

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ СОСНЯКАХ РАЗНОГО ВОЗРАСТА (НА ПРИМЕРЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ)

© 2020 г. Е. А. Робакидзе^{1,*}, К. С. Бобкова¹, С. И. Наймушина¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
Сыктывкар, Россия

*e-mail: robakidze@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 09.08.2019 г.

После доработки 23.10.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

Изложены материалы исследования содержания химических элементов в разновозрастной хвое и ветвях сосны, листьях брусники и черники, зеленых и сфагновых мхов в сосновых фитоценозах разных типов в условиях средней тайги Республики Коми. Определено содержание следующих химических элементов: N, P, K, Ca, Mg, Na, Al, Fe, Mn. Проведен сравнительный анализ минерального состава компонентов за два срока наблюдений 1984 и 2017 гг. в период перехода сосняков из средневозрастных к приспевающим и спелым. Сравнительный анализ минерального состава хвои сосны показал, что возрастная динамика содержания большинства исследуемых элементов имеет общие тенденции. С возрастом в хвое сосны происходит уменьшение содержания элементов-органогенов (N, P, K) и увеличение таких элементов, как Ca, Al, Fe, Mn. Суммарное содержание зольных элементов в ветвях сосны в сосняке черничном и сосняке чернично-сфагновом находится почти на одном уровне за оба периода наблюдений. Содержание валового азота в ветвях сосны в обоих сосняках в 1984 г. выше, чем в 2017 г. Концентрация азота в листьях брусники и черники в 1984 г. достоверно выше, чем в 2017 г. Содержание зольных элементов в листьях брусники, собранной в сосняке черничном за оба срока наблюдений находится примерно на одном уровне. Зольность листьев брусники, отобранной в сосняке чернично-сфагновом в 1984 г. выше, чем в 2017 г. Среди зольных элементов в листьях брусники и черники за оба периода наблюдений доминируют кальций и калий, на долю каждого из которых приходится от 30 до 59%. Содержание зольных элементов как в зеленых, так и сфагновых мхах сосняков достоверно выше в 1984 г., чем в 2017 г. Причинами изменения химического состава растений в сосняках разных типов в период созревания являются различное содержание элементов питания в почвах, высокая влажность почв в заболоченном сосняке, изменения плотности фитомассы, освещенности и конкурентных отношений за питательные элементы между растениями разных ярусов.

Ключевые слова: сосновые фитоценозы, минеральный состав, хвоя сосны, ветви сосны, листья *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, зеленые мхи, сфагновые мхи, химический мониторинг

DOI: 10.31857/S0033994620010045

Лесные экосистемы являются важным источником растительных ресурсов, используемых в промышленности, сельском хозяйстве, медицине, быту. Сосновые леса на территории Республики Коми занимают 7.2 млн. га и являются главным объектом лесопользования [1]. В настоящее время примерно половина площади сосняков рассматриваемого региона занята молодняками и средневозрастными насаждениями [2]. Наиболее типичными ассоциациями являются сосняки зеленомошной группы типов, в которых, наряду с сосной, черника и брусника являются распространенными ресурсными видами [3]. При оцен-

ке динамики развития фитоценозов и происходящих в них продукционных процессов представляет интерес изучение химического состава их компонентов [4–8]. Изучение химического состава растений сосняков европейского Севера России проводилось в Республике Карелия [9, 10], Кольском полуострове [11, 12]. Исследования минерального состава основных видов растений сосновых фитоценозов проводилось и в Республике Коми [13–15]. Показано, что концентрации химических элементов в различных органах растений характерна большая изменчивость в зависимости от вида и возраста растения, региональ-

ных климатических особенностей, сезонного развития и лесорастительных условий [16, 17, 9, 18–20]. Оценка химического состава растительных компонентов сосновых фитоценозов во временной динамике на одних и тех же объектах ранее не проводилась.

Целью данной работы является оценка изменения элементного состава доминирующих видов растений среднетаежных сосновых фитоценозов черничного ряда в период перехода их из средневозрастных в припевающие и спелые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в подзоне средней тайги Республики Коми на территории Чернамского лесного стационара (62°00' с. ш., 50°20' в. д.) Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Исследования проводились на постоянных пробных площадях (ППП), заложенных в естественно развивающихся сосняках черничном (ППП 1) и чернично-сфагновом (ППП 4). Тип леса определен по [21]. Пробные площади заложены согласно ОСТ 56-69-83 (1983) [22]. Перечеты деревьев древостоев проведены в динамике (табл. 1). Таксационная обработка материала выполнена в соответствии с методическими требованиями [23].

Сосняк черничный влажный послепожарного происхождения. Древесный ярус состоит из сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., отмечена примесь березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. В подлеске в незначительном количестве присутствуют можжевельник

Juniperus communis L., рябина *Sorbus aucuparia* L., ивы *Salix* sp. Подрост представлен в основном елью, редко встречаются сосна, береза. В травяно-кустарничковом ярусе с общим проективным покрытием (ОПП) около 60% доминирует черника *Vaccinium myrtillus* L., встречаются брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., водяника *Empetrum nigrum* L., голубика *Vaccinium uliginosum* L., осока *Carex globularis* L. Моховой покров сплошной, состоит из *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Dicranum polysetum* (Mich.) Sw., отдельными небольшими пятнами встречаются *Polytrichum commune* (Hedw.) и сфагновые мхи *Sphagnum* sp. Почва – мощный иллювиально-гумусовый подзол песчаный на суглинках.

Сосняк чернично-сфагновый послепожарного происхождения. Древесный ярус состоит из сосны обыкновенной, отмечена незначительная примесь березы пушистой и ели сибирской, редко встречается осина дрожащая *Populus tremula* L. В подлеске в незначительном количестве присутствуют рябина, ивы. Подрост состоит из сосны, березы и ели при преобладании сосны. Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 50–60% образуют черника, голубика, брусника, багульник *Ledum palustre* L., водяника, кассандра *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., подбел *Andromeda polifolia* L., марьянник *Melampyrum sylvaticum* L. и осока *Carex globularis* L. Почти сплошной моховой покров представлен в основном сфагновыми при незначительном участии зеленых мхов. На кочках встречаются лишайники из родов *Cladonia* и *Cladina*. Названия растений приведены по сводке

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика исследуемых сосновых древостоев
Table 1. Forestry and taxonomic characteristic of studied tree stands of spruce forests

Год исследований Year of investigation	Состав Composition of tree stand	Возраст, лет Age, year	Число деревьев, экз./га Number of trees pcs./hectare		Сумма площадей сечения, м ² /га Amount of cut area, m ² /hectare	Запас древесины м ³ /га Total stock, m ³ /hectare		Средняя высота, м Average height, m	Средний диаметр, см Average diameter, cm
			растущие growing	сухие dry		растущие growing	сухие dry		
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)									
1981 г.	10P + B, ед.S	60	2040	100	15.7	109	4	10.0	10.0
2008 г.*	10P ед.S	87	2266	327	24.0	141	8	11.0	12.0
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)									
1983 г.	9P1B + S	65	1750	150	29.4	231	9	16.0	14.0
2011 г.*	9P1B + S	93	1195	100	27.8	220	11	18.2	15.4

* по Осипов, Бобкова, 2013 [33].

С.К. Черепанова [24]. Почва торфянисто-подзолисто-глебоватая гумусовая песчаная на суглинках.

Для изучения химического состава растений были отобраны: у сосны хвоя 1–5 года жизни, ветви тонкие последних трех лет, листья черники, брусники, зеленые (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Dicranum polysetum* (Mich.) Sw.) и сфагновые мхи (*Sphagnum* sp.). Сбор материала производился в конце июля–начале августа в 1984 и 2017 гг. Образцы растений напочвенного покрова отбирали методом укосов [25]. Образцы хвои и ветвей взяты у 10–12 деревьев на каждой ППП с южной стороны из средней части кроны [7]. Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и размалывали в электрической мельнице до порошкообразной массы [26]. Химический анализ образцов растений проводили только одной средней пробы с каждой ППП.

