

## АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

### ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСОВ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В ФОНОВЫХ И ДЕФОЛИИРУЮЩИХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2020 г. И. В. Лянгузова<sup>1, \*</sup>, П. А. Примак<sup>2</sup>, Е. Н. Волкова<sup>1</sup>, Ф. С. Салихова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: Ilyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 23.02.2020 г.

После доработки 01.07.2020 г.

Принята к публикации 27.08.2020 г.

Приведены результаты исследования внутриценотической неоднородности почвенно-растительного покрова в средневозрастных сосновых лесах лишайниково-зеленомошной группы типов леса на фоновой территории Кольского полуострова и в пределах буферной зоны комбината “Североникель” (г. Мончегорск). Выявлены особенности в накоплении биомассы различных компонентов напочвенного покрова (лишайников, мхов, кустарничков), а также запасов растительного опада и лесной подстилки в зависимости от положения в тессере, под которой понимается совокупность приствольного, подкоронового и межкоронового пространств деревьев *Pinus sylvestris* L., различающихся локальными экологическими условиями. Показано, что существенное внутриэкосистемное варьирование этих параметров наблюдается как в фоновых условиях, так и в условиях аэротехногенного загрязнения. Вследствие адсорбции древесным пологом полиметаллической пыли, выпадающей из загрязненной атмосферы, в приствольных и подкороновых зонах деревьев *Pinus sylvestris* регистрируется повышенный уровень загрязнения почвы тяжелыми металлами, что отражается в реакции напочвенного покрова. При индексе техногенной нагрузки < 10 отн. ед. не нарушаются закономерности накопления органического вещества компонентами почвенно-растительного покрова в среднем в фитоценозе и в зависимости от положения в тессере. При увеличении индекса техногенной нагрузки в среднем до 15 отн. ед. изменяется видовой состав и структура мохово-лишайникового яруса, сокращаются запасы его биомассы, надземной биомассы кустарничков и общего запаса биомассы напочвенного покрова, а также уменьшается толщина лесной подстилки.

**Ключевые слова:** запас биомассы, напочвенный покров, растительный опад, лесная подстилка, северная тайга, сосновые леса, аэротехногенное загрязнение, тяжелые металлы, Кольский полуостров

**DOI:** 10.31857/S0033994620040068

Сообщества северотаежных лесов характеризуются ярко выраженной неоднородностью ценотической среды и мозаичностью напочвенного покрова, которая преимущественно обусловлена влиянием древесного яруса. Деревья – эдификаторы лесного фитоценоза вызывают пространственную неоднородность и временную изменчивость освещенности, микроклимата, водного, температурного и питательного режимов почвы. Микромозаика растительности в лесных экосистемах определяет пространственную гетерогенность лесных почв, что наиболее четко отражается на составе их органических горизонтов, формирующихся из растительного опада. Изучение микромозаики напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в пределах лесных биогеоцено-

зов преимущественно проводилось в северотаежных еловых лесах или в темнохвойных лесах средней тайги, где внутриценотическая мозаичность выражена наиболее контрастно [1–8]. В подзоне елово-широколиственных лесов выявлены четкие закономерности изменения в видовом составе живого напочвенного покрова ельников в зависимости от положения в тессере, под которой понимается совокупность приствольного, подкоронового и межкоронового пространства, различающихся локальными экологическими условиями. От приствольных пространств к межкороновым в составе напочвенного покрова увеличивается разнообразие экологических свит, общее число видов, доленое участие неморальных, светолюбивых и требовательных к общему содержанию эле-

ментов питания видов. Толщина и запас лесных подстилок уменьшаются от приствольных пространств к окнам. Положение в тессере определяет фракционный состав подстилок, а также соотношение величин запасов горизонтов внутри подстилки [9]. Значительно меньше работ посвящено изучению пространственной гетерогенности напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в сосновых биогеоценозах, что, по-видимому, связано с тем, что фитоценозы сосновых лесов отличаются более равномерной освещенностью [7, 10–13]. Анализ базы данных по биомассе напочвенного покрова бореальных и гемибореальных лесов России показал, что по биомассе видов сосудистых растений в наибольшей степени различаются между собой пространственные микрогруппировки, выделяемые в лесном напочвенном покрове по доминирующей эколого-ценотической группе [14]. Авторами сделан вывод о перспективности использования пространственных микрогруппировок для моделирования динамики напочвенного покрова в круговоротных моделях лесных экосистем.

Аэротехногенное загрязнение окружающей среды оказывает существенное воздействие на структуру и продуктивность фитоценозов, а также вносит дополнительный вклад в формирование пространственной неоднородности накопления и разложения органического вещества, способствует изменению фракционного состава, запасов и скорости разложения растительного опада и приводит к трансформации органических веществ лесных подстилок [15–18].

Для исследования элементов внутриценотической неоднородности растительности и почвенного покрова используют разные термины, в наших исследованиях мы придерживаемся определения “микроместообитания” [13]. В соответствии с устоявшейся терминологией [16, 18] мы называем леса на территории буферной зоны дефолирующими.

Цель данного исследования — оценка биомассы компонентов напочвенного покрова (лишайники, мхи, кустарнички), а также запасов растительного опада и лесной подстилки в разных микроместообитаниях фоновых и дефолирующих (буферная зона медно-никелевого комбината) средневозрастных северотаежных сосновых лесов.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в средневозрастных сосновых лесах, расположенных в фоновом районе Кольского полуострова в среднем течении р. Ливы, и на территории буферной зоны комбината “Североникель” (Мурманская обл.). Давность последнего пожара в исследованных сообществах составляет в среднем 90 лет. Эдификатором дре-

весного яруса является *Pinus sylvestris* L., в составе древостоев присутствует *Betula pubescens* Ehrh. В травяно-кустарничковом ярусе фоновых сосновых лесов доминирующими видами являются кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, в мохово-лишайниковом — зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* sp. и лишайники *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *Cl. stellaris* (Opiz.) Pouzar & Vězda, *Cl. arbuscula* (Wallr.) Flot. На территории буферной зоны в травяно-кустарничковом ярусе доминируют те же виды кустарничков, а в мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники р. *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подециями. Согласно современной классификации почв России [19], исследуемые почвы относятся к Al-Fe-гумусовым подзолам или к Albic Rustic Podzols, согласно классификации WRB [20].

Комбинат “Североникель” вступил в строй в 1938 г. и до 1968 г. использовал руду местного происхождения, а затем перешел на руду Норильского месторождения, что привело к резкому увеличению объемов атмосферных выбросов, особенно диоксида серы. Согласно опубликованным данным, в период 1981–1990 гг. ежегодный объем атмосферных выбросов SO<sub>2</sub> ОАО “Североникель” превышал в среднем 220 тыс. т, твердых веществ — 16 тыс. т, затем происходило постепенное снижение объемов выбросов, и к концу XX в., согласно официальным данным (<http://www.kolagmk.ru>), они составляли соответственно 45.8 и 6.0 тыс. т в год. В настоящее время ежегодный объем выбросов SO<sub>2</sub> и твердых веществ на комбинате “Североникель” сократился соответственно в 8 и 5 раз по сравнению с их максимальными величинами.

Исследование проводили на постоянных пробных площадях (ППП) размером 20 × 20 м, заложенных в лишайниково-зеленомошных сосновых лесах в фоновом районе (ППП 1) на расстоянии 70 км от комбината “Североникель” и в буферной зоне — ППП 2 и ППП 3, удаленных от комбината на расстояние 35 км в юго-западном и 27 км в северо-восточном направлении соответственно. Средний возраст деревьев *Pinus sylvestris* составляет 70–80 лет, средняя высота — 8–11 м, средний диаметр ствола на высоте 1.3 м — 7.7–12 см. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем фоновом районе 22%, в буферной зоне 17–23%; мохово-лишайникового яруса — соответственно 75 и 47–65%, при этом на ППП 3 в лишайниковом покрове присутствуют довольно обильно кустистые лишайники р. *Cladonia*.

