. 124–132.
- Kaiser E.A., Mueller T., Joergensen R.G., Insam H., Heinemeyer O., Evaluation of methods to estimate the soil microbial biomass and the relationship with soil texture and organic matter *Soil Biology Biochemistry*, 1992, Vol. 24, No. 7, pp. 675–683.
- Kamenshchikova V.I., Ekologicheskoe sostoyanie i ustoychivost' pochv taezhno-lesnoi zony k antropogennym vozdeistviyam (Ecological state and resistance of soils of the taiga-forest zone to anthropogenic impact), *Vestnik Permskogo universiteta*, 2011, No. 1, pp. 64–67.
- Karpachevskii L.O., *Dinamika svoistv pochvy* (Dynamics of soil properties), M.: GEOS, 1997, 170 p.
- Kassambara A., *Practical guide to Principal Component Methods in R. (Multivariate Analysis)*, CreateSpace Independent Publishing Platform, 2017, 170 p.
- Kaurichev I.S., Orlov D.S., *Okislitel'no-vosstanovitel'nye protsessy i ikh rol' v genezise i plodorodii pochv* (Redox processes and their role in the genesis and fertility of soils), M.: Kolos, 1982, 248 p.
- Kholodov V.N., *Geokhimiya osadochnogo protsessa* (Geochemistry of sedimentary process), M.: GEOS, 2006, Vol. 574, 608 p.
- Komissarov V.V., *Agrokhimicheskie osobennosti pakhotnykh pochv tsentral'noi chasti Vologodskoi oblasti (v svyazi so svoistvami materinskikh porod, rel'efom, pochvenno-gruntovymi vodami i okul'turennost'yu)*. Avtoref. dis. kan. s-kh. nauk. (Agrochemical characteristics of arable soils in the central part of the Vologda Oblast (in connection with the properties of parent rocks, relief, soil and groundwater and cultivation). Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), M., 1972, 27 p.
- Kopnischeva G.M., Chernyshov V.I., Artyakova V.P., Sostoyanie i perspektivy razvitiya mineral'no-syr'evoi bazy Vologodskoi oblasti (State and prospects for the development of the mineral resource base of the Vologda region), *Geologiya i mineral'nye resursy Vologodskoi oblasti* (Geology and mineral resources of the Vologda region), Book of scientific papers, Vologda: Rus', pp. 4–15.
- Krasnokutskaya O.N., Kuz'mich M.A., Vyrodova L.P., Khrom v ob'ektakh okruzhayushchei sredy (Chromium in environmental objects), *Agrokhimiya*, 1990, No. 2, pp. 128–140.
- Kudrevatykh I.Y., Ivashchenko K.V., Anan'eva N.D., Ivanishcheva E.A., Atmospheric nitrogen deposition and the properties of soils in forests of Vologda region, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 2, pp. 153–162.
- Ladonin D.V., Plyaskina O.V., Fraktsionnyi sostav soedinenii medi, tsinka, kadmiya i svintsya v nekotorykh tipakh pochv pri polielementnom zagryaznenii (Fractional composition of copper, zinc, cadmium and lead compounds in some types of soils with polyelemental pollution), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2003, No. 1, pp. 8–16.
- Lapa V.V., Mikhailovskaya N.A., Fermentativnaya aktivnost' derno-podzolistykh pochv pri raznykh urovnyakh primeneniya udobrenii (Enzyme activities of luvisol soils under different levels of fertilization), *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belorussii*, 2015, Vol. 59, No. 5, pp. 122–128.
- Larionova A.A., Kvitkina A.K., Bykhovets S.S., Lopes De Gerenyu V.O., Kolyagin Y.G., Kolganov V.V., Vliyanie azota na mineralizatsiyu i gumifikatsiyu lesnykh opadov v model'nom eksperimente (The contribution of nitrogen to mineralization and humification of forest litter in simulation study), *Lesovedenie*, 2017, No. 2, pp. 128–139.