Химический анализ проводили в аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257 от 26 февраля 2014 г.) по аттестованным методикам количественного химического анализа. Валовое содержание элементов минерального питания (калий, кальций, магний, фосфор, марганец, железо, натрий, алюминий) в растительных образцах определяли методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой (Спектрометр атомно-эмиссионный с индуктивно-связанной плазмой Spectro Ciros^{сcd}, Германия). Валовое содержание азота определяли методом газовой хроматографии на элементном анализаторе (EA 1110 (CHNS-O), Италия).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для обеспечения физиологических процессов растениям необходим ряд неорганических элементов. В относительно больших количествах растению необходимы азот, фосфор, калий, кальций, магний и сера (макроэлементы). В число элементов, необходимых в меньших количествах (микроэлементы), входят железо, марганец, цинк, медь, молибден, хлор [27, 28]. Все названные элементы являются для растений жизненно необходимыми. Они представляют интерес с точки зрения выяснения степени обеспеченности пищевой растений и важны для оценки технических, лекарственных, пищевых, кормовых свойств растительного сырья [4, 29, 30].

Надземная масса деревьев дифференцируется на ряд фракций, существенно различающихся по их биологической роли и в специфике участия в процессах обмена веществ: а) фотосинтетические (рабочие) части побега последнего года, двух лет, старше двух лет, отдельно хвоя и ветви; б) скелетные, несущие опорные функции (древесина, ко-

ра, ветви живые нехвоенные из разных частей по вертикали ствола и кроны). Фотосинтетические фракции выполняют основную роль в потреблении зольных элементов и азота в растении. Известно, что химический состав физиологически активных ассимилирующих органов хвойных растений определяется поглощением элементов растениями из почвы и атмосферы, ретранслокацией их из более старых тканей и выщелачиванием атмосферными осадками. Растения на 50–98% состоят из воды. Сухое вещество, остающееся после высушивания, состоит наполовину из углерода. Остающаяся минеральная часть (зола) составляет от 0.2 до 20% сухого веса; у листьев содержание золы относительно велико. Состав золы зависит от содержания минеральных веществ в почве и любой химический элемент, имеющийся в данном местообитании, может быть обнаружен в растении [27].

Элементный состав хвои сосны (*Pinus sylvestris* L.). Согласно нашим исследованиям продолжительность жизни хвои у сосны в исследуемых сосняках достигает девяти лет. В общей массе преобладает хвоя первых четырех лет жизни. Начинается довольно интенсивный их опад с пятого года жизни [13]. Регрессионный анализ показал, что возрастная динамика концентрации исследуемых элементов (P, K, Ca, Mg, Na, Al, Fe, Mn) в хвое сосен черничного и чернично-сфагнового сообществ с высокой степенью достоверности описывается логарифмической кривой (рис. 1–2). На рисунках указаны коэффициенты аппроксимации логарифмических трендов (R^2) зависимости содержания элемента от возраста хвои. С увеличением возраста хвои в ней достоверно уменьшается содержание калия, фосфора и магния (за исключением фосфора и магния на ППП 4 в 1984 г.). Более высокие концентрации этих элементов наблюдаются в однолетней хвое. Содержание кальция, марганца, алюминия и железа увеличивается в хвое старших возрастов, что свидетельствует о слабой подвижности этих элементов. Таким образом, одним из основных факторов варьирования элементного состава ассимилирующих органов сосны является возраст хвои. Содержание элементов, способных к ретранслокации внутри растений (N, P, K), а также содержание элементов средней подвижности (Mg) снижается в хвое старших возрастов. Эти закономерности были отмечены и ранее [11, 13, 7, 12].

Сравнительный анализ минерального состава хвои сосны, растущей в сосняке черничном и сосняке чернично-сфагновом, показывает, что возрастная динамика содержания большинства исследуемых элементов имеет общие тенденции за оба периода наблюдений.

В 1984 г. содержание калия в хвое сосны первого года было на одном уровне на обоих участках ($0.57 \pm 0.17\%$). С возрастом его концентрация

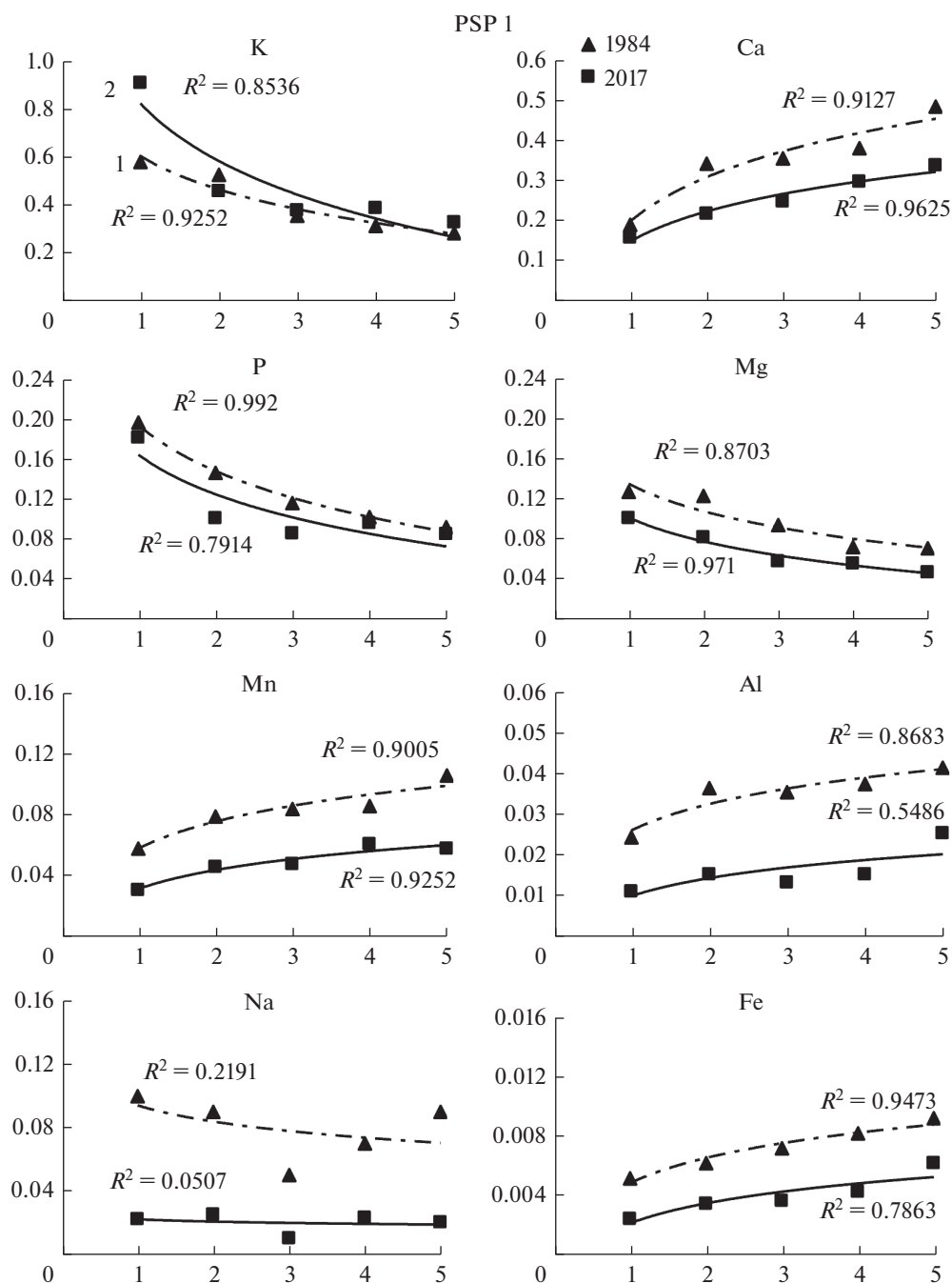


Рис. 1. Массовая доля элементов в сухом веществе хвои сосны в сосняке черничном в 1984 и 2017 гг.: 1 – логарифмический тренд данных 1984 г.; 2 – логарифмический тренд данных 2017 г.; R^2 – коэффициент аппроксимации трендов. По горизонтали – возраст хвои, лет; по вертикали – массовая доля, %.