На каждой ППП были заложены трансекты, на которых с интервалом 1 м размещали учетные площадки размером 10 × 10 см. Площадки располагались в следующих типах микроместообита-

ний: А – в приствольной зоне в 20 см от стволов деревьев сосны с 4-х сторон света; В – в подкروновых пространствах деревьев; С – на межкрупных участках в “окнах” полога древостоя. Всего заложено 170 учетных площадок.

В пределах каждой учетной площадки был срезан напочвенный покров на уровне лесной подстилки и разобран на следующие компоненты: живые части кустарничков, лишайников, мхов; была измерена толщина лесной подстилки, отобран растительный опад и органогенный горизонт (О), из которого были извлечены все подземные части растений. Образцы растительного материала и лесной подстилки высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены. Запас надземной биомассы включает надземные части кустарничков, мхов и лишайников, а в общий запас живого напочвенного покрова включена биомасса подземных частей растений – подземные побеги и корни кустарничков, корни травянистых растений. Запас биомассы разных компонентов напочвенного покрова и запасы растительного опада и лесной подстилки рассчитаны в г/м<sup>2</sup>.

Для оценки уровня загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами рассчитывали индекс техногенной нагрузки, который представляет собой превышение суммарного содержания кислоторастворимых форм преобладающих металлов (Ni, Cu и Co) в подстилке над их фоновым содержанием [15].

Проверка выборок исследуемых параметров на соответствие закону нормального распределения показала, что распределения большинства параметров значимо отличаются от нормального распределения. В связи с этим при оценке значимости различий использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (z), при уровне значимости  $p < 0.05$  различия считали достоверными. На рисунках и в таблицах представлены средние значения и их стандартная ошибка.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В фоновом сосновом лесу на ППП 1 среднее значение суммарной концентрации кислоторастворимых форм Ni, Cu и Co в органогенном горизонте Al–Fe–гумусовых подзолов составляет  $20.0 \pm 0.5$  мг/кг, при этом не выявлено достоверных различий в их содержании в разных типах микроместообитаний, поэтому при расчете индекса техногенной нагрузки суммарное содержание этих металлов было принято за 1.

Запас надземной биомассы лишайников, мхов и кустарничков в фоновом сосняке лишайниково-зеленомошном (ППП 1) в разных типах микроместообитаний достоверно не различается (табл. 1), что свидетельствует о достаточно равномерном

распределении запасов биомассы компонентов напочвенного покрова по площади фитоценоза. Однако использование объединенной выборки данных по приствольным и подкрупновым микроместообитаниям показало, что запас надземной и подземной биомассы кустарничков на этих участках достоверно больше по сравнению с межкрупновыми микроместообитаниями ( $z = 2.39-2.44$ ,  $p = 0.045-0.047$ ), а для запаса биомассы мхов регистрируется противоположная закономерность ( $z = 2.56$ ,  $p = 0.043$ ). Запас надземной биомассы травяно-кустарничкового яруса фактически совпадает с таковым кустарничков, т.к. травянистые растения практически отсутствуют в исследуемом типе северотаежных сосновых лесов.

Запас биомассы мохово-лишайникового яруса в зависимости от положения в тессере составляет соответственно 177, 135, 302 г/м<sup>2</sup> (табл. 1), но вследствие высокой степени варьирования этого показателя достоверные различия в разных типах микроместообитаний отсутствуют. Запас надземной биомассы напочвенного покрова и общая величина его биомассы с учетом подземных частей растений в рассматриваемом сообществе достоверно не различаются в разных частях тессеры и составляют в среднем 290 и 580 г/м<sup>2</sup> (рис. 1, 2).

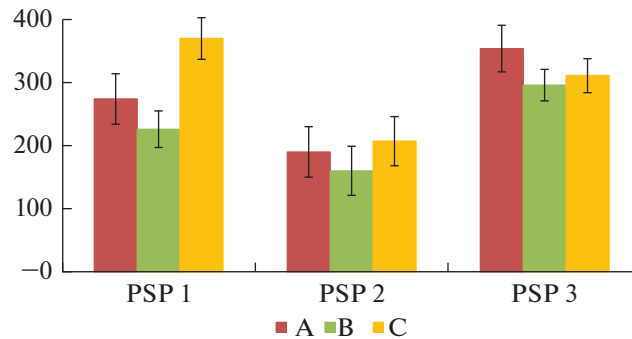
Высокая степень варьирования запаса надземной биомассы напочвенного покрова в пределах тессер в разных типах еловых лесов выявлена в работах В.М. Телесниной с соавторами [21] и О.В. Семенюк с соавторами [9]. Авторы установили, что внутрибиогеоценозное варьирование надземной биомассы напочвенного покрова чрезвычайно высоко (2.5–1800 г/м<sup>2</sup>) и превышает межбиогеоценозное варьирование, при этом фактором, определяющим увеличение биомассы напочвенного покрова от приствольных к межкрупновым пространствам, является освещенность. В редкостойных северотаежных лесах фактор освещенности не играет столь существенной роли, как в еловых лесах южной тайги, однако как в еловых, так и в сосновых фоновых лесах Кольского полуострова влияние деревьев на формирование биомассы напочвенного покрова остается по-прежнему значительным. В.В. Никонов и др [11] указывают, что в сосняках кустарничково-лишайниковых наименьший запас надземной биомассы напочвенного покрова регистрируется в приствольных зонах (758 г/м<sup>2</sup>), а максимальный – в подкрупновых пространствах (1414–1482 г/м<sup>2</sup>) деревьев сосны, при этом, как видно из приводимой авторами таблицы, запас биомассы в межкрупновых (730 г/м<sup>2</sup>) и приствольных зонах достоверно не различается. Как показали наши предшествующие исследования [13], максимальные величины запаса надземной биомассы напочвенного покрова отмечаются в наиболее сухом лишайниковом сосновом редколесье (430 г/м<sup>2</sup>), а

**Таблица 1.** Запас ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) биомассы компонентов напочвенного покрова в разных микроместообитаниях исследуемых сосновых сообществ**Table 1.** Stock ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) of groundcover biomass components in different microhabitats of pine communities

Компонент Component	Микроместообитания Microhabitats			Критерий Краскела–Уоллиса (H) Kruskal–Wallis test (H)	Уровень значимости (p) Significance level (p)
	приствольные at tree base	подкروновые under crowns	межкroновые on canopy gaps		
ППП 1 (PSP 1)					
Лишайники Lichens	110 ± 31	101 ± 34	130 ± 39	0.04	0.98
Мхи Mosses	67 ± 35	34 ± 6	172 ± 65	1.87	0.39
Кустарнички: Dwarf shrubs					
надземные части above-ground parts	106 ± 25	91 ± 18	68 ± 10	2.31	0.32
подземные части underground parts	289 ± 32	362 ± 40	213 ± 25	8.45	<b>0.015</b>
ППП 2 (PSP 2)					
Лишайники Lichens	155 ± 43	139 ± 36	175 ± 35	2.77	0.25
Мхи Mosses	–	–	–	–	–
Кустарнички: Dwarf shrubs					
надземные части above-ground parts	35 ± 11	21 ± 5	32 ± 17	0.31	0.85
подземные части underground parts	136 ± 30	161 ± 50	266 ± 118	0.26	0.88
ППП 3 (PSP 3)					
Лишайники Lichens	196 ± 38	173 ± 29	210 ± 31	0.94	0.62
Мхи Mosses	42 ± 13	12 ± 7	45 ± 15	7.16	<b>0.028</b>
Кустарнички: Dwarf shrubs					
надземные части above-ground parts	116 ± 19	111 ± 17	56 ± 14	8.54	<b>0.014</b>
подземные части underground parts	414 ± 34	436 ± 36	323 ± 30	5.08	0.079

Примечание. \* – Здесь и в табл. 2: жирным шрифтом выделены величины уровня значимости, указывающие на достоверные различия параметра в разных микроместообитаниях.

Note. \* – Here and in tab. 2 in bold, are the values of significance level indicating significant differences of the parameter in different microhabitats.