- Le S., Josse J., Husson F., FactoMineR: An R package for Multivariate Analysis, *J. Statistical Software*, 2008, Vol. 25, No. 1, pp. 1–18.
- Lebedeva O.Y., Frumin G.T., Soderzhanie valovykh form tyazhelykh metallov v pochvakh Kostromskoi oblasti (The contents of heavy metals in soils of Kostromskaya oblast), *Vestnik SPbGU. Nauki o Zemle*, 2011, No. 1, pp. 239–242.
- Morris S.J., Spatial distribution of fungal and bacterial biomass in southern Ohio hardwood forest soils: fine scale variability and microscale patterns, *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, Vol. 31, No. 10, pp. 1375–1386.
- Oulehle F., Tahovská K., Chuman T., Evans C.D., Hruska J., Ruzek M., Barta J., Comparison of the impacts of acid and nitrogen additions on carbon fluxes in European conifer and broadleaf forests, *Environmental Pollution*, 2018, Vol. 238, pp. 884–893.
- Pečiulytė D., Dirginčiūtė-Volodkienė V., Effect of long-term industrial pollution on microorganisms in soil of deciduous forests situated along a pollution gradient next to a fertilizer factory, *Ekologiya*, 2009, Vol. 55, No. 2, pp. 133–141.
- Pisarenko A.I., *Lesnoe khozyaistvo Rossii* (Forestry of Russia), M.: Yurisprudentsiya, 2004, 546 p.
- Plavinskii V.A., *Pochvy Vologodskoi oblasti, ikh klassifikatsiya i svoistva* (Soils of the Vologda region, their classification and properties), Vologda: VoGTU, 2007, 92 p.
- Plyaskina O.V., Ladonin D.V., Soedineniya tyazhelykh metallov v granulometricheskikh fraktsiyakh nekotorykh tipov pochv (Heavy metals compounds in granulometric fractions of some soil types), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17. Pochvovedenie*, 2005, No. 4, pp. 36–43.
- Poznyak S.S., Soderzhanie tyazhelykh metallov Pb, Ni, Zn, Cu, Mn, Zr, Cr, Co i Sn v pochvakh Tsentral'noi zony Respubliki Belarus' (Concentration of heavy metals (Pb, Ni, Zn, Cu, Mn, Zr, Cr, Co and Sn) in soils of the Central area of Belarus), *Nauchnyi zhurnal NIU ITMO. Seriya "Ekonomika i ekologicheskii menedzhment"*, 2011, No. 1, pp. 250–261.
- Protasova N.A., Belyaev A.B., Macro- and microelements in soils of the Central Chernozemic area and its soil-geochemical zoning, *Eurasian Soil Science*, 2000, Vol. 33, No. 2, pp. 177–183.
- Rasseyannye elementy v boreal'nykh lesakh*, M.: Nauka, 2004, 410 p.
- Saetre P., Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed sprucebirch stand, *Ecography*, 1999, Vol. 22, pp. 183–192.
- Samonova O.A., Gennadiev A.N., Koshovskii T.S., Zhidkin A.P., Metals in the soils of a small watershed in the forest-steppe zone of the Central Russian upland, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 6, pp. 584–592.

- Samonova O.A., Kasimov N.S., Aseeva E.N., Metally v granulometricheskikh fraktsiyakh pochv ovrazhnoi sistemy (yugo-vostochnaya chast' Smolensko-Moskovskoi vozvyshechnosti) (Grain size distribution of metals in soils of a gully system (southeastern Smolensk-Moscow upland)), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2016, No. 3, pp. 18–28.
- Shi L., Zhang H., Liu T., Mao P., Zhang W., Shao Y., Fu S., An increase in precipitation exacerbates negative effects of nitrogen deposition on soil cations and soil microbial communities in a temperate forest, *Environmental Pollution*, 2018, Vol. 235, pp. 293–301
- Smorkalov I.A., Vorobeichik E.L., Soil respiration of forest ecosystems in gradients of environmental pollution by emissions from copper smelters, *Russian J. Ecology*, 2011, Vol. 42, No. 6, pp. 464–470.