Fig. 1. Mass fraction of elements in the dry matter of pine needles (bilberry wet pine) in 1984 and 2017: 1 – logarithmic trend data 1984; 2 – logarithmic data trend of 2017; R^2 – trend approximation coefficient.

X-axis – age of needles; y-axis – mass proportion, %.

уменьшилась. В 2017 г. также выявлено более высокое содержание калия в однолетней хвое и в сосняке черничном и чернично-сфагновом (0.90 ± 0.14 и $0.74 \pm 0.19\%$ сух. вещества соответственно) (рис. 1, 2). Концентрация калия в хвое второго, третьего, четвертого и пятого года жизни за

два срока наблюдений и в сосняках разного типа находится примерно на одном уровне (различия в пределах ошибки). Концентрация кальция в однолетней хвое, собранной в 1984 г. в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4), незначительно выше, чем в хвое с ППП 1, но достоверно различает-

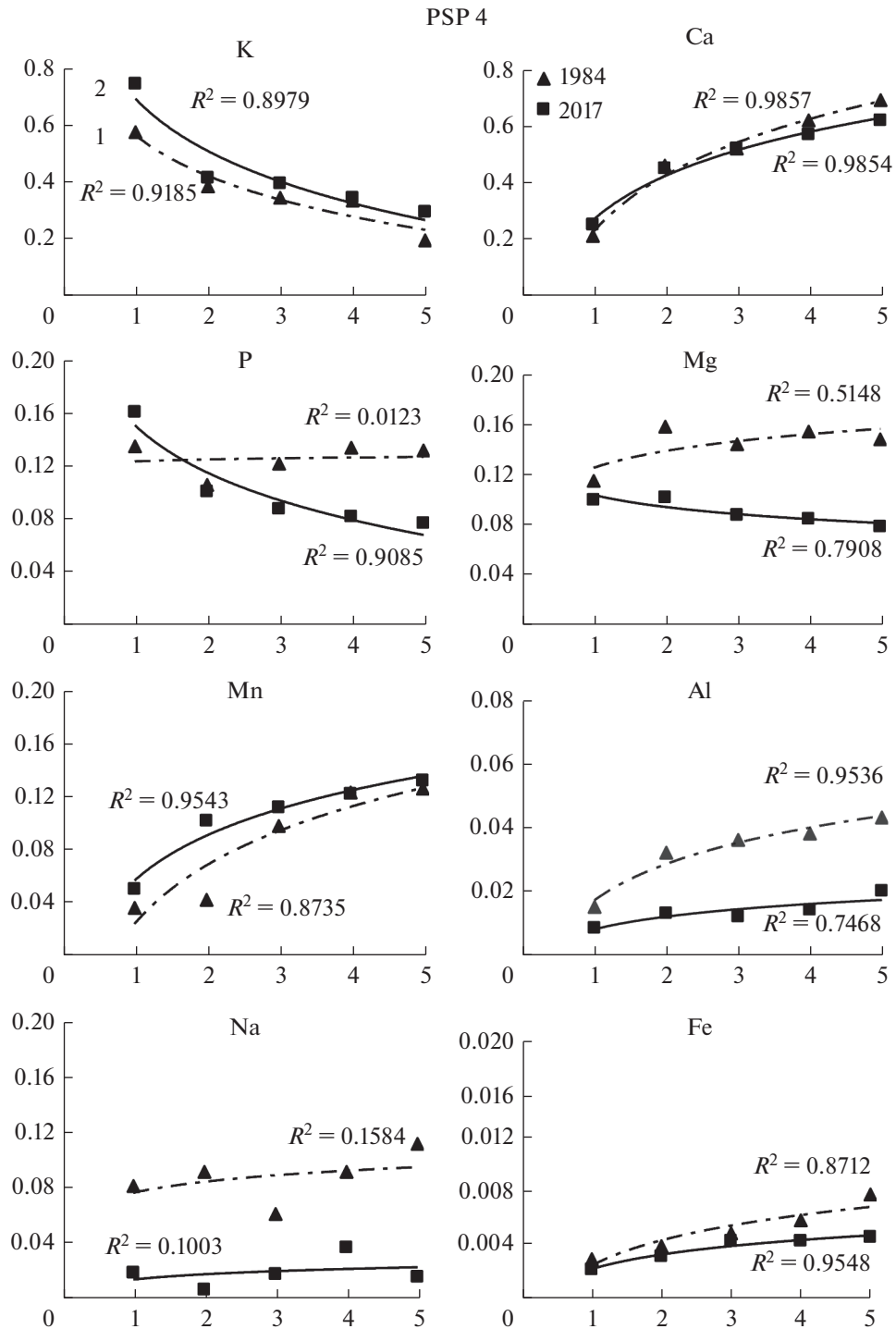


Рис. 2. Массовая доля элементов в сухом веществе хвои сосны в сосняке чернично-сфагновом в 1984 и 2017 гг.: 1 – логарифмический тренд данных 1984 г.; 2 – логарифмический тренд данных 2017 г.; R^2 – коэффициент аппроксимации трендов. По горизонтали – возраст хвои, лет; по вертикали – массовая доля, %.

Fig. 2. Mass fraction of elements in the dry matter of pine needles (bilberry sphagnum pine) in 1984 and 2017: 1 – logarithmic trend data 1984; 2 – logarithmic data trend of 2017; R^2 – trend approximation coefficient. X-axis – age of needles; y-axis – mass proportion, %.

ся для 2–5-летней хвои. В 2017 г. в разновозрастной хвое (2–5 года жизни) содержание кальция достоверно меньше в сосняке черничном (ППП 1) и

находится на уровне 1984 г. в хвое деревьев сосняка чернично-сфагнового (ППП 4). Содержание фосфора в хвое, собранной с деревьев сосняка

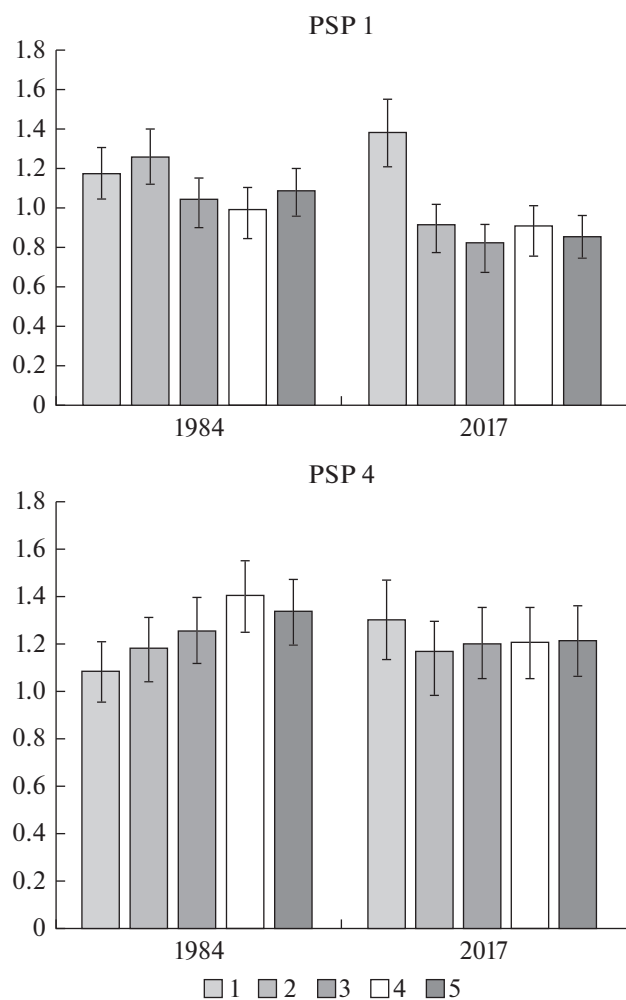


Рис. 3. Суммарное содержание химических элементов в пробах хвои сосны в 1984 и 2017 гг.: 1 – однолетняя, 2 – двухлетняя, 3 – трехлетняя, 4 – четырехлетняя; 5 – пятилетняя хвоя.