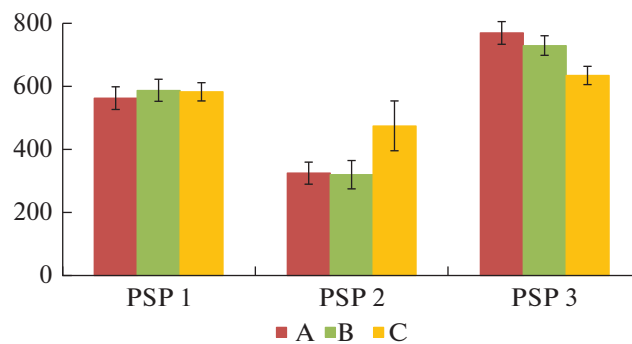


**Рис. 1.** Запас надземной биомассы напочвенного покрова в приствольных (А), подкروновых (В) и межкroновых (С) микроместообитаниях исследованных сосновых сообществ.

По вертикали: запас надземной биомассы, г/м<sup>2</sup>; по горизонтали: номера пробных площадей.

**Fig. 1.** Stock of the above-ground biomass in different microhabitats of the studied Scots pine communities: at tree base (A), under crowns (B), on canopy gaps (C)

X-axis: total stock of the above-ground biomass, g/m<sup>2</sup>; y-axis: sample plots.



**Рис. 2.** Общий запас биомассы живого напочвенного покрова (с учетом подземных частей) в различных микроместообитаниях исследованных сосновых сообществ. Обозначения типов микроместообитаний как на рис. 1.

По вертикали: общий запас биомассы живого напочвенного покрова, г/м<sup>2</sup>; по горизонтали: номера пробных площадей.

**Fig. 2.** Total stock of the live ground cover biomass (including underground parts) in different microhabitats of the studied Scots pine communities. Designation of microhabitat types as in Fig. 1.

X-axis: total stock of the live groundcover biomass, g/m<sup>2</sup>; y-axis: sample plots.

минимальные — в более влажном сосняке зеленомошном (125 г/м<sup>2</sup>), при этом наиболее контрастно запасы биомассы нижних ярусов распределены по площади фитоценоза в сосновом редколесье, а наиболее выровнены — в сосняке зеленомошном. Рассматриваемые нами сообщества сосновых лесов находятся лишь на промежуточной стадии постпирогенного восстановления (давность последнего пожара составляет 90 лет), когда общее проективное покрытие и высота травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов еще не достигли стабилизации, регистрируемой при давности пожара свыше 100 лет [22].

В рассматриваемом фоновом сосновом сообществе (ППП 1) масса растительного опада в среднем составляет 1280 г/м<sup>2</sup>, причем в приствольной зоне и в подкroновом пространстве деревьев *P. sylvestris* его запас достоверно выше, чем на межкroновых участках (табл. 2), что вполне логично,

т.к. именно на приствольные и подкroновые участки попадает основная масса древесного опада (хвоя, кора, сухие ветки, шишки). Согласно данным Н.А. Артемкиной с соавторами [6], в ельниках кустарничково-зеленомошных вклад хвои *Picea abies* × *obovata* в общий запас опада еловых элементарных биогеоареалов (ЭБГА) варьирует в пределах 56–93%, в то время как в кустарничково-зеленомошном ЭБГА, формирующемся в межкroновых пространствах, опад на 100% представлен листьями кустарничков, травами и мхами. Сходный характер изменения запаса древесного опада в тессере отмечается и в фоновых сосновых лесах [16].

Толщина лесной подстилки на ППП 1 по типам микроместообитаний достоверно не различается и в среднем составляет 4.4 см, что близко к средней величине, наблюдаемой при полном восстановлении толщины подстилки в сосняках ли-

**Таблица 2.** Запас ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) массы опада и подстилки в разных микроместообитаниях исследуемых сосновых лесов  
**Table 2.** Stock ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) of plant waste and forest litter in different microhabitats of pine forests

Компонент Component	Микроместообитания Microhabitats			Критерий Краскела–Уоллиса (H) Kruskal–Wallis test	Уровень значимости (p) Significance level (p)
	приствольные at tree base	подкروновые under crowns	межкroновые on canopy gaps		
	ППП 1, PSP 1				
Масса опада Weight of plant waste	1653 ± 176	1446 ± 168	734 ± 65	20.6	<b>0.000</b>
Масса подстилки Weight of forest litter	3827 ± 640	4814 ± 472	3890 ± 316	3.90	0.14
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	5.0 ± 0.6	4.4 ± 0.3	3.9 ± 0.5	3.78	0.15
	ППП 2, PSP 2				
Масса опада Weight of plant waste	2660 ± 166	1915 ± 193	1040 ± 107	23.4	<b>0.000</b>
Масса подстилки Weight of forest litter	4700 ± 437	3750 ± 290	5190 ± 993	1.5	0.48
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	3.8 ± 0.5	2.7 ± 0.5	2.3 ± 0.4	6.9	<b>0.031</b>
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед. Index of man-made load, arb. unit	17.0 ± 1.3	16.0 ± 1.3	13.2 ± 1.6	3.4	0.19
	ППП 3, PSP 3				
Масса опада Weight of plant waste	1655 ± 164	1480 ± 76	1465 ± 159	1.89	0.39
Масса подстилки Weight of forest litter	5050 ± 654	4650 ± 413	4230 ± 441	0.69	0.71
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	5.4 ± 0.4	3.9 ± 0.3	3.1 ± 0.3	17.7	<b>0.000</b>
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед. Index of man-made load, arb. unit	9.6 ± 0.3	9.2 ± 0.4	7.2 ± 0.3	26.9	<b>0.000</b>

шайниково-зеленомошных [22]. Диапазон варьирования толщины подстилки очень широк: от 1.5 до 9.0 см. Величина запаса лесной подстилки в среднем составляет  $4180 \text{ г}/\text{м}^2$ , интервал варьирования этого показателя составляет от 2020 до  $10200 \text{ г}/\text{м}^2$ , т.е. различия достигают 5 крат. При столь значительном варьировании различия этого показателя по типам микроместообитаний, также как толщины подстилки, недостоверны, т.е. эти параметры не связаны с положением в тессере (табл. 2). Высокая степень пространственной изменчивости толщины и запаса подстилки внутри фитоценоза выявлена в работах В.М. Телесниной с соавторами [21] и О.В. Семенов с соавторами [9]: величина запасов подстилки в ельниках изменяется в 4 раза (от 1500 до  $6000 \text{ г}/\text{м}^2$ ), при этом толщина подстилки существенно умень-

шается в ряду ствол–крона–окно. Значительные запасы и доля мелких фракций в пределах профиля в гор. F и H, а также в верхних деструктивных горизонтах свидетельствует о низкой скорости биологического круговорота и депонировании органического вещества [21]. На различия в скорости разложения растительных остатков в фоновых хвойных лесах Кольского полуострова указывают данные Е.А. Ивановой с соавторами [18]. Авторами показано, что в течение двух лет опад вечнозеленых растений в еловых лесах разлагался значительно быстрее, чем в сосновых.

Таким образом, следует подчеркнуть высокую внутриценотическую вариабельность всех исследуемых показателей в фоновом сосняке лишайниково-зеленомошном, что в большинстве слу-

чаев не позволяет выявить связь запасов компонентов лесных экосистем с положением в тессере.

Как уже отмечалось выше, на территории буферной зоны обе исследованные пробные площади (ППП 2 и 3) находятся в противоположных направлениях от комбината “Североникель”. Согласно многолетним данным, в районе исследования преобладают ветры, дующие в юго-западном направлении от г. Мончегорска, что является причиной более сильной степени загрязнения почв тяжелыми металлами на ППП 2 по сравнению с ППП 3 и нашло отражение в величине индекса техногенной нагрузки, который в среднем составляет соответственно 15.4 и 8.7 отн. ед., то есть во втором случае его среднее значение почти в 2 раза меньше. Следует подчеркнуть, что принадлежность обеих исследуемых площадей к буферной зоне не вызывает сомнений. Мониторинг индекса техногенной нагрузки на территории буферной зоны за период 2005–2019 гг. показал, что на ППП 2 и 3 интервалы его варьирования по годам в значительной степени перекрываются, составляя соответственно 9.4–28.5 и 4.6–26.1 отн. ед. Ранее мы также отмечали высокую степень погодичного варьирования содержания кислоторастворимых форм тяжелых металлов в органогенном горизонте подзолов, как на территории буферной, так и импактной зоны [23]. При анализе многолетней динамики уровня загрязнения почв в окрестностях комбината “Североникель” выявлено 1.5–7-кратное варьирование содержания тяжелых металлов в органогенном горизонте почв [24, 25]. По мнению автора, наиболее важными факторами варьирования концентрации Ni, Cu и Co являются содержание органического вещества в отобранном образце, а также количество атмосферных осадков, выпавших за предшествующий отбору образца год. При этом отмечается, что состояние экосистем в локальной зоне варьирует в широком диапазоне и не всегда согласуется с концентрациями основных металлов-загрязнителей в почве [24].