- Sorokin N.D., Afanasova E.N., Mikrobiologicheskaya diagnostika sostoyaniya pochv i filosfery lesnykh ekosistem Sibiri (Microbiological diagnostics of soil stage in the phyllosphere of the woodland ecosystem of Siberia), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, 2012, No. 1, pp. 100–108.
- Svistov P.F., Polishchuk A.I., Pershina N.A., Kachestvennaya otsenka zagryazneniya okruzhayushchei sredy (po dannym o khimicheskom sostave atmosferynykh osadkov) (Qualitative assessment of environmental pollution (based on data on the chemical composition of atmospheric precipitation)), *Trudy glavnoi geofizicheskoi observatorii A.I. Voeikova*, 2010, No. 2, pp. 4–17
- Vershinin A.A., Petrov A.M., Akaikin D.V., Ignat'ev Y.A., Assessing the biological activity of oil-contaminated soddy-podzolic soils with different textures, *Eurasian Soil Science*, 2014, Vol. 47, No. 2, pp. 134–139.
- Vodyanitskii Y.N., Vasil'ev A.A., Kozheva A.V., Sataev E.F., Specific features of iron behavior in soddy-podzolic and alluvial gleyed soils of the middle Cis-Urals region, *Eurasian Soil Science*, 2006, Vol. 39, No. 4, pp. 354–366.
- Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu., Mnogoletnyaya dinamika sodержaniya tyazhelykh metallov v verkhnikh gorizontakh pochv v raione vozdeistviya medeplavil'nogo zavoda v period snizheniya ego vybrosov (Long-term dynamics of heavy metals content in upper layers of soils from near the copper plant during the periods of decreased emissions), *Pochvovedenie*, 2017, No. 8, pp. 1009–1024.
- Zharikova E.A., Geochemical characterization of soils of the eastern coast of the Northern Sakhalin lowland, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 1, pp. 34–41.
- Zhukova A.D., Khomyakov D.M., Parameters of microbial respiration in soils of the impact zone of a mineral fertilizer factory, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 8, pp. 862–870.
- Zolotareva B.I., Heavy metals in soils of the Upper Oka river basin, *Eurasian Soil Science*, 2003, Vol. 36, No. 2, pp. 164–172.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЗА 2020 ГОД

Автор(ы), название	Номер	Стр.
Аврова А.Ф. См. Ефремова Т.Т. и др.	6	548
Алексеев А.С., Черниковский Д.М. Анализ связей структуры и продуктивности лесов с морфометрическими характеристиками рельефа на примере ландшафтов Ленинградской области	2	99
Ананьев В.А. См. Медведева М.В. и др.	6	560
Анискина А.А. См. Кузьмин С.Р. и др.	4	346
Архипова М.В. Изменение лесистости в центре Восточно-Европейской равнины за последние 150 лет	1	35
Бавшин И.М. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Бажина Е.В., Седаева М.И., Экарт А.К. Жизнеспособность пыльцы ели сибирской в южной тайге Красноярского края	4	377
Бахмет О.Н. См. Медведева М.В. и др.	6	560
Беляева Н.Г. См. Корзников К.А. и др.	5	399
Бенькова А.В. См. Машуков Д.А. и др.	6	483
Бенькова В.Е. См. Машуков Д.А. и др.	6	483
Бергман И.Е. Применимость шкал разложения валежа на техногенно-загрязненных территориях Среднего Урала	3	250
Бисирова Э.М. См. Дебков Н.М., Бисирова Э.М.	3	219
Битюков Н.А., Шагаров Л.М. Влияние рубок главного пользования на водный баланс малых водосборов в буковых лесах северо-западного Кавказа	4	314
Битяев С.Г. См. Чураков Б.П. и др.	5	474
Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Влияние катастрофического ветровала 2006 года на структуру и состав лесной растительности заповедника “Калужские засеки”	6	523
Бондаренко А.С., Жигунов А.В. Оптимальный возраст оценки генетических свойств плюсовых деревьев в испытательных культурах ели европейской	5	442
Боровский Г.Б. См. Гетте И.Г. и др.	3	195
Браславская Т.Ю. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Браун М. См. Иванов А.В. и др.	4	357
Вомперский Станислав Эдуардович (к 90-летию со дня рождения)	2	190
Гаврилюк Е.А. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Гафиятов Р.Х. См. Минниханов Р.Н. и др.	1	55
Гетте И.Г., Коротаева Н.Е., Косов И.В., Пахарькова Н.В., Боровский Г.Б. Влияние контролируемого выжигания на содержание стрессовых белков в хвое сосны обыкновенной в условиях Красноярской лесостепи	3	195
Гибадуллин Н.Ф. См. Минниханов Р.Н. и др.	1	55

Автор(ы), название	Номер	Стр.