По горизонтали – год наблюдений; по вертикали – массовая доля, %.

Fig. 3. The total content of chemical elements in samples of pine needles in 1984 and 2017: 1 – one-year-old, 2 – two-year, 3 – three-year, 4 – four-year; 5 – five year old needles. X-axis – year of observation; y-axis – mass proportion, %.

черничного за два срока наблюдений, достоверно не различается (различия в пределах ошибки). В сосняке чернично-сфагновом возрастная динамика концентрации фосфора в 1984 г. нарушена. В 2017 г. количество данного элемента в хвое 3–5 года достоверно меньше по сравнению с этим показателем в 1984 г. Концентрация магния уменьшается с возрастом (за исключением динамики содержания данного элемента в разновозрастной хвое в сосняке чернично-сфагновом в 1984 г.). Надо отметить, что концентрация магния больше в 1984 г. в хвое с обоих сосняков. При изучении возрастной динамики марганца и алюминия в 1984 и 2017 гг. выявлена зависимость их концентрации

от возраста хвои: содержание их увеличивается с возрастом хвои. Вместе с тем, надо отметить, что содержание марганца и алюминия в хвое всех возрастов значительно меньше в 2017 г. на ППП 1; для ППП 4 такая тенденция отмечается только для алюминия. Возрастные изменения в содержании натрия не наблюдаются ни в 1984 г., ни в 2017 г. Вместе с тем, его концентрация значительно выше в хвое всех возрастов, собранной на обоих участках в 1984 г. По содержанию железа отмечена зависимость от возраста хвои и на ППП 1 и на ППП 4 за оба периода наблюдений: наибольшая концентрация данного элемента отмечается в хвое 5-го года жизни. Причем содержание железа выше в хвое, отобранной в 1984 г. (но разница достоверна только для хвои с деревьев сосняка черничного ППП 1) (рис. 1–2).

Суммарное содержание химических элементов в хвое сосняка черничного в 1984 г. не зависело от ее возраста (от $1.18 \pm 0.13\%$ в хвое первого года до $1.09 \pm 0.12\%$ сух. вещества в хвое пятого года) (рис. 3). В 2017 г. было выявлено, что суммарная концентрация элементов в однолетней хвое сосен значительно выше, чем в хвое последующих лет ($1.4 \pm 0.17\%$). В сосняке чернично-сфагновом в 1984 г. суммарная концентрация минеральных элементов не увеличивается с возрастом хвои. Различия между суммой элементов находились в пределах ошибки. В 2017 г. суммарное количество элементов было на одном уровне. Следует отметить, что суммарное содержание химических элементов хвои старших лет выше на ППП 4 за оба периода наблюдений.

Анализ содержания валового азота в разновозрастной (1–5 года жизни) хвое сосны показал типичную тенденцию к снижению концентрации азота в хвое с увеличением ее возраста (рис. 4). Концентрация азота в хвое деревьев сосняка черничного находится примерно на одном уровне за оба срока наблюдений и в 1984 г. уменьшается от $1.43 \pm 0.32\%$ в однолетней хвое до $0.89 \pm 0.01\%$ сух. вещества в 5-тилетней, в 2017 г. достоверного уменьшения не отмечается: от 1.24 ± 0.14 до $1.04 \pm 0.11\%$ сух. вещества соответственно. Содержание азота в разновозрастной хвое деревьев сосняка чернично-сфагновом в 1984 г. выше, чем в 2017 г. и варьирует от 1.48 ± 0.19 в однолетней хвое до $0.97 \pm 0.03\%$ сух. вещества в пятилетней, в 2017 г. от 1.22 ± 0.13 до $0.79 \pm 0.09\%$ сух. вещества соответственно.

Выявленные различия в динамике содержания химических элементов в хвое сосны в сосняках черничного и чернично-сфагновом, видимо, определяются условиями произрастания, в частности, содержанием доступных элементов в почве. Как было показано ранее [13, 31], в сосняке черничном в корнеобитаемом слое почвы создаются относительно благоприятные условия увлажнения

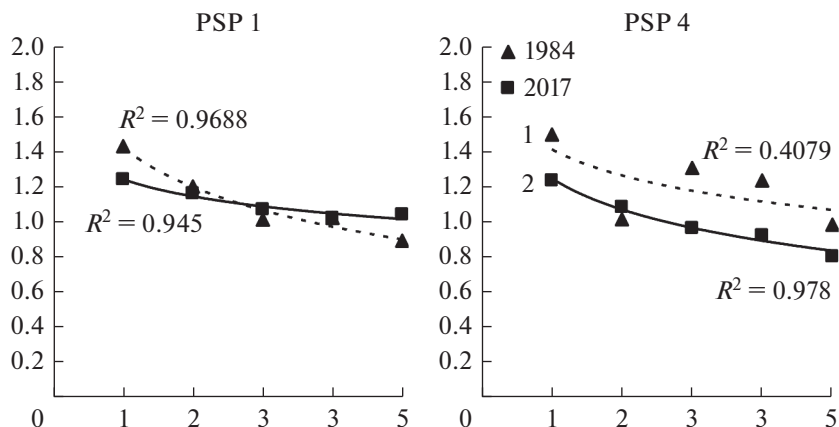


Рис. 4. Массовая доля азота в пробах хвои сосны в 1984 и 2017 гг.: 1 – логарифмический тренд данных 1984 г.; 2 – логарифмический тренд данных 2017 г.; R^2 – коэффициент аппроксимации трендов. По горизонтали – возраст хвои, лет; по вертикали – массовая доля, %.
Fig. 4. Mass fraction of nitrogen in pine needles samples in 1984 and 2017: 1 – logarithmic trend data 1984; 2 – logarithmic data trend of 2017; R^2 – trend approximation coefficient. X-axis – age of needles; y-axis – mass proportion, %.

с недостаточным содержанием доступных элементов питания (N, P, K). В обоих сосняках этот слой характеризуется кислой средой. В торфянисто-подзолистой глееватой почве сосняка чернично-сфагнового в отдельные периоды вегетации отмечали весьма неблагоприятные условия влажности. Выявлено, что в этом сосняке верховодка в 1983, 1984 и 2009 гг. держалась на глубине 20–40 см, наблюдались условия анаэробнозиса [32, 31].