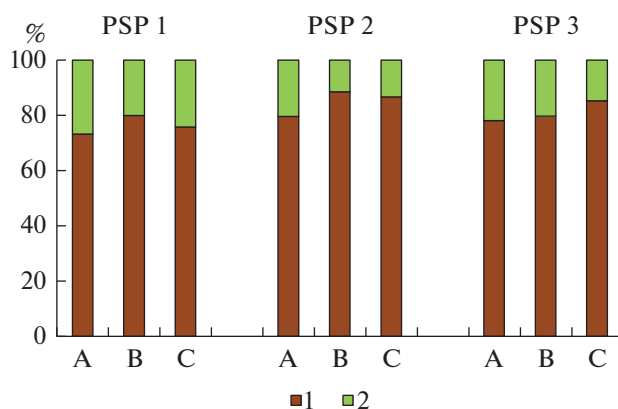
На ППП 3 величина индекса техногенной нагрузки достоверно меньше в межкрупных микроместообитаниях по отношению к приствольным и подкрупным (табл. 2). На ППП 2 различия в величине индекса техногенной нагрузки в приствольных и подкрупных зонах по сравнению с межкрупными также достоверны ( $z = 2.69$ ,  $p = 0.043$ ). Логично предположить, что кроны деревьев адсорбируют частицы полиметаллической пыли из загрязненного воздуха, а при опадании хвои, коры и сухих ветвей дополнительная часть тяжелых металлов переходит в подстилку из разлагающегося опада. В дефолирующих лесах коэффициент обогащения Ni и Cu растительных остатков вечнозеленых растений составлял в еловых лесах 2.85 и 7.27, в сосновых – 1.72 и 2.43 соответственно [18]. Ранее было показано, что в

пределах импактной зоны относительное содержание тяжелых металлов в разных фракциях фитомассы деревьев сосны находится в убывающем ряду: сухие ветви > неохвоенные живые ветви > > хвоя > корни > древесина [26].

Различия в уровне загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами обусловили различия в накоплении биомассы отдельными компонентами напочвенного покрова. При существенно большем среднем индексе техногенной нагрузки на ППП 2 зеленые мхи практически полностью выпали из состава мохово-лишайникового яруса, как наиболее чувствительные виды к аэротехногенному загрязнению (табл. 1). На ППП 3 величина запаса биомассы мхов в разных типах микроместообитаний в 1.5–3.8 раза меньше соответствующих значений на ППП 1, при этом в подкрупных зонах она достоверно меньше по отношению к приствольным и межкрупным зонам.

В буферной зоне на обеих исследуемых пробных площадях в разных типах микроместообитаний величины запаса биомассы лишайников достоверно не различаются, при этом они в 1.3–1.8 раз больше по отношению к этой величине в фоновом районе. Следует отметить, что, как в фоновом сосняке, так и в буферной зоне, запас биомассы мохово-лишайникового яруса достаточно равномерно распределен по площади фитоценоза и не связан с положением в тессере. Полученные результаты вполне согласуются с более ранними нашими данными [27], где на ППП 2 запас биомассы лишайников, равно как и запас биомассы мохово-лишайникового яруса, составлял в среднем 179 г/м<sup>2</sup>. При этом мы констатировали процесс восстановления лишайникового покрова, поскольку запас биомассы лишайников вырос в 7.5 раз по сравнению с его запасом в период высокой аэротехногенной нагрузки, когда он составлял лишь 24 г/м<sup>2</sup> [28]. Кроме того, в условиях полевого эксперимента по искусственному загрязнению полиметаллической пылью было установлено, что в сосняках лишайниковых и лишайниково-зеленомошных при индексе техногенной нагрузки  $\leq 10$  отн. ед. состояние мохово-лишайникового яруса оценивается как ненарушенное, и это значение индекса техногенной нагрузки является пороговым для снижения запаса биомассы мохово-лишайникового яруса [29].

На сравниваемых пробных площадях в буферной зоне запас надземной биомассы кустарничков различается более чем в 3 раза. На ППП 2 его средняя величина составляет лишь 29 г/м<sup>2</sup>, что очень близко к зарегистрированному значению на этой пробной площади в 2014 г., когда оно было равно 35 г/м<sup>2</sup> [27]. На ППП 3 запас надземной биомассы кустарничков составляет 94 г/м<sup>2</sup>, что практически равно запасу надземной биомассы



**Рис. 3.** Соотношение запасов биомассы подземных (1) и надземных (2) частей кустарничков в приствольном (А) и подкороновом (В) пространстве деревьев *Pinus sylvestris* и в межкороновых микроместообитаниях (С) исследованных сосновых сообществ.

По вертикали: относительный запас биомассы, %; по горизонтали: тип микроместообитания.

**Fig. 3.** Proportion of the stock of the above- (1) and underground (2) shrub biomass in microhabitats at tree base (A) and under crown (B) of *Pinus sylvestris* and on canopy gaps (C) of the studied Scots pine communities.

X-axis: biomass relative stock, %; y-axis: microhabitat type.

кустарничков в фоновом сосняке ( $88 \text{ г/м}^2$ ). На ППП 2 запас как надземной, так и подземной биомассы кустарничков распределен достаточно равномерно по площади фитоценоза, достоверные различия в этих показателях в разных типах микроместообитаний отсутствуют, при этом регистрируются наименьшие значения обоих параметров среди исследуемых сосновых лесов (табл. 1). На ППП 3 запас надземной биомассы кустарничков, равно как и травяно-кустарничкового яруса в целом, достоверно меньше в межкороновых микроместообитаниях по отношению к приствольному и подкороновому участкам. Значения запаса надземной биомассы и характер его изменения в зависимости от положения в тессере сходны с наблюдаемыми в фоновом фитоценозе. Запас подземной биомассы кустарничков на ППП 3 2-кратно превышает его величину на ППП 2, средние значения составляют соответственно  $390$  и  $188 \text{ г/м}^2$ , в то время как в фоновом сосняке эта величина равна  $288 \text{ г/м}^2$ .

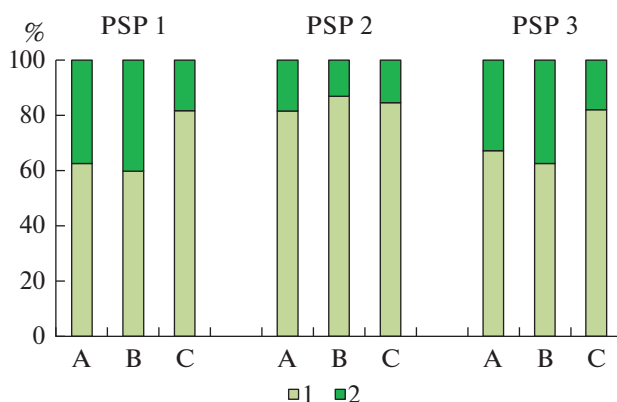
Анализ соотношения запасов биомассы надземных и подземных частей кустарничков в межкороновых пространствах, под кронами и в непосредственной близости от стволов *Pinus sylvestris* выявил сходный характер его изменения, как в фоновом сосняке, так и в буферной зоне. Во всех случаях запас надземной биомассы кустарничков существенно меньше, чем запас биомассы подземных частей (рис. 3). В фоновом сосняке (ППП 1) запас надземной биомассы в разных микроместообитаниях составляет 20–27% от их общего запаса, на территории буферной зоны — 11.5–22%. На всех пробных площадях более высокая доля надземных частей в общем запасе биомассы кустарничков регистрируется в приствольной зоне, а

более низкая — в межкороновых пространствах. В ходе анализа базы данных по надземной и подземной биомассе напочвенного покрова бореальных и гемибореальных лесов России установлено, что подземная биомасса видов разных эколого-ценотических групп различается между собой в большей степени, чем надземная, причем для бореальной группы кустарничков характерны более высокие значения подземной биомассы по сравнению с надземной [14].

