

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 биоциркуляции 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 промзона 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-

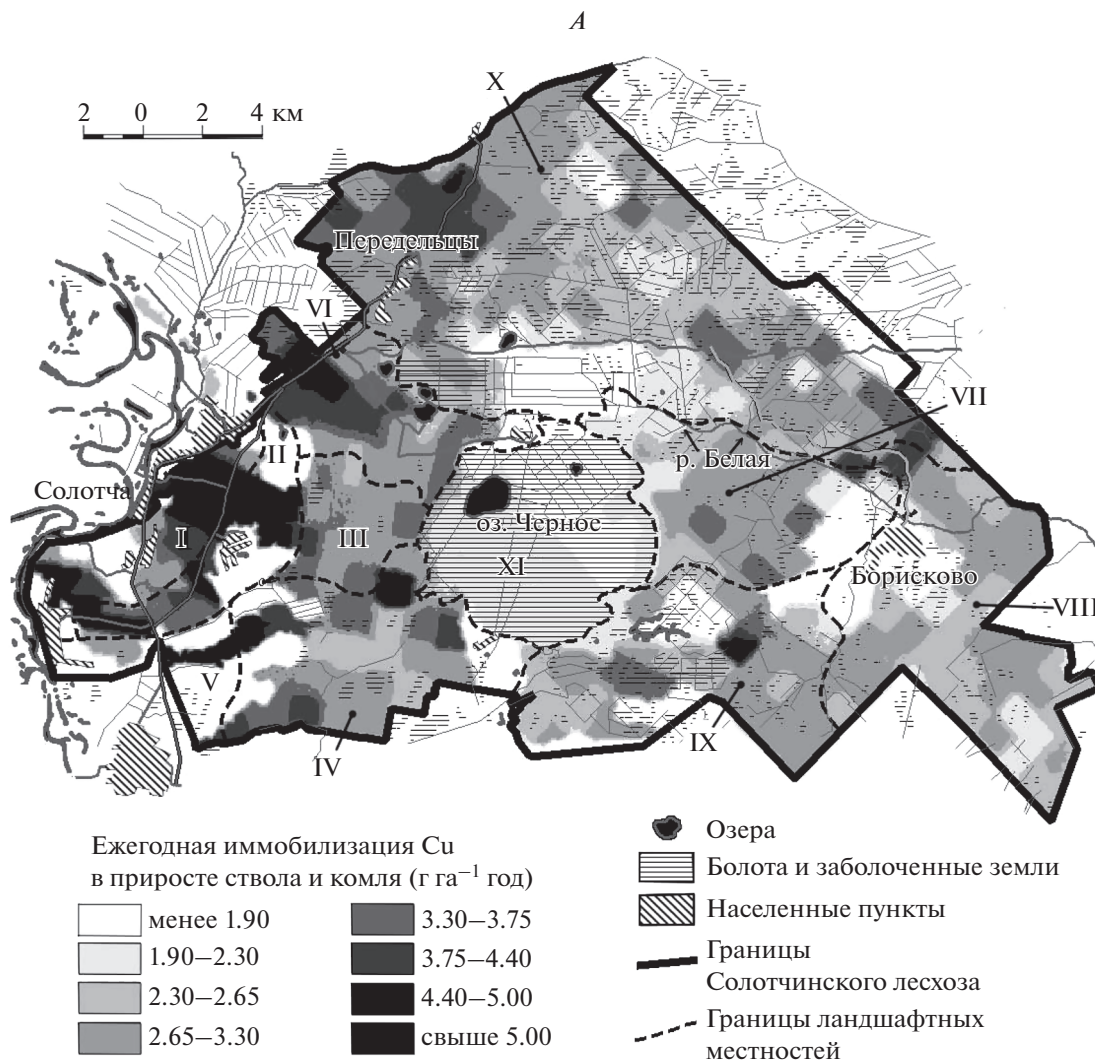


Рис. 1. Ежегодная иммобилизация тяжелых металлов (А – Cu; Б – Zn; В – Cd) в биомассе ствола и комля древостоев подтаежных экосистем Южной Мещеры. Ландшафтные местности: I – Солотчинская останцовая местность; II – Полковская депрессия; III – Пяткинская возвышенность; IV – Лопуховская наклонная равнина; 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-