Содержание химических элементов в ветвях сосны. В сосняке черничном (ППП 1) концентрация в тонких ветвях таких элементов, как калий, кальций, фосфор, марганец, алюминий, натрий достоверно не различается за оба периода наблюдений

(табл. 2). Содержание валового азота в них незначительно выше в 1984 г. Суммарное содержание зольных элементов в ветвях сосны, собранных в 1984 и 2017 гг. примерно одинаково, различия в пределах ошибки. В сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) наблюдается незначительное уменьшение массовой доли калия, фосфора, магния и незначительное (в пределах ошибки) увеличение доли кальция в ветвях сосны в 2017 г. по сравнению с 1984 г. Содержание валового азота в ветвях сосны достоверно выше в 1984 г. Сумма зольных элементов ветвей, собранных на ППП 4, находится на одном уровне за оба периода наблюдений. Отмечено одинаковое суммарное содержание

Таблица 2. Содержание химических элементов в ветвях сосны, массовая доля элементов в сухом веществе (%)
Table 2. The content of chemical elements in the branches of pine, the mass fraction of elements in the dry matter, (%)

Год исследований	K	Ca	P	Mg	Mn	Al	Na	Fe	$N_{\text{общ.}}$ N_{tot}	Сумма без $N_{\text{общ.}}$ Amount without N_{tot}
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)										
1984	0.31 ± 0.06	0.41 ± 0.11	0.08 ± 0.02	0.08 ± 0.02	0.02 ± 0.002	0.03 ± 0.003	0.001 ± 0.0003	0.013 ± 0.002	0.66 ± 0.07	0.94 ± 0.13
2017	0.24 ± 0.09	0.43 ± 0.13	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.03 ± 0.008	0.02 ± 0.004	0.002 ± 0.001	0.006 ± 0.002	0.50 ± 0.10	0.84 ± 0.16
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)										
1984	0.35 ± 0.05	0.49 ± 0.04	0.09 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.02 ± 0.001	0.03 ± 0.003	0.001 ± 0.000	0.013 ± 0.002	0.67 ± 0.09	1.09 ± 0.07
2017	0.21 ± 0.08	0.62 ± 0.17	0.05 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.003	0.002 ± 0.001	0.008 ± 0.002	0.48 ± 0.10	1.01 ± 0.17

Примечание: ± Δ – границы интервала абсолютной погрешности при P = 0.95.
 Note: ± Δ – absolute error bound at P = 0.95.

Таблица 3. Содержание химических элементов в листьях брусники и черники, массовая доля элементов в сухом веществе (%)**Table 3.** The content of chemical elements in the leaves of cowberry and bilberry, the mass fraction of elements in the dry matter, (%)

Год исследований	Кустарнички (листья) Shrubs (leaves)	K	Ca	P	Mg	Mn	Al	Na	Fe	N _{tot}	Сумма без N _{tot} Amount without N _{tot}
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)											
1984	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.41 ± 0.04	0.55 ± 0.03	0.09 ± 0.003	0.12 ± 0.01	0.16 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.0012 ± 0.00	0.006 ± 0.00	1.42 ± 0.02	1.37 ± 0.05
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.52 ± 0.09	0.62 ± 0.07	0.11 ± 0.01	0.12 ± 0.00	0.06 ± 0.02	0.04 ± 0.004	0.01 ± 0.001	0.01 ± 0.001	1.56 ± 0.17	1.49 ± 0.12
2017	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.51 ± 0.10	0.57 ± 0.07	0.10 ± 0.003	0.12 ± 0.04	0.12 ± 0.04	0.009 ± 0.002	0.001 ± 0.00	0.003 ± 0.001	1.14 ± 0.03	1.43 ± 0.13
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.72 ± 0.20	0.75 ± 0.21	0.12 ± 0.04	0.19 ± 0.06	0.09 ± 0.02	0.015 ± 0.004	0.014 ± 0.001	0.005 ± 0.001	1.64 ± 0.18	1.90 ± 0.29
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)											
1984	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.29 ± 0.02	0.91 ± 0.08	0.12 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.15 ± 0.03	0.03 ± 0.001	0.0012 ± 0.000	0.006 ± 0.0002	1.35 ± 0.03	1.64 ± 0.09
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.17 ± 0.03	1.22 ± 0.1	0.18 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.23 ± 0.04	0.07 ± 0.02	0.02 ± 0.001	0.02 ± 0.001	3.05 ± 0.12	2.07 ± 0.12
2017	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.48 ± 0.09	0.57 ± 0.07	0.11 ± 0.03	0.14 ± 0.04	0.09 ± 0.02	0.009 ± 0.002	0.001 ± 0.0002	0.003 ± 0.0001	1.13 ± 0.12	1.40 ± 0.13
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.71 ± 0.03	1.00 ± 0.30	0.14 ± 0.04	0.24 ± 0.04	0.08 ± 0.02	0.02 ± 0.001	0.001 ± 0.0003	0.005 ± 0.001	1.65 ± 0.18	2.19 ± 0.31

зольных элементов в ветвях на ППП 1 и ППП 4 за оба срока наблюдений.

Элементный состав листьев кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L.). Суммарное содержание зольных элементов в листьях брусники в сосняке черничном (ППП 1) за оба периода наблюдений находится примерно на одном уровне (табл. 3). Различия в содержании элементов в листьях брусники находятся в пределах ошибки, за исключением содержания железа и алюминия: содержание железа в 2, а алюминия в 3 раза больше в листьях, собранных в 1984 г., по отношению к этому показателю в 2017 г. Суммарное содержание зольных элементов листьев брусники в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) выше в 1984 г. и составляет 1.64 ± 0.09% от сух. вещества (в 2017 г. — 1.40 ± 0.13%). Это связано с тем, что на ППП 4 в 1984 г. в листьях несколько выше концентрация кальция, марганца, железа и алюминия. Содержание валового азота выше в 1984 г. в листьях брусники и на ППП 1 и на ППП 4, а в 2017 г. его количество ниже в среднем на 19%.

На ППП 1 в 1984 г. суммарное содержание зольных элементов в листьях *Vaccinium myrtillus*

достоверно больше по сравнению с этим показателем в 2017 г. Это связано с тем, что в 2017 г. в листьях выше концентрация кальция, калия, магния, марганца, натрия и алюминия. Различия в сумме концентрации зольных элементов листьев черники в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) в 1984 г. и в 2017 г. находится в пределах ошибки. Содержание валового азота в листьях черники в сосняке черничном в 1984 и в 2017 гг. примерно одинаково. В сосняке чернично-сфагновом содержание валового азота в листьях данного кустарничка в 1984 г. почти в 2 раза больше чем, этот показатель в 2017 г.

Среди зольных элементов в листьях брусники и черники в исследуемых сосняках за оба периода наблюдений доминируют кальций и калий, на долю каждого из которых приходится около 30–55 (брусника) и 32–59% (черника) (рис. 5–6). Значительное участие в структуре зольного вещества у данных кустарничков занимают магний, фосфор и марганец.

Содержание химических элементов в мхах (зеленые и сфагновые мхи).

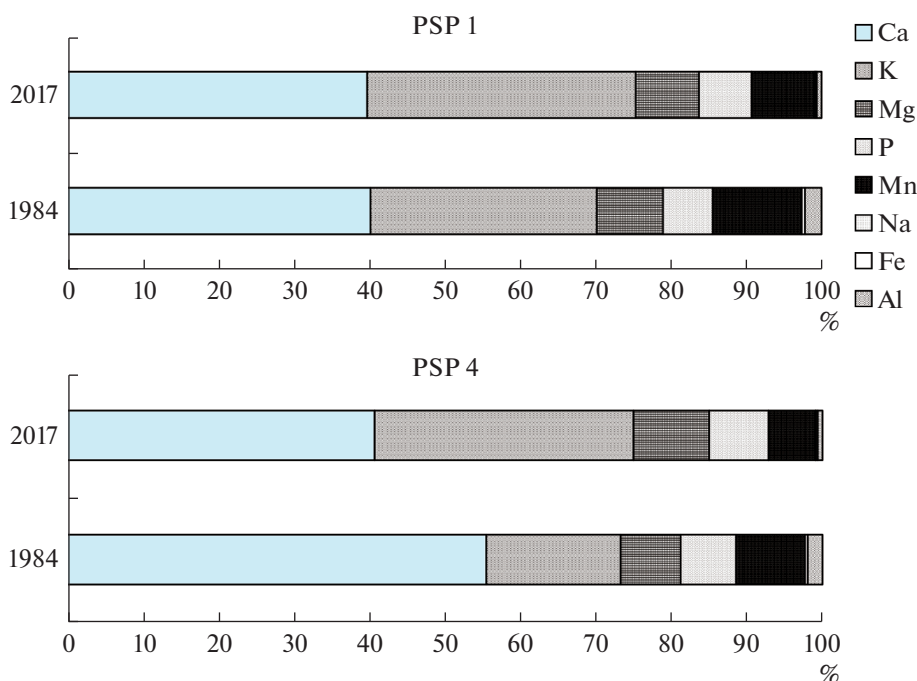


Рис. 5. Структура зольного вещества листьев брусники в сосновых насаждениях.