Запас надземной биомассы и общий запас живого напочвенного покрова с учетом подземных частей в буферной зоне достоверно различается на ППП 2 и ППП 3 ( $z = 2.31-5.90$ ,  $p = 0.000-0.021$ ): на ППП 3 эти величины (соответственно  $320$  и  $710 \text{ г/м}^2$ ) почти в 2 раза больше, чем на ППП 2 ( $185$  и  $375 \text{ г/м}^2$ ) и сопоставимы со значениями, регистрируемыми в фоновом сосняке ( $290$  и  $580 \text{ г/м}^2$ ). В условиях экспериментального загрязнения почвы полиметаллической пылью при среднем значении индекса техногенной нагрузки 15 отн. ед. (таком же, как на ППП 2) общий запас надземной биомассы напочвенного покрова варьировал от  $250$  (в лишайниково-зеленомошном сосняке) до  $350 \text{ г/м}^2$  (в старовозрастном лишайниковом сосняке) и достоверно не различался в разных сообществах [29].

Запас надземной биомассы напочвенного покрова достоверно не различается в разных типах микроместообитаний как на ППП 2, так и на ППП 3. В фоновом сосняке в межкороновых зонах величина этого показателя примерно в 1.5 раза выше его среднего значения на приствольных и подкороновых участках (рис. 1). Характер изменения запаса живого напочвенного покрова с учетом подземных частей от приствольных к меж-





**Рис. 4.** Соотношение запасов биомассы мохово-лишайникового (1) и травяно-кустарничкового (2) ярусов в приствольном (A) и подкроновом (B) пространстве деревьев *Pinus sylvestris* и межкروновых микроместообитаниях (C) исследованных сосновых сообществ.

*По вертикали:* относительный запас биомассы, %; *по горизонтали:* тип микроместообитания.

**Fig. 4.** Proportion of the stock of lichen-moss (1) and grass-dwarf shrub (2) layers biomass in microhabitats at tree base (A) and under crown (B) of *Pinus sylvestris* and on canopy gaps (C) of the studied Scots pine communities.

*X-axis:* biomass relative stock, %; *y-axis:* microhabitat type.

кроновым участкам несколько различается в исследуемых сообществах (рис. 2). В фоновом сосняке за счет увеличения массы подземных частей кустарничков пространственные различия в общем запасе нивелируются. На территории буферной зоны прослеживаются противоположные тенденции изменения этого показателя в зависимости от положения в тессере. На ППП 2 запас биомассы с учетом подземных частей на приствольных и подкроновых участках достоверно меньше ( $z = 2.35, p = 0.023$ ), а на ППП 3, напротив, достоверно больше ( $z = 3.15, p = 0.011$ ) по отношению к его величине в межкроновых микроместообитаниях, что связано с разнонаправленными тенденциями изменения запасов подземных частей растений в тессере на сравниваемых пробных площадях.

Соотношение запасов надземной биомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в межкроновых пространствах, под кронами и в непосредственной близости от стволов *Pinus sylvestris* оказалось различным в фоновом сосняке и на наиболее загрязненной ППП 2 в буферной зоне (рис. 4). Основной вклад в общий запас надземной биомассы напочвенного покрова во всех исследуемых сосновых лесах вносит мохово-лишайниковый ярус, и аэротехногенное загрязнение не оказывает влияния на это соотношение, что согласуется с данными других исследователей [11]. Сходную закономерность преобладания вклада мохово-лишайникового яруса в общий запас надземной биомассы отмечали и другие исследователи при изучении мозаики напочвенного покрова в сосновых лесах [10, 11, 27, 28]. Напротив, в темнохвойных лесах северной и средней тайги вклад сосудистых расте-

ний в общий запас надземной биомассы может достигать 57–90%, что значительно больше, чем вклад мхов [3, 4, 6, 10, 11].

Доля травяно-кустарничкового яруса на ППП 1 и на ППП 3 является более высокой (33–40%) в приствольных и подкроновых микроместообитаниях, а на межкроновых участках его вклад одинаков на обеих ППП и не превышает 18.5%. Наиболее низкая доля биомассы растений травяно-кустарничкового яруса в общем запасе надземной биомассы (13–18%), которая остается постоянной в разных микроместообитаниях, наблюдается на ППП 2, что, возможно, обусловлено большей долей участия шиловидных и бокальчатых видов лишайников р. *Cladonia* в проективном покрытии мохово-лишайникового яруса. Аналогичная закономерность снижения доли участия травяно-кустарничкового яруса в общем запасе надземной биомассы от приствольных к межкроновым зонам выявлена в фоновых сосновых (от 38 до 20%) и еловых лесах (от 90 до 57%) [11].

Несмотря на почти 2-кратные различия в уровне загрязнения органогенного горизонта почв тяжелыми металлами в буферной зоне, масса опада достоверно не различается на ППП 2 и ППП 3, средние величины составляют соответственно 1870 и 1535 г/м<sup>2</sup>, что почти в 1.5 раза больше, чем в фоновом сосняке. Характерно, что в исследуемых сообществах в приствольных микроместообитаниях накапливается больше опада по сравнению с межкроновыми, за исключением ППП 3, где масса опада на связана с положением в тессере (табл. 2). Полученные результаты хорошо согласуются с данными других авторов, согласно которым в дефолирующих сосновых лесах суммарная масса опада в среднем в 1.2 раза

превышает ее значение в фоновых условиях, при этом в подкروновых пространствах по сравнению с межкroновыми регистрируется 3.5-кратное возрастание запаса опада [16]. Увеличение мортмассы опада в условиях аэротехногенного загрязнения обусловлено более медленным его разложением, при этом особенно ярко эта закономерность проявляется в техногенном редколесье [18]. Кроме того, аэротехногенное загрязнение тормозит процессы разложения крупных древесных остатков (КДО). Так, вблизи медеплавильного завода в елово-пихтовых лесах в 3–4 раза увеличивается доля фрагментов КДО на начальных этапах разложения, что свидетельствует о сильном торможении их деструкции [30].

Средние значения запасов подстилки (4180, 4545 и 4770 г/м<sup>2</sup>) на всех исследуемых пробных площадях достоверно не различаются, так же, как и в разных типах микроместообитаний. В то время толщина подстилки имеет достоверные различия в буферной зоне. Самая тонкая подстилка наблюдается на ППП 2 – ее толщина в среднем не превышает 3 см; на ППП 3 средняя толщина подстилки (4.1 см) достоверно не отличается от ее величины в фоновом сосняке (4.4 см), что может свидетельствовать о более благоприятных условиях увлажнения на ППП 3 по сравнению с ППП 2. Корреляционный анализ данных выявил значимые связи между толщиной и запасом лесной подстилки только для буферной зоны ( $r = 0.50–0.64$ ,  $p < 0.05$ ), в фоновом сосняке такая связь отсутствует. Кроме того, следует подчеркнуть, что на всех исследуемых пробных площадях отсутствуют закономерности в изменении запаса лесной подстилки в зависимости от положения в тессере (табл. 2). Возможно, достоверные различия в запасе лесной подстилки в разных типах микроместообитаний сложно выявить из-за высокой степени вариабельности данного показателя, что отмечается и другими исследователями, как в еловых, так и сосновых лесах [9, 21, 31].

Таким образом, аэротехногенное загрязнение оказывает как прямое негативное воздействие на компоненты напочвенного покрова и верхнего горизонта почв, так и опосредованное через изменение биогеоценотических условий. К прямому негативному воздействию можно отнести увеличение содержания тяжелых металлов в разных компонентах наземных экосистем, что отмечалось многими исследователями, при этом необходимо подчеркнуть, что уровень загрязнения почв непосредственно связан не только с расстоянием от источника атмосферных выбросов, но и с розой ветров. Преобладание в Мончегорском районе ветров, дующих в юго-западном направлении, привело к 2-кратному повышению индекса техногенной нагрузки на ППП 2 по отношению к его величине на ППП 3, расположенной в северо-восточном направлении от комбината

“Североникель”, хотя обе пробные площади находятся на территории буферной зоны.