Гитарский М.Л., Замолодчиков Д.Г., Мухин В.А., Диярова Д.К., Грабар В.А., Карелин Д.В., Иващенко А.И., Марунич А.С. Сезонная изменчивость эмиссии диоксида углерода при разложении елового валежа южной тайги Валдая	3	239
Гладкова Г.А. См. Манько Ю.И. и др.	5	412
Гоголева Л.Г. См. Демидова Н.А. и др.	5	466
Горнов А.В. См. Шевченко Н.Е. и др.	4	291
Грабар В.А. См. Гитарский М.Л. и др.	3	239
Грабовский В.И. См. Иванов А.В. и др.	4	357
Груммо Д.Г. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Гульбе А.Я. См. Гульбе Я.И. и др.	1	64
Гульбе Т.А. См. Гульбе Я.И. и др.	1	64
Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Гульбе А.Я., Ермолова Л.С. Биологическая продуктивность гидрофильных сероольшаников Ярославской области	1	64
Гурская М.А. См. Данчева А.В. и др.	6	503
Данилина Д.М., Назимова Д.И., Коновалова М.Е. Пространственно-временная структура и динамика позднесукцессионного черногого кедровника Западного Саяна	5	387
Данчева А.В., Гурская М.А., Залесов С.В., Муканов Б.М. Оценка эффективности рубок ухода в сосняках Казахского мелкосопочника на основе лесоводственного и древесно-кольцевого анализа	6	503
Дебков Н.М., Бисирова Э.М. Факторы устойчивости пихты сибирской к воздействию уссурийского полиграфа	3	219
Дебков Н.М. Climate Action. Leal Filho W., Azul A.M., Brandli L., Özuyar P.G., Wall T. (Eds.). 1st edition. (Series: Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals. XXIV) (рецензия)	6	575
Демидова Н.А., Дуркина Т.М., Гоголева Л.Г. Изменчивость биометрических показателей семян скрученной широкохвойной с закрытой корневой системой на севере Архангельской области	5	466
Диярова Д.К. См. Гитарский М.Л. и др.	2	239
Дуркина Т.М. См. Демидова Н.А. и др.	5	466
Егорова А.В., Чернобровкина Н.П., Робонен Е.В., Савельев Л.А., Зайцева М.И., Терновой А.Н. Влияние органоминерального алюмосодержащего субстрата на рост и микоризообразование семян сосны обыкновенной	1	76
Ермолова Л.С. См. Гульбе Я.И. и др.	1	64
Ершов Д.В., Гаврилюк Е.А., Тихонова Е.В., Браславская Т.Ю., Королева Н.В., Бавшин И.М., Груммо Д.Г., Судник А.В., Титовец А.В. Вероятностная оценка распределения ключевых биотопов в лесах национального парка “Смоленское поозерье” на основе спутниковых и топографических данных	1	17
Ефремов С.П. См. Пименов А.В. и др.	6	493
Ефремов С.П. См. Ефремова Т.Т. и др.	6	548
Ефремова Т.Т., Ефремов С.П., Аврова А.Ф. Особенности трансформации органического вещества ствольной древесины ели при торфогенезе на лесных болотах	6	548
Жигунов А.В. См. Бондаренко А.С., Жигунов А.В.	5	442
Зайцева М.И. См. Егорова А.В. и др.	1	76
Залесов С.В. См. Данчева А.В. и др.	6	503

Автор(ы), название	Номер	Стр.