По горизонтали – доля, %; по вертикали – год наблюдений.

Fig. 5. The structure of the ash matter of the leaves of cowberry in pine stands. X-axis – proportion, %; y-axis – year of observation.

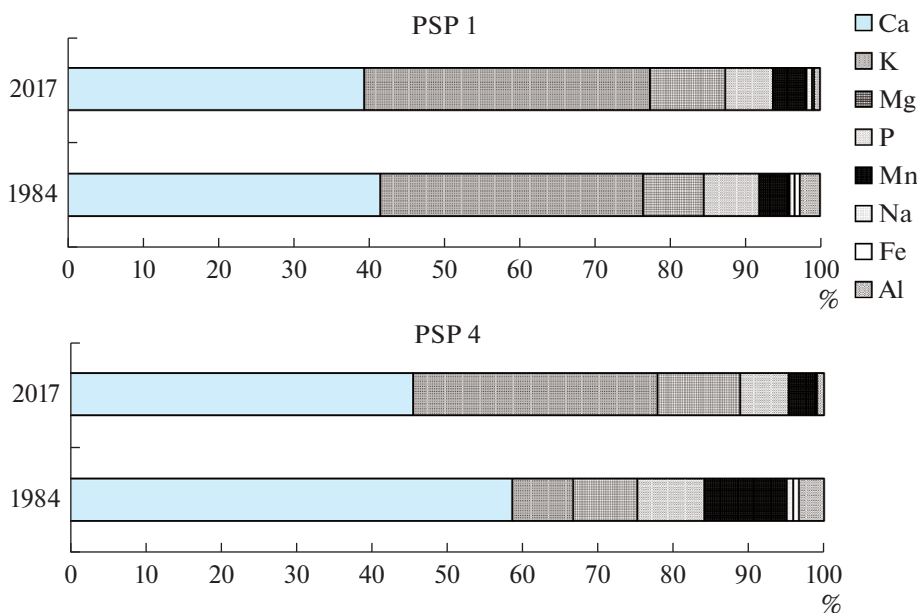


Рис. 6. Структура зольного вещества листьев черники в сосновых насаждениях.

По горизонтали – доля, %; по вертикали – год наблюдений.

Fig. 6. The structure of the ash matter of the leaves of bilberry in pine stands.

X-axis – proportion, %; y-axis – year of observation.

Содержание зольных элементов в зеленых мхах в сосняке черничном (ППП 1) достоверно выше в 1984 г., тогда как в 2017 г. их концентрация в 1.5 раза меньше (табл. 4). Различия в содержа-

нии элементов в талломах отмечается за счет уменьшения массовой доли калия почти в 2 раза, фосфора в 1.6 раза, алюминия в 3 раза, железа в 3.4 раза. Суммарное содержание зольных элемен-

Таблица 4. Содержание химических элементов в зеленых и сфагновых мхах, массовая доля элементов в сухом веществе (%)**Table 4.** The content of chemical elements in green and sphagnum mosses, the mass fraction of elements in the dry matter, (%)

Год исследований Year of investigation	Мхи Mosses	K	Ca	P	Mg	Mn	Al	Na	Fe	N _{tot}	Сумма без N _{tot} Amount without N _{tot}
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)											
1984	Зеленые мхи Green m.	0.83 ± 0.10	0.30 ± 0.03	0.18 ± 0.04	0.10 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.03 ± 0.009	0.048 ± 0.008	1.06 ± 0.20	1.60 ± 0.20
	Сфагновые Sphagnum	0.61 ± 0.04	0.47 ± 0.08	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.09 ± 0.03	0.07 ± 0.01	0.038 ± 0.002	0.047 ± 0.01	1.52 ± 0.20	1.52 ± 0.13
2017	Зеленые мхи Green m.	0.45 ± 0.08	0.23 ± 0.07	0.11 ± 0.03	0.07 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.004	0.006 ± 0.002	0.014 ± 0.004	0.63 ± 0.07	0.94 ± 0.11
	Сфагновые Sphagnum	0.64 ± 0.06	0.22 ± 0.07	0.11 ± 0.03	0.08 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.01 ± 0.002	0.01 ± 0.004	0.007 ± 0.001	0.80 ± 0.09	1.12 ± 0.10
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)											
1984	Зеленые мхи Green m.	0.82 ± 0.11	0.28 ± 0.05	0.18 ± 0.04	0.09 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.042 ± 0.01	1.15 ± 0.10	1.56 ± 0.22
	Сфагновые Sphagnum	0.57 ± 0.03	0.55 ± 0.04	0.12 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.13 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.04 ± 0.002	0.057 ± 0.02	0.68 ± 0.08	1.65 ± 0.20
2017	Зеленые мхи Green m.	0.46 ± 0.08	0.31 ± 0.06	0.11 ± 0.03	0.08 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.003	0.006 ± 0.002	0.015 ± 0.004	0.71 ± 0.08	1.04 ± 0.11
	Сфагновые Sphagnum	0.69 ± 0.09	0.22 ± 0.07	0.12 ± 0.04	0.09 ± 0.02	0.034 ± 0.01	0.008 ± 0.002	0.009 ± 0.003	0.006 ± 0.001	0.88 ± 0.10	1.18 ± 0.12

тов в зеленых мхах в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) в 1984 г. в 1.5 раза больше по сравнению с этим показателем в 2017 г. Это связано с тем, что в 1984 г. в талломах выше концентрация калия, натрия, железа и алюминия. Содержание валового азота выше в 1984 г. в талломах зеленых мхов и на ППП 1 и на ППП 4, в 2017 г. его количество ниже в среднем на 60%.

Сфагновые мхи, произрастающие как в сосняке черничном (ППП 1), так и в сосняке чернично-сфагновом в 1984 г. содержали почти в 1.5 раза больше зольных элементов по сравнению с этим показателем в 2017 г. (табл. 4). Это связано с тем, что в 2017 г. в сфагнумах ниже концентрация кальция, марганца, натрия, алюминия и железа. Содержание валового азота в талломах сфагновых мхов в сосняке черничном в 1984 г. почти в 2 раза больше, чем величина этого показателя в 2017 г. В сосняке чернично-сфагновом наблюдается небольшая разница в количестве валового азота в талломах сфагновых мхов.