Все исследуемые растительные сообщества относятся к группе типов лишайниково-зеленомошных сосновых лесов, для которых, начиная с 80–100 лет после пожара, характерно восстановление соотношения лишайников и мхов в напочвенном покрове [22]. При этом доля мхов в общем покрытии мохово-лишайникового яруса составляет в среднем от 40 до 60%. Однако воздействие аэротехногенного загрязнения диоксидом серы совместно с полиметаллической пылью привело к изменению видового состава и структуры яруса, вплоть до полного выпадения доминанта мохового покрова *Pleurozium schreberi* на ППП 2. В свою очередь, эти нарушения обусловили изменение гидротермического режима верхних горизонтов почв. Известно, что в сосняках лишайниково-зеленомошных плотный сомкнутый мохово-лишайниковый ярус и довольно значительный по толщине, обладающий высокой порозностью и влагоемкостью слой подстилки и опада, характеризуются более высокими водоудерживающими и теплоизолирующими свойствами по сравнению с лишайниковым покровом и более тонким слоем подстилки и опада в лишайниковых сообществах [31–33]. В результате нарушения сложения мохово-лишайникового яруса под воздействием аэротехногенного загрязнения на территории буферной зоны создаются более контрастные гидротермические условия. Сочетанное воздействие этих факторов привело к 1.5–2-кратным различиям в запасе биомассы этого яруса, а также общем запасе напочвенного покрова на ППП 2 и ППП 3 и способствовало замедлению скорости разложения растительных остатков и накоплению мортмассы опада, которая в 1.2–1.5 раза превышает соответствующую величину в фоновом сосняке.

Логично предположить, что распределение по площади фитоценоза толщины и запаса лесной подстилки должно быть связано с запасом растительного опада, однако, как оказалось, согласованное изменение перечисленных параметров регистрируется не всегда. Если толщина подстилки и масса опада в большинстве случаев закономерно снижаются от приствольных к межкroновым зонам, то масса подстилки никак не связана ни с положением в тессере, ни с уровнем загрязнения местообитания. Возможно, это обусловлено высокой степенью вариабельности параметров лесных подстилок, что отмечается в ряде работ [9, 21, 31].

Сравнительный анализ различий в накоплении органического вещества компонентами сообщества лишайниково-зеленомошных сосновых лесов в разных типах микроместообитаний позволяет сделать ряд заключений, касающихся изменения средообразующей роли древесного яруса в условиях аэротехногенного загрязнения. Если

**Таблица 3.** Соотношение запасов биомассы разных компонентов, толщины подстилки и индекса техногенной нагрузки в разных типах микроместообитаний исследуемых сосновых лесов**Table 3.** Ratio of the biomass stock of different components, thickness of forest litter and index of man-made load in different microhabitats of pine forests

Компонент Component	ППП 1 PSP 1	ППП 2 PSP 2	ППП 3 PSP 3
Лишайники Lichens	0.8 : 0.8 : 1	0.9 : 0.8 : 1	0.9 : 0.8 : 1
Мхи Mosses	0.4 : 0.2 : 1	—	0.9 : 0.3 : 1
Кустарнички: Dwarf-shrubs			
надземные части above-ground parts	1.6 : 1.3 : 1	1.1 : 0.7 : 1	2.1 : 2 : 1
подземные части underground parts	1.4 : 1.7 : 1	0.5 : 0.6 : 1	1.3 : 1.3 : 1
Напочвенный покров в целом Groundcover	0.6 : 0.4 : 1	0.9 : 0.8 : 1	0.9 : 0.7 : 1
Масса опада Weight of plant waste	2.3 : 2 : 1	2.6 : 1.8 : 1	1.1 : 1 : 1
Масса подстилки Weight of forest litter	1 : 1.2 : 1	0.9 : 0.7 : 1	1.2 : 1.1 : 1
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	1.3 : 1.1 : 1	1.7 : 1.2 : 1	1.7 : 1.3 : 1
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед. Index of man-made load, arb. unit	1 : 1 : 1	1.3 : 1.2 : 1	1.3 : 1.3 : 1

принять за 1 величины исследованных параметров на межкрупных участках, то оказывается, что запас биомассы лишайников достаточно равномерно распределен по площади фитоценоза как в фоновой, так и в буферной зоне (табл. 3). В то же время хорошо выраженная в фоновой зоне контрастность величин запаса биомассы мхов в подкрупном и межкрупном пространстве сглаживается в буферной зоне за счет исчезновения различий между приствольными и межкрупными участками. Различия в запасе надземной биомассы кустарничков в разных частях тессеры более четко выражены в фоновом сосняке и на ППП 3, где уровень загрязнения почвы еще не превышает порогового значения, по сравнению с ППП 2. Соотношение биомассы подземных частей растений в разных частях тессеры свидетельствует, что в пределах буферной зоны на ППП 2 подземные органы кустарничков слабее развиты на наиболее загрязненных подкрупных участках по сравнению с межкрупными, тогда как в фоновом сообществе наблюдается обратное соотношение. Величина общего запаса биомассы напочвенного покрова наиболее ясно отражает тенденцию сглаживания различий между разными типами микроместообитаний в буферной зоне по сравнению с фоновыми условиями (табл. 3), что

свидетельствует о снижении средообразующей роли древесного яруса в условиях умеренного загрязнения.

Контрастность в распределении запаса растительного опада и подстилки по типам микроместообитаний в сообществах буферной зоны по сравнению в фоновым сообществом существенно не изменяется. В то же время различия по толщине подстилки между приствольными и межкрупными участками заметно усиливаются в дефолирующих лесах по сравнению с фоновым сообществом (табл. 3).

В буферной зоне древесный ярус способствует неравномерному пространственному распределению загрязнителей по территории фитоценоза: в приствольных и подкрупных зонах уровень загрязнения органического горизонта почвы достоверно больше по сравнению с межкрупным пространством. Определенные трудности в оценке влияния древесного яруса на формирование микромозаики напочвенного покрова в северотаежных сосновых лесах в значительной мере обусловлены особенностями структуры крон сосны обыкновенной, их более низкой плотностью, ажурностью по сравнению с кронами ели. Тем не менее, полученные результаты показывают, что в

дефолирующих сосновых лесах средообразующая роль древесного яруса, формирующая пространственную неоднородность нижних ярусов сообществ, снижается. Это особенно четко проявляется в изменении соотношения величин общей биомассы напочвенного покрова по типам микроместообитаний.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова позволило оценить общие закономерности и отличительные черты внутриценотической неоднородности распределения запасов биомассы компонентов напочвенного покрова, мортмассы опада и лесной подстилки в фоновых условиях и при умеренном уровне аэротехногенного загрязнения в буферной зоне медно-никелевого комбината.

В фоновом сосняке лишайниково-зеленомошном выявлена высокая вариабельность запасов биомассы лишайников, мхов и кустарничков, растительного опада и лесной подстилки, что в определенной степени затрудняет оценку связи запасов компонентов лесных экосистем с положением в тессере.