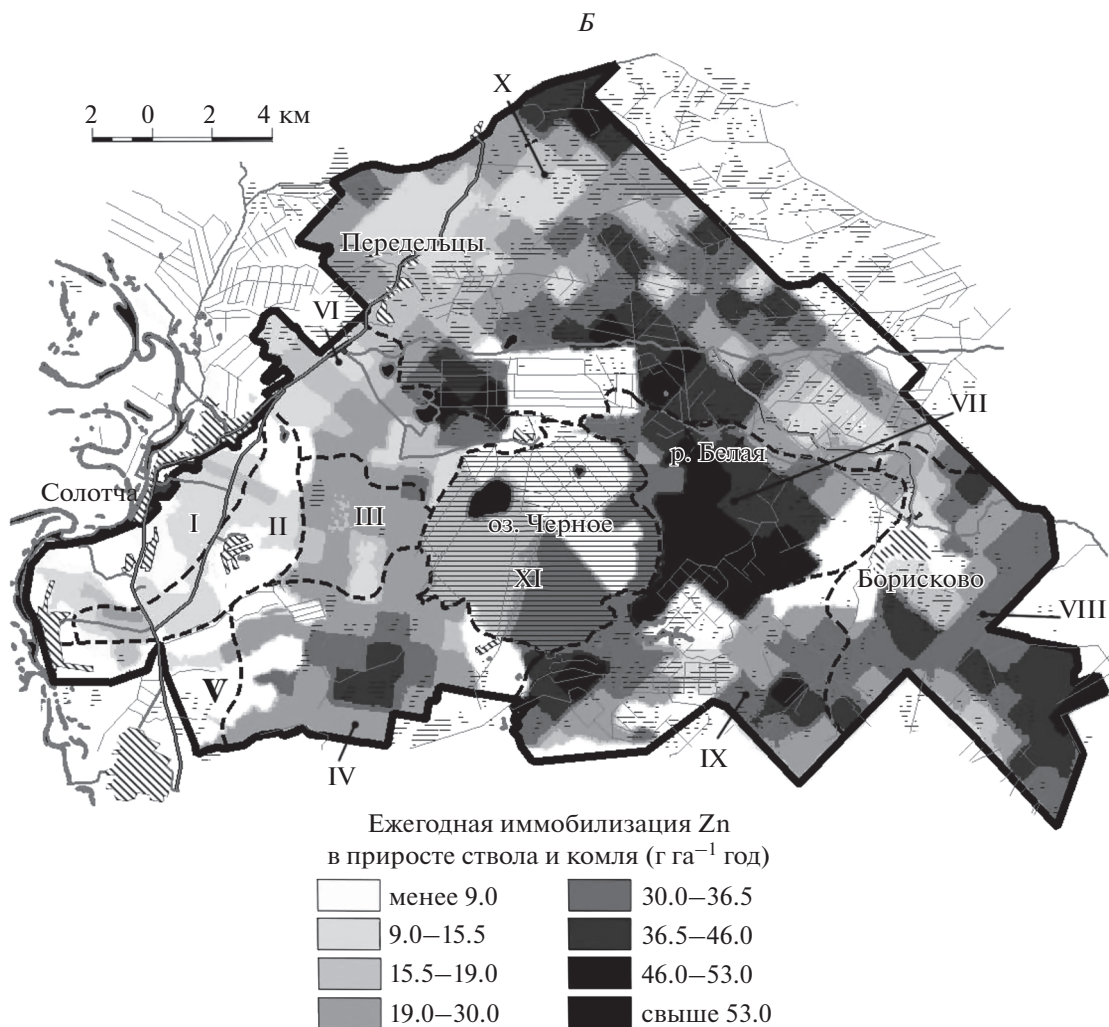


Рис. 1. Продолжение.

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: вырубки, 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.