Замолодчиков Д.Г., Каганов В.В., Липка О.Н. Потенциальное поглощение углерода фитомассой древостоя при восстановлении тугайных лесов	2	115
Замолодчиков Д.Г. См. Гитарский М.Л. и др.	3	239
Замолодчиков Д.Г. См. Иванов А.В. и др.	4	357
Засадная В.А. См. Стороженко В.Г. и др.	4	327
Иванов А.В., Замолодчиков Д.Г., Лошаков С.Ю., Комин А.Э., Косинов Д.Е., Браун М., Грабовский В.И. Вклад крупных древесных остатков в биогенный цикл углерода хвойно-широколиственных лесов юга Дальнего Востока России	4	357
Иванова Н.В., Шанин В.Н., Шашков М.П., Петухов И.Н. Модельная оценка методов сохранения популяций лобарии легочной при рубках леса в Костромской области	2	175
Ивашенко А.И. См. Гитарский М.Л. и др.	3	239
Каганов В.В. См. Замолодчиков Д.Г. и др.	2	115
Калашников А.Ю. См. Терентьева Е.Б. и др.	3	274
Калугина О.В. См. Михайлова Т.А. и др.	3	265
Карасев В.Н., Карасева М.А., Мухортов Д.И. Диагностика физиологического состояния хвойных деревьев по биоэлектрическим и температурным показателям	2	162
Карасева М.А. См. Карасев В.Н. и др.	2	162
Карелин Д.В. См. Гитарский М.Л. и др.	3	239
Клименко Д.Е., Остахова А.Л. Моделирование потерь дождевых осадков в кронах хвойных древостоев	4	335
Ковалёв Аркадий Гурьевич (1950–2019)	3	287
Ковалева Н.М. См. Собачкин Р.С., Ковалева Н.М.	3	205
Коломыц Э.Г., Шарая Л.С. Вегетационный индекс <i>NDVI</i> как индикатор фотосинтетического потенциала бореальных лесов Волжского бассейна	4	301
Комин А.Э. См. Иванов А.В. и др.	4	357
Коновалова А.Е. См. Пименов А.В. и др.	6	493
Коновалова М.Е. См. Назимова Д.И. и др.	1	3
Коновалова М.Е. См. Данилина Д.М. и др.	5	387
Коновалова М.Е. См. Пименов А.В. и др.	6	493
Корзников К.А., Беляева Н.Г., Сандлерский Р.Б. Моделирование лесного покрова бассейна реки Венгери на острове Сахалин с применением данных дистанционного зондирования	5	399
Коровин Владимир Владимирович (1938–2018)	1	90
Королева Н.В. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Коротаева Н.В. См. Гетте И.Г. и др.	3	195
Косинов Д.Е. См. Иванов А.В. и др.	4	357
Косов И.В. См. Гетте И.Г. и др.	3	195
Кофман Г.Б. См. Пименов А.В. и др.	6	493
Куза П.А. Сравнительная оценка воздействия теплового шока на листья дуба черешчатого и дуба красного	3	231
Кузнецова А.И. См. Шевченко Н.Е. и др.	4	291
Кузнецова Е.Г. См. Лиханова И.А. и др.	5	424
Кузьмин С.Р., Анискина А.А., Пермьякова Г.В. Летучие вещества в хвое сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным патогенам в условиях географических культур	4	346
Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А. Отбор перспективных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах разных лесорастительных условий	5	451

Автор(ы), название	Номер	Стр.