Подтверждено предположение, что роза ветров является одним из факторов, определяющим уровень загрязнения органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов, что проявилось в почти 2-кратном различии индекса техногенной нагрузки в сообществах сосновых лесов на территории буферной зоны комбината «Североникель», расположенных в разных направлениях от источника выбросов. Указанные различия повлекли за собой неодинаковую реакцию напочвенного покрова на воздействие аэротехногенного загрязнения. При индексе техногенной нагрузки < 10 отн. ед. не нарушаются закономерности накопления органического вещества компонентами почвенно-растительного покрова в среднем в фитоценозе и

в разных частях тессеры. При увеличении индекса техногенной нагрузки в среднем до 15 отн. ед. изменяется по сравнению с фоновыми условиями видовой состав и структура мохово-лишайникового яруса, сокращаются запасы его биомассы, надземной биомассы кустарничков и общего запаса биомассы напочвенного покрова, а также уменьшается толщина лесной подстилки. Полог древостоя адсорбирует выпадающие из атмосферы частицы полиметаллической пыли, которые впоследствии накапливаются в растительном опаде, что приводит к повышенному уровню загрязнения органогенного горизонта подзолов тяжелыми металлами в приствольных и подкороновых зонах деревьев *Pinus sylvestris* по отношению к межкороновому пространству. В условиях аэротехногенного загрязнения, регистрируемого на территории буферной зоны, средообразующая роль древесного яруса заметно ослабляется. Запас биомассы мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов более равномерно распределен по площади фитоценоза по сравнению с его распределением в фоновом сосняке. В то же время в буферной зоне толщина лесной подстилки более контрастно различается в приствольных к межкороновым микроместообитаниям, однако ее запас не связан с положением в тессере. Для более полного выявления влияния древесного яруса на микрозооценоз напочвенного покрова необходимы дальнейшие исследования.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках выполнения государственного задания по плановой теме лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН. Авторы благодарят сотрудников Лапландского государственного биосферного заповедника за помощь в сборе полевого материала и выражают искреннюю благодарность анонимному рецензенту.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. 2011. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв. — Лесоведение. 6: 39–48. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097643&>
2. Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А. 2016. Влияние ели на кислотность и содержания элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Почвоведение. 11: 1355–1367. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16110071>
3. Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. 2011. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике. — Лесоведение. 6: 67–78. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097645>
4. Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В., Алейников А.А., Смирнов В.Э. 2013. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника. — Экология. 1: 3–10. <https://elibrary.ru/item.asp?doi=10.7868/S0367059713010083>
5. Лебедева В.Х., Инатов В.С., Тиходева М.Ю. 2015. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах. — Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2: 32–46. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>

6. *Артемкина Н.А., Орлова М.А., Лукина Н.В.* 2018. Микромозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов подстилки северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Лесоведение. 2: 97–106. <https://doi.org/10.7868/S002411481802002X>
7. *Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г., Тебенькова Д.Н.* 2018. Оценка состава почвенных вод северотаежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона. — Почвоведение. 3:284–296. <https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
8. *Данилова М.А., Лукина Н.В., Кузнецова А.И., Смирнов В.Э.* 2019. Влияние древесных растений на плодородие почв таежных лесов. — В сб.: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всеросс. научн. конф. с международ. участием. Апатиты. С. 18–19. [http://inerp.ksc.ru/documents/11\\_ecol\\_prob\\_19.pdf](http://inerp.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf)
9. *Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д.* 2020. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. — Почвоведение. 1: 31–43. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
10. *Никонов В.В., Лукина Н.В.* 1994. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты. 315 с.
11. *Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г.* 2002. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова. — Ботан. журн. 87(8):107–119.
12. *Иванова Е.А., Артемкина Н.А., Лукина Н.В.* 2019. Разложение опада в сосновых лесах на северном пределе распространения на Кольском полуострове. — В сб.: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всеросс. научн. конф. с международ. участием. Апатиты. С. 30–32. [http://inerp.ksc.ru/documents/11\\_ecol\\_prob\\_19.pdf](http://inerp.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf)
13. *Лянгузова И.В., Примак П.А.* 2019. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова. — Растительные ресурсы. 4: 473–489. <https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
14. *Ханина Л.Г., Грозовская И.С., Смирнов В.Э., Романов М.С., Бобровский М.В.* 2013. Анализ базы данных по биомассе лесного напочвенного покрова для моделирования его динамики в круговоротных моделях лесных экосистем. — Хвойные бореальной зоны. XXXI (1–2): 22–29. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20285336>
15. *Динамика лесных сообществ Северо-Запада России.* 2009. СПб. 276 с.
16. *Иванова Е.А., Лукина Н.В.* 2017. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении. — Лесоведение. 5: 47–58. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1049>
17. *Одинцов П.Е., Караванова Е.И., Степанова А.А.* 2018. Трансформация водорастворимых органических веществ подстилок подзолов фоновых и техногенных территорий Кольского полуострова. — Почвоведение. 8: 1022–1032. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18080099>
18. *Иванова Е.А., Лукина Н.В., Данилова М.А., Артемкина Н.А., Смирнов В.Э., Ершов В.В., Исаева Л.Г.* 2019. Влияние аэротехногенного загрязнения на скорость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения. — Лесоведение. 6: 533–546. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1214>
19. *Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.* 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с. [https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o\\_28031#7](https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_28031#7)
20. *Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014, исправленная и дополненная версия 2015.* Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Доклады о мировых почвенных ресурсах №106. ФАО, Рим. 203 с. <http://www.fao.org/3/i3794ru/I3794RU.pdf>
21. *Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г.* 2017. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмоскovie (на примере УОПЭЦ “Чашниково”). — Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 4: 11–20. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30267046>
22. *Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю.* 2009. Основные этапы восстановительной динамики северотаежных лесов. — В кн.: Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. С. 228–236.
23. *Лянгузова И.В.* 2017. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки. — Экология. 4: 250–260. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040114>
24. *Кашулина Г.М.* 2017. Экстремальное загрязнение почв выбросами медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове. — Почвоведение. 7: 860–873. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17070036>

25. Кашулина Г.М. 2018. Мониторинг загрязнения почв тяжелыми металлами в окрестностях медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове. — Почвоведение. 4: 493–505. <https://doi.org/10.7868/S0032180X1804010X>
26. Лянгузова И.В. 2016. Тяжелые металлы в северотаежных экосистемах России. Saarbrücken (Германия). 260 с.
27. Лянгузова И.В., Ярмишко В.Т., Евдокимов А.С., Беляева А.И. 2018. Состояние сосновых лесов Кольского полуострова на фоне снижения объемов атмосферных выбросов предприятием цветной металлургии. — Растительные ресурсы. 54(4): 516–531. <https://doi.org/10.1134/S0033994618040039>
28. Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. 2002. Влияние пожаров и атмосферного загрязнения на структуру и продуктивность напочвенного покрова и травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов на европейском севере России. — Растительные ресурсы. 38(2): 40–54. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29012198>
29. Бондаренко М.С., Лянгузова И.В., Горшков В.В., Баккал И.Ю. 2018. Изменение фитомассы нижних ярусов северотаежных сосновых лесов при экспериментальном загрязнении почв тяжелыми металлами. — Растительные ресурсы. 54(1): 59–74. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32328491>
30. Бергман И.Е., Воробейчик Е.Л. 2017. Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах. — Лесоведение. 1: 24–38.
31. Демаков Ю.П., Исаев А.В., Шарафутдинов Р.Н. 2017. Роль лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и вариabельность ее параметров. — В сб.: Научные Труды Государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. Вып. 8. С. 15–43. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30729474>
32. Семко А.П. 1982. Гидротермический режим почв лесной зоны Кольского полуострова. Апатиты. 142 с.
33. Ипатов В.С., Трофимец В.И. 1988. Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках — Экология. 1:19–23.

## Spatial Distribution of the Ground Cover and Forest Litter Stocks in Background and Defoliating Pine Forests of the Kola Peninsula

I. V. Lyanguzova<sup>a, \*</sup>, P. A. Primak<sup>b</sup>, E. N. Volkova<sup>a</sup>, F. S. Salikhova<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Komarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia

<sup>b</sup>Saint-Petersburg State Forest Technical University, Saint Petersburg, Russia

\*e-mail: Ilyanguzova@binran.ru

**Abstract**—The results of the study of intra-cenotic heterogeneity of soil and vegetation cover in middle-aged pine forests of lichen-green moss type in the background area of the Kola Peninsula and within the buffer zone of the ‘Severonikel’ smelter (Monchegorsk) are presented. The features of the biomass accumulation by various groundcover components (lichens, mosses, dwarf shrubs), as well as stock of plant waste and forest litter in dependence on the position in the tesserae, were identified. In this study tessera is understood as an aggregate of *Pinus sylvestris* L. tree base, under-crown and canopy gap areas with different local environmental conditions. Comparison of the forest ecosystem components stock weight in various micro-habitats revealed significant intra-ecosystem variation of this parameter, both under background conditions and in areas affected by air pollution. In response to the adsorption of polymetallic dust from the air by tree canopies, an increased level of soil contamination by heavy metals is registered at *Pinus sylvestris* tree base and under-crown areas. Almost 2-fold difference in the level of contamination of the Al-Fe-humus podzol organic horizons in the pine forest communities of buffer zone are caused by the prevailing wind patterns. These differences are the reason for the uneven response of ground cover to the human-induced air pollution. When man-made load index is < 10 arb. units, the trends in accumulation of organic matter by the soil and vegetation cover are not violated both in the phytocenosis on the whole and in dependence on the position in tessera. When the man-made load index increases to an average of 15 arb. units, the species composition and structure of the moss-lichen layer changes, its biomass stock, the aboveground biomass of dwarf shrubs and the total ground cover biomass decrease, as well as the thickness of the forest litter.