Анализируя полученные материалы, можно отметить, что возможной причиной изменения элементного состава растений разных ярусов за 2 срока наблюдений является стадия развития соснового фитоценоза. В период созревания фи-

тоценозов одним из главных факторов, определяющих содержание в растениях химических элементов, является плотность древесного яруса. Древесные растения определяют интенсивность аккумуляции элементов минерального питания растениями напочвенного покрова, составляя конкуренцию в поглощении их из почвы [9, 29]. Известно, что в процессе формирования древесного яруса изменяются условия освещенности внутри фитоценоза и конкурентные отношения между растениями разных ярусов. Как было показано нами ранее [33], древостой исследуемых сосняков в рассматриваемый период находятся в стадии перехода из средневозрастных в приспевающие и спелые. В этот период развития происходят довольно интенсивные изменения структурно-функциональной организации древостоев. В частности, увеличивается листовой индекс древостоев, продуктивность и плотность их фитомассы. Изменяются состав и содержание атмосферных выпадений [29]. Все это в определенной степени отражается на питательном режиме растений нижних ярусов, о чем свидетельствуют данные их химического состава. Суммарное содержание зольных элементов в листьях брусники, отобранной в сосняке чернично-сфагновом, достоверно выше в 1984 г., чем в 2017 г. Содержание

валового азота достоверно больше в 1984 г. в листьях брусники в обоих сосняках. В сосняке чернично-сфагновом количество валового азота в листьях черники в 1984 г. почти в два раза больше, чем в 2017 г. Суммарное содержание зольных элементов, а также валового азота в зеленых и сфагновых мхах (за исключением валового содержания азота в сфагномах на ППП 4), собранных как на ППП 1, так и на ППП 4, достоверно больше в 1984 г. по сравнению с величиной этого показателя в 2017 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ за два срока наблюдений (1984 и 2017 гг.) содержания азота и зольных элементов в ассимилирующих органах сосны и доминирующих в составе фитоценоза растений напочвенного покрова в естественно развивающихся среднетаежных сосняках черничном и чернично-сфагновом в стадии перехода их из средневозрастных в приспевающие и спелые показал, что в этот период их развития изменения элементного состава исследуемых растений в целом незначительны. Возрастная динамика содержания большинства элементов в хвое сосны в рассматриваемый период в исследуемых сосняках имеет общие тенденции: с возрастом хвои снижается содержание N, P, K и Mg, тогда как концентрация Ca, Al, Fe, Mn возрастает. Суммарное содержание зольных элементов ветвей сосны как в сосняке черничном, так и сосняке чернично-сфагновом в период созревания древостоев находится почти на одном уровне, при этом содержание валового азота в ветвях сосны больше в средневозрастных сосняках, чем в спелых. В период созревания древостоев отмечена тенденция снижения суммарного содержания минеральных элементов в листьях кустарничков и талломах мхов. Снижение концентрации отдельных элементов в хвое сосны и у растений напочвенного покрова в период созревания древостоев определяется, прежде всего, изменением структурной организации древесного яруса, а именно увеличением его плотности, вызывающей изменения экологических условий, в частности, освещенности. Следует также отметить, что по мере созревания фитоценоза в период перехода в спелый усиливаются конкурентные отношения за питательные элементы у растений разных ярусов.

Показатели по элементному составу растений исследуемых сосняков могут быть использованы при проведении комплексного экологического мониторинга лесных сообществ средней тайги как фоновые.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках бюджетной темы НИР «Пространственно-временная динамика структуры и

продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России (AAAA-A17_117122090014-8)».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Леса Республики Коми. 1999. М. 332 с.
2. Лесной план Республики Коми. 2017. Вологда. <http://mpr.rkomi.ru/page/17999/>
3. Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. 2000. М. 512 с.
4. Митрофанов Д.П. 1977. Химический состав лесных растений Сибири. Новосибирск. 120 с.
5. Прокушкин С.Г. 1982. Минеральное питание сосны. Новосибирск. 189 с.
6. Ingestad T. 1973. Mineral nutrient requirements of *Vaccinium vitis-idaea* and *Vaccinium myrtillus*. — *Physiol. Plant.* 29: 239–246.
7. Helmisaari H.S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica.* 26(3): 145–153.
8. Tamminen P., Starr M., Kubin E. 2004. Element concentrations in boreal, coniferous forest humus layers in relation to moss chemistry and soil factors. — *Plant and soil.* 259: 51–58.
9. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера. 1977. Л. 304 с.
10. Морозова Р.М. 1991. Минеральный состав растительных лесов Карелии. Петрозаводск. 97 с.
11. Никонов В.В. 1987. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л. 142 с.
12. Лукина Н.В., Никонов В.В. 1996. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты. Ч. 1. 213 с. Ч. 2. 192 с.
13. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Северо-Востока. 1992. Сыктывкар. 174 с.
14. Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А. 2012. Химический состав хвои сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения Сыктывкарского лесопромышленного комплекса. — *Сибирский экологический журнал.* 3: 415–422.
15. Осипов А.Ф., Манова С.О., Бобкова К.С. 2014. Запасы и элементный состав растений напочвенного покрова в среднетаежных сосняках послепожарного происхождения (Республика Коми). — *Раст. ресурсы.* 50 (1): 3–11.
16. Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М.: Голлесбумиздат. 248 с.
17. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. 1952. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л. 456 с.
18. Barcan V.Sh., Kovnatsky E.F., Smetannikova M.S. 1998. Absorption of Heavy Metals in Wild Berries and Edible Mushrooms in an Area Affected by Smelter Emission. — *Water, Air and Soil Pollution.* 103(1–4): 173–195.
19. Дроздова И.В., Алексеева-Попова Н.В. 2008. Оценка макро- и микроэлементного состава некоторых полезных растений Полярного Урала. — *Раст. ресурсы.* 44(4): 116–122.
20. Барановская Н.В., Черненькая У.В. 2015. Особенности накопления химических элементов в чернике обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*) на территории

- Западной Сибири. — Фундаментальные исследования. 2: 299-306.
21. Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.
 22. ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. 1983. М. 60 с.
 23. Лесотаксационный справочник для Северо-Востока европейской части СССР. 1986. Архангельск. 358 с.
 24. Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.
 25. Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.
 26. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л. 143 с.
 27. Либберт Э. 1976. Физиология растений. 576 с.
 28. Веретенников А.В. 1987. Физиология растений с основами биохимии. М. 256 с.
 29. Лукина Н.В., Никонов В.В. 1998. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты. 316 с.
 30. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. 2008. Биологический круговорот углерода на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск. 381 с.
 31. Осипов А.Ф. 2013. Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы спелого сосняка чернично-сфагнового средней тайги. — Почвоведение. 5: 619–626.
 32. Бобкова К.С. 1987. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л. 156 с.
 33. Осипов А.Ф., Бобкова К.С. 2013. Динамика плотности и продуктивности средневозрастного древостоя сосняка черничного средней тайги. — Раст. ресурсы. 2: 181–188.

Elemental Composition of Dominating Plant Species in Different Aged Middle-Taiga Pine Forests of the Republic of Komi

E. A. Robakidze^{a,*}, K. S. Bobkova^a, S. I. Naimushina^a

^a*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar, Russia*

^{*}*e-mail: robakidze@ib.komisc.ru*

Abstract—The content of chemical elements in pine needles and branches of different ages, cowberry and bilberry leaves, green and sphagnum mosses for various types of pine phytocenoses in the middle taiga of the Komi Republic are presented. The concentration of N, P, K, Ca, Mg, Na, Al, Fe, Mn were determined. A comparative analysis of the mineral composition was carried for 1984 and 2017 years. The pine forests turned from middle-aged to mature this periods. A comparative analysis of the mineral composition of pine needles showed that the age-related dynamics of the content of most of the studied elements has general trends. With age, in pine needles there is a decrease in the content of organogen elements (N, P, K) and an increase in such elements as Ca, Al, Fe, Mn. The ash content of pine branches in the bilberry pine and bilberry-sphagnum pine is almost at the same level for both observation periods. The gross nitrogen content in pine branches in both pine forests in 1984 is higher than in 2017. The concentration of nitrogen in the leaves of cowberry and bilberry was significantly higher in 1984 than in 2017. The content of ash elements in the leaves of cowberry collected in bilberry pine for both observation periods is approximately at the same level. The ash content of the cowberry leaves taken in the bilberry -sphagnum pine in 1984 is higher than in 2017. Among the ash elements in the leaves of cowberry and in bilberry for both observation periods, calcium and potassium dominate, each of which accounts for 30 to 59%. The content of ash elements in both green and sphagnum mosses of pine forests is significantly higher in 1984 than in 2017. Different content of nutrients in the soils, high soil moisture in the bogged pine forest, changes in phytomass density, light exposure and competition for nutrients between plants of different layers are reasons of the plants chemical composition change in different types of pine forests on the maturing stage.