Кузьмина Н.А. См. Кузьмин С.Р., Кузьмина Н.А.	5	451
Кулиев И.А. См. Халилов М.Ю., Кулиев И.А.	2	127
Кутявин И.Н. Вертикально-фракционная структура надземной фитомассы древесного яруса сосняков северного Предуралья	5	433
Липка О.Н. См. Замолодчиков Д.Г. и др.	2	115
Лиханова И.А., Кузнецова Е.Г., Новаковский А.Б. Формирование растительного покрова на карьерах после проведения лесной рекультивации в средней тайге Республики Коми	5	424
Лошаков С.Ю. См. Иванов А.В. и др.	4	357
Луганский В.Н. См. Толкач О.В. и др.	6	515
Мамай А.В. См. Медведева М.В. и др.	6	560
Манько Ю.И., Гладкова Г.А., Сибирина Л.А. Леса из ели аянской с подлеском из рододрона золотистого	5	412
Марунич А.С. См. Гитарский М.Л. и др.	3	239
Машкина О.С. См. Табацкая Т.М., Машкина О.С.	2	147
Машуков Д.А., Бенькова А.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В., Прокушкин А.С. Радиальный прирост и анатомическая структура древесины стволов здоровых и суховершинных деревьев лиственницы на многолетней мерзлоте	6	483
Медведева М.В., Бахмет О.Н., Ананьев В.А., Мошников С.А., Мамай А.В., Мошкина Е.В., Тимофеева В.В. Изменение биологической активности почв в хвойных насаждениях после пожара в средней тайге Карелии	6	560
Минниханов Р.Н., Мусин Х.Г., Гафрятов Р.Х., Гибадуллин Н.Ф. Система воспроизводства и лесопользования в малолесных регионах среднего Поволжья	1	55
Михайлова Т.А., Калугина О.В., Шергина О.В. Мониторинг техногенного загрязнения и состояния сосновых лесов на примере Иркутской области	3	265
Молчанов А.Г. Зависимость дыхания стволов дуба разных классов роста от условий окружающей среды	4	367
Мошкина Е.В. См. Медведева М.В. и др.	6	560
Мошников С.А. См. Медведева М.В. и др.	6	560
Муканов Б.М. См. Данчева А.В. и др.	6	503
Мусин Х.Г. См. Минниханов Р.Н. и др.	1	55
Мухин В.А. См. Гитарский М.Л. и др.	3	239
Мухортов Д.И. См. Карасев В.Н. и др.	2	162
Назимова Д.И., Пономарев Е.И., Коновалова М.Е. Роль высотно-поясной основы и дистанционных данных в задачах устойчивого управления горными лесами	1	3
Назимова Д.И. См. Данилина Д.М. и др.	5	387
Новаковский А.Б. См. Лиханова И.А. и др.	5	424
Носова Лидия Михайловна (1935–2019)	1	87
Остахова А.Л. См. Клименко Д.Е., Остахова А.Л.	4	335
Пахарькова Н.В. См. Гетте И.Г. и др.	3	195
Пермякова Г.В. См. Кузьмин С.Р. и др.	4	346
Петухов И.Н. См. Иванова Н.В. и др.	2	175

Автор(ы), название	Номер	Стр.