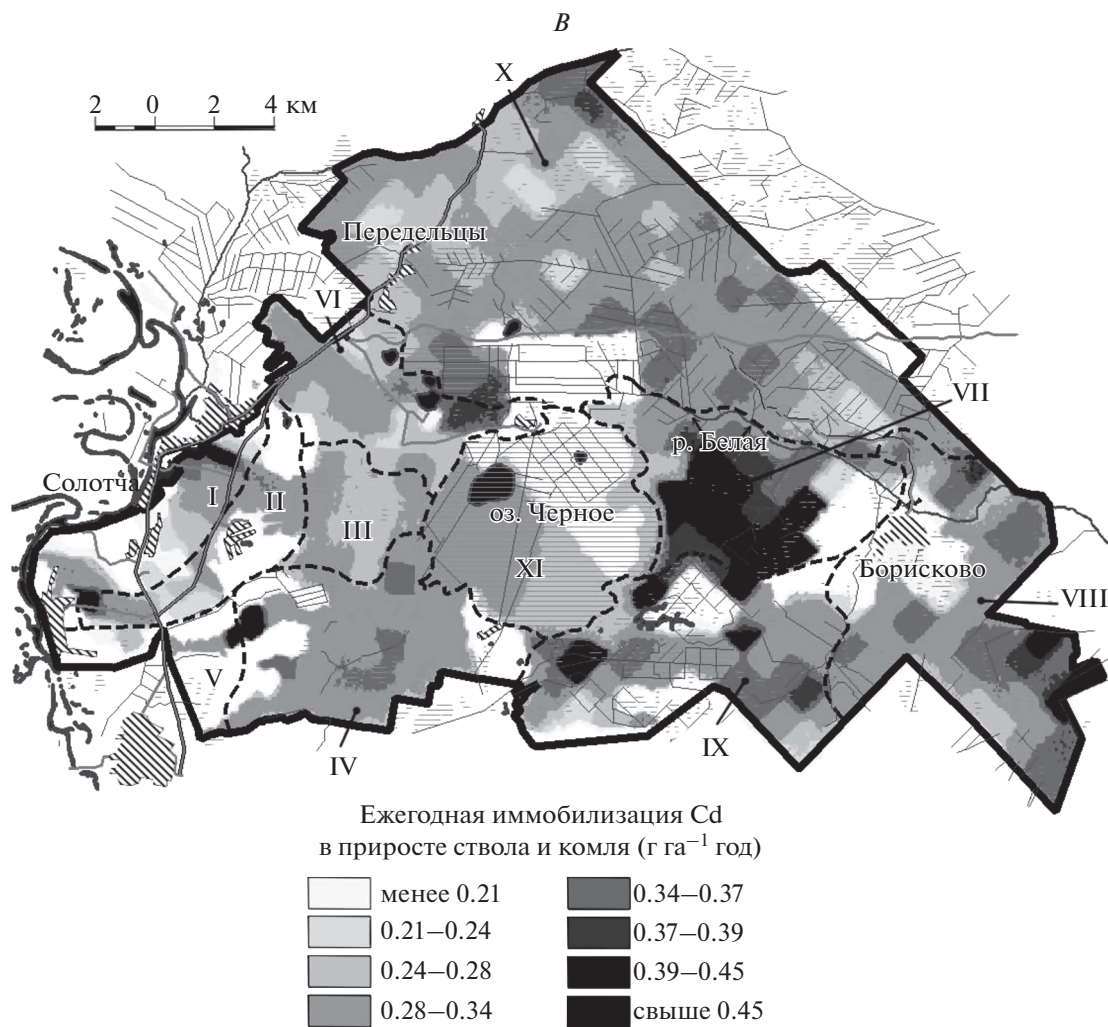


Рис. 1. Окончание.

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 биоциркуляций, 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 антропогенеза – 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-

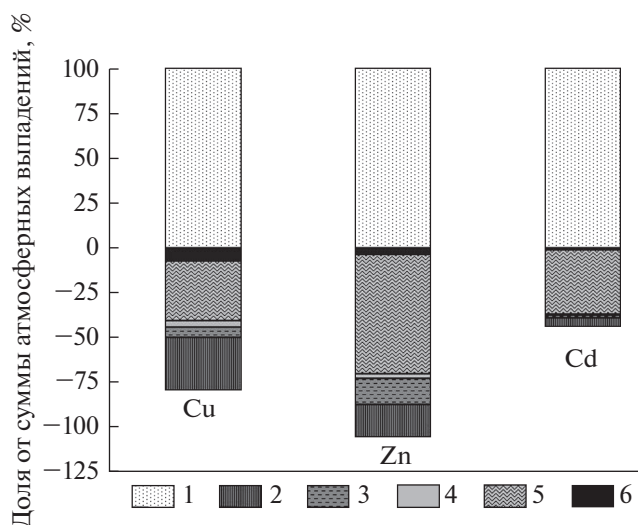


Рис. 2. Баланс тяжелых металлов в лесных экосистемах Южной Мещеры. 1 – атмосферные выпадения; 2 – долговременная иммобилизация в древесине ствола; 3 – долговременная иммобилизация в коре ствола; 4 – долговременная иммобилизация в комле; 5 – вынос с поверхностными водами; 6 – накопление в ежегодно нарастающем 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.: Гидрометеоздат, 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.: Гидрометеоздат, 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 pochvedenii* (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., Yooneyama 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), *Pochvedenie*, 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., Marmiroli M., Visioli G., Marmiroli 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.
- Sibirkina 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 kadmia 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.