Keywords: pine phytocenoses, mineral composition, pine needles, pine branches, leaves of *Vaccinium vitis-idaea*, *V. Myrtilus*, green mosses, sphagnum mosses, chemical monitoring

REFERENCES

1. *Forests of the Komi Republic*. 1999. Moscow. 332 p. (In Russian)
2. *Forest Plan of the Komi Republic*. 2017. Vologda. <http://mpr.rkomi.ru/page/17999/>
3. *Forestry and forest resources of the Komi Republic*. 2000. Moscow. 512 p. (In Russian)
4. *Mitrofanov D.P.* 1977. *Ximicheskij sostav lesnyx rastenij Sibiri* [The chemical composition of forest plants of Siberia]. Novosibirsk. 120 p. (In Russian)
5. *Prokushkin S.G.* 1982. *Mineralnoe pitanie sosny* [Mineral pine nutrition]. Novosibirsk. 189 p. (In Russian)
6. *Ingestad T.* 1973. Mineral nutrient requirements of *Vaccinium vitis-idaea* and *Vaccinium myrtilus*. — *Physiol. Plant.* 29: 239–246.
7. *Helmisari H.S.* 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica*. 26 (3): 145–153.
8. *Tamminen P., Starr M., Kubin E.* 2004. Element concentrations in boreal, coniferous forest humus layers in

- relation to moss chemistry and soil factors. — *Plant and soil*. 259: 51–58.
9. *Obmen veshhestv i energii v sosnovykh lesax evropejskogo Severa* [Metabolism and energy in the pine forests of the European North]. 1977. Leningrad. 304 p.
 10. *Morozova R.M.* 1991. Mineralnyj sostav rastenij lesov Karelii [The mineral composition of plants of forests of Karelia]. Petrozavodsk. 97 p. (In Russian)
 11. *Nikonov V.V.* 1987. Pochvoobrazovanie na severnom predele sosnovykh biogeocенозов [Soil formation in the northern limit of pine biogeocеноses]. Leningrad. 142 p. (In Russian)
 12. *Lukina N.V., Nikonov V.V.* 1996. Biogeoхимические циклы в лесax Severa v usloviyax aerotехногенного загрязнениya [Biogeochemical cycles in the forests of the North in conditions of aerotechnogenic pollution]. Apatity. Ch. 1. 213 p. Ch. 2. 192 p. (In Russian)
 13. *Ekologo-fiziologicheskie osnovy produktivnosti sosnovykh lesov evropejskogo Severo-Vostoka* [Ecological and physiological basis of the productivity of pine forests of the European Northeast]. 1992. Syktyvkar. 174 p. (In Russian)
 14. *Torlopova N.V., Robakidze E.A.* 2012. Chemical composition of pine needles in the conditions of aerotechnogenic pollution of the Syktyvkar timber industry complex. — *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*. 3: 415–422. (In Russian)
 15. *Osipov A.F., Manova S.O., Bobkova K.S.* 2014. Stocks and elemental composition of ground cover plants in middle taiga pine forests of post-fire origin (Komi Republic). — *Rast. resursy*. 50 (1): 3–11. (In Russian)
 16. *Remezov N.P., Bykova L.N., Smirnova K.M.* 1959. Potreblenie i krugovorot azota i zolnykh elementov v lesax evropejskoj chasti SSSR [Consumption and circulation of nitrogen and ash elements in the forests of the European part of the USSR]. Moscow. 248 p. (In Russian)
 17. *Rodin L.E., Bazilevich N.I.* 1952. Dinamika organicheskogo veshhestva i biologicheskij krugovorot zolnykh elementov i azota v osnovnykh tipax rastitelnosti zemnogo shara [Dynamics of organic matter and the biological circulation of ash elements and nitrogen in the main types of vegetation on the globe]. Moscow; Leningrad. 456 p. (In Russian)
 18. *Barcan V.Sh., Kovnatsky E.F., Smetannikova M.S.* 1998. Absorption of Heavy Metals in Wild Berries and Edible Mushrooms in an Area Affected by Smelter Emission. — *Water, Air and Soil Pollution*. 103(1–4): 173–195.
 19. *Drozdova I.V., Alekseeva-Popova N.V.* 2008. Evaluation of macro and microelement composition of some useful plants of the Polar Urals. — *Rast. resursy*. 44(4): 116–122. (In Russian)
 20. *Baranovskaya N.V., Chernenkaya U.V.* 2015. Features of the accumulation of chemical elements in bilberry (*Vaccinium myrtillus*) in Western Siberia. — *Fundamentalnye issledovaniya*. 2: 299–306. (In Russian)
 21. *Sukachev V.N., Zonn S.V.* 1961. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Guidelines for the study of forest types]. Moscow. 144 p. (In Russian)
 22. *OST 56-69-83*. Probnye ploshhadi lesoustroitelnye. Metod zakladki [Trial areas forest inventory. Bookmark method]. 1983. Moscow. 60 p. (In Russian)
 23. *The Lesotaksatsionny* reference book for the Northeast of the European part of the USSR. 1986. Arkhangel'sk. 358 p. (In Russian)
 24. *Cherepanov S.K.* 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredelnykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and neighboring states]. St. Petersburg. 990 p. (In Russian)
 25. *Methods for studying forest communities*. 2002. St. Petersburg. 240 p. (In Russian)
 26. *Rodin L.E., Remezov N.P., Bazilevich N.I.* 1968. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu dinamiki i biologicheskogo krugovorota v fitocенозах [Guidelines for the study of the dynamics and biological cycle in phytocеноses]. Leningrad. 143 p. (In Russian)
 27. *Libbert E.* 1976. Fiziologiya rastenij [Plant physiology]. Mir. 576 p. (In Russian)
 28. *Veretennikov A.V.* 1987. Fiziologiya rastenij s osnovami bioximii [Plant physiology with the basics of biochemistry]. Moscow. 256 p. (In Russian)
 29. *Lukina N.V., Nikonov V.V.* 1998. Pitatelnyj rezhim lesov severnoj tajgi: prirodnye i texnogennye aspekty [Nutrient regime of forests of northern taiga: natural and technogen aspects]. Apatity. 316 p. (In Russian)
 30. *Bazilevich N.I., Titlyanova A.A.* 2008. Biologicheskij krugovorot ugleroda na pyati kontinentax: azot i zol'nye elementy v prirodnykh nazemnykh ekosistemax [Biological carbon cycle on five continents: nitrogen and ash elements in natural terrestrial ecosystems]. Novosibirsk. 381 p. (In Russian)
 31. *Osipov A.F.* 2013. Emission of carbon dioxide from the soil surface of a ripe pine bilberry sphagnum pine taiga. — *Pochvovedenie*. 5: 619–626. (In Russian)
 32. *Bobkova K.S.* 1987. Biologicheskaya produktivnost xvojnykh lesov evropejskogo Severo-Vostoka [Biological productivity of coniferous forests of the European Northeast]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
 33. *Osipov A.F., Bobkova K.S.* 2013. Dynamics of the density and productivity of the middle-aged stand of the bilberry pine forest middle taiga. — *Rast. resursy*. 2: 181–188. (In Russian)