Пименов А.В., Коновалова А.Е., Коновалова М.Е., Кофман Г.Б., Седельникова Т.С., Ефремов С.П. Экотипическая обусловленность соотношения желто- и краснопыльничковой форм в южносибирских популяциях сосны обыкновенной	6	493
Плюснина С.Н. См. Тужилкина В.В., Плюснина С.Н.	6	537
Пономарев Е.И. См. Назимова Д.И. и др.	1	3
Прокушкин А.С. См. Машуков Д.А. и др.	6	483
Робонен Е.В. См. Егорова А.В. и др.	1	76
Ручинская Е.В. См. Шевченко Н.Е. и др.	4	291
Савельев Л.А. См. Егорова А.В. и др.	1	76
Сандлерский Р.Б. См. Корзников К.А. и др.	5	399
Сапанов М.К., Сиземская М.Л. Климатогенные ограничения аридного лесовыращивания	1	46
Седаева М.И. См. Бажина Е.В. и др.	4	377
Седельникова Т.С. См. Пименов А.В. и др.	6	493
Сибирина Л.А. См. Манько Ю.И. и др.	5	412
Сиземская М.Л. См. Сапанов М.К., Сиземская М.Л.	1	46
Собачкин Р.С., Ковалева Н.М. Динамика лесных горючих материалов в сосняке разнотравно-зеленомошном после экспериментального низового пожара	3	205
Соколова Т.А. Применение системы критериев оценки лесных сообществ для разработки региональной Зеленой книги Ростовской области	2	135
Стаменов М.Н. См. Бобровский М.В., Стаменов М.Н.	6	523
Стороженко В.Г., Чеботарёв П.А., Чеботарёва В.В., Засадная В.А. Запасы древесины основных лесобразующих пород в древостоях южной лесостепи	4	327
Судакова А.Ю. См. Терентьева Е.Б. и др.	3	274
Судник А.В. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Табацкая Т.М., Машкина О.С. Опыт долговременного хранения коллекции ценных генотипов березы с использованием безгормональных питательных сред	2	147
Тебенькова Д.Н. См. Шевченко Н.Е. и др.	4	291
Терентьева Е.Б., Судакова М.С., Калашников А.Ю. Опыт применения георадарной томографии при изучении стволов деревьев	3	274
Терехов Г.Г. См. Толкач О.В. и др.	6	515
Терновой А.Н. См. Егорова А.В. и др.	1	76
Тимофеева В.В. См. Медведева М.В. и др.	6	560
Титовец А.В. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Тихонова Е.В. См. Ершов Д.В. и др.	1	17
Толкач О.В., Терехов Г.Г., Фрейберг И.А., Луганский В.Н. Основы создания лесных культур на Среднем Урале	6	515
Тужилкина В.В., Плюснина С.Н. Структурно–функциональные изменения хвои сосны в условиях аэротехногенного загрязнения	6	537
Фрейберг И.А. См. Толкач О.В. и др.	6	515
Фураев В.В., Цветков П.А., Фураев И.В. Экологические условия долговременной пожароустойчивости лесов в ландшафтах южной тайги Красноярского края	3	212
Фураев И.В. См. Фураев В.В. и др.	3	212

Автор(ы), название	Номер	Стр.
Халилов М.Ю., Кулиев И.А. Антропогенная трансформация древесно-кустарниковой растительности Аджинурского предгорья Кавказа	2	127
Цветков П.А. См. Фуряев В.В. и др.	3	212
Чеботарёв П.А. См. Стороженко В.Г. и др.	4	327
Чеботарёва В.В. См. Стороженко В.Г. и др.	4	327
Черниковский Д.М. См. Алексеев А.С., Черниковский Д.М.	2	99
Чернобровкина Н.П. См. Егорова А.В. и др.	1	76
Чураков Б.П., Бигяев С.Г., Чураков Р.А. Естественное лесовозобновление в очагах корневой губки	5	474
Чураков Р.А. См. Чураков Б.П. и др.	5	474
Шагаров Л.М. См. Битюков Н.А., Шагаров Л.М.	4	314
Шанин В.Н. См. Иванова Н.В. и др.	2	175
Шарая Л.С. См. Коломыц Э.Г., Шарая Л.С.	4	301
Шашкин А.В. См. Машуков Д.А. и др.	6	483
Шашков М.П. См. Иванова Н.В. и др.	2	175
Шевченко Н.Е., Горнов А.В., Ручинская Е.В., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н. Современное состояние старовозрастных лесов Окско-Волжского левобережья Нижегородской области	4	291
Шергина О.В. См. Михайлова Т.А. и др.	3	265
Экерт А.К. См. Бажина Е.В. и др.	4	377
Алфавитный указатель за 2019 год	1	92