**Keywords:** biomass stock, ground cover, plant waste, forest litter, northern taiga, pine forests, aerotechnogenic pollution, heavy metals, Kola peninsula

### ACKNOWLEDGMENTS

The research was carried within the framework of the state assignment to the Laboratory of Ecology of Plant Communities of the BIN RAS. The authors are thankful to the staff of the Lapland State Biosphere Reserve for assistance in collecting field samples and express their sincere gratitude to the anonymous reviewer.

## REFERENCES

1. Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O., Smirnov V.E., Kravchenko T.V. 2011. Forest ecosystem mosaics and soil fertility. – Russian J. Forest Science. 6: 39–48. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097643&> (In Russian)
2. Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Artemkina N.A. 2016. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of northern taiga dwarf shrub–green moss spruce forests. – Eurasian Soil Science. 3: 327–339. (In Russian) <https://doi.org/10.1134/S1064229316110077>
3. Smirnova O.V., Aleinikov A.A., Semikolennykh A.A., Bovkunov A.D., Zaprudina M.V., Smirnov N.S. 2011. Spatial heterogeneity of the soil–plant cover in dark coniferous forests of the Pechoro-Ilychskii reserve. – Russian J. Forest Science. 6: 67–78. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097645> (In Russian)
4. Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleynikov A.A., Smirnov V.E. 2013. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora–Ilych state nature reserve. – Russ. J. Ecol. 44(1): 1–8. <https://doi.org/10.1134/S1067413613010086>
5. Lebedeva V.Kh., Ipatov V.S., Tikhodeeva M.Yu. 2015. Heterogeneity of the spatial structure of the living ground cover in forest communities. – Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology. 2: 32–46. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750> (In Russian)
6. Artemkina N.A., Orlova M.A., Lukina N.V. 2018. Microscale structure of vegetation and variability of the chemical composition of L layer of the litter in dwarf shrub–green moss spruce forests of the Northern taiga. – Contemp. Probl. Ecol. 11: 754–761. <https://doi.org/10.1134/S1995425518070028>
7. Lukina N.V., Ershov V.V., Gorbacheva T.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Teben'kova D.N. 2018. Assessment of soil water composition in the Northern taiga coniferous forests of background territories in the industrially developed region. – Eurasian Soil Sc. 51(3):277–289. <https://doi.org/10.1134/S1064229318030079>
8. Danilova M.A., Lukina N.V., Kuznetsova A.I., Smirnov V.E. 2019. The effect of woody plants on soil fertility in taiga forests. – In: Ecological problems of the Northern regions and ways of their solution: Abstr. of the VII Russian scientific conference with international participation. Apatity. P. 18–19. (In Russian) [http://inep.ksc.ru/documents/11\\_ecol\\_prob\\_19.pdf](http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf)
9. Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Ya. D. 2020. Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litter and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands. – Eurasian Soil Sc. 53(1): 27–38. <https://doi.org/10.1134/S1064229320010135>
10. Nikonov V.V., Lukina N.V. 1994. Biogeokhimicheskiye funktsii lesov na severnom predele rasprostraneniya [Biogeochemical functions of forests at the Northern limit of their distribution]. Apatity. 315 p. (In Russian)
11. Nikonov V.V., Lukina N.V., Smirnova E.V., Isaeva L.G. 2002. The influence of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* on primary productivity of lower layers of coniferous forests in Kola Peninsula. – Botanicheskii Zhurnal. 87(8): 107–119. <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&v=t&start=200> (In Russian)
12. Ivanova E.A., Artemkina N.A., Lukina N.V. 2019. Litter decomposition in the pine forests at the Northern tree line on the Kola Peninsula. – In: Ecological problems of Northern regions and ways of their solution: Abstr. of the VII Russian scientific conference with international participation. Apatity. P. 30–32. (In Russian) [http://inep.ksc.ru/documents/11\\_ecol\\_prob\\_19.pdf](http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf)
13. Lyanguzova I.V., Primak P.A. 2019. Distribution of ground vegetation and forest litter stock in middle-aged pine forests of the Kola Peninsula. – Plant resources. 4: 473–489. <https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
14. Khanina L.G., Grozovskaya I.S., Smirnov V.E., Romanov M.S., Bobrovskiy M.V. 2013. [Analysis of databases on forest ground cover biomass for modelling its dynamics in forest ecosystems circulation models]. – Khvoynye boreal'noi zony. XXXI (1–2): 22–29. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20285336> (In Russian)
15. Dynamics of forest communities in Northwest Russia. 2009. SPb. 276 p. (In Russian)
16. Ivanova E.A., Lukina N.V. 2017. Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub–lichen pine forests under aerial technogenic pollution. – Russian J. Forest Science. 5: 47–58. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1049> (In Russian)
17. Odintsov P.E., Karavanova E.I., Stepanov A.A. 2018. Transformation of water-soluble organic substances in litters of podzols in the background and technogenic areas of the Kola Peninsula. – Eurasian Soil Sc. 51(8): 955–964. <https://doi.org/10.1134/S1064229318080094>
18. Ivanova E.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Artemkina N.A., Smirnov V.E., Ershov V.V., Isaeva L.G. 2019. The effect of air pollution on the rate of decomposition of plant litter at the Northern limit of pine forests. – Russian J. Forest Science. 6: 533–546. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1214>
19. Shishov L.L., Tonkonogova V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. 2004. [Classification and diagnostics of Russian soils]. Smolensk. 342 p. [https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o\\_28031#7](https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_28031#7) (In Russian)
20. World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Update 2015. World soil resources reports 106. FAO, Rome. 192 p. <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>

21. *Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G.* 2017. Features of forest litters in conjunction with ground cover in the forest ecosystems of Moscow oblast (based on the example of the Chashnikovo Educational-Experimental Soil-Ecological Center). – Moscow Univ. Soil Sci. Bull. 72(4): 151–160. <https://doi.org/10.3103/S0147687417040068>
22. *Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Bakkal I.Yu.* 2009. [The main stages of the restoration dynamics of the North taiga forests]. – In: [Dynamics of forest communities in North-West Russia]. St. Petersburg. P. 228–236. (In Russian)
23. *Lyanguzova I.V.* 2017. Dynamic Trends of Heavy Metal Contents in Plants and Soil under Different Industrial Air Pollution Regimes. – Russ. J. Ecol. 48(4): 311–320. <https://doi.org/10.1134/S1067413617040117>
24. *Kashulina G.M.* 2017. Extreme pollution of soils by emissions of the copper–nickel industrial complex in the Kola Peninsula. – Eurasian Soil Sc. 50(7): 837–849. <https://doi.org/10.1134/S1064229317070031>
25. *Kashulina G.M.* 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper–nickel smelter on the Kola Peninsula. – Eurasian Soil Sc. 51(4): 467–478. <https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
26. *Lyanguzova I.V.* 2016. [Heavy metals in Northern taiga ecosystems in Russia]. Saabrucken. 260 p. (In Russian)
27. *Lyanguzova I.V., Yarmishko V.T., Evdokimov A.S., Belyaeva A.I.* 2018. State of the Kola Peninsula pine forest ecosystems following reduced atmospheric emissions from the nonferrous smelter. – Rastitelnye resursy. 54(4): 516–531. <https://doi.org/10.1134/S0033994618040039>
28. *Yarmishko V.T., Yarmishko M.A.* 2002. Influence of fires and atmospheric pollution on the structure and productivity of ground cover and grass-shrub layer of pine forests in the European North of Russia. – Rastitelnye resursy. 38(2): 40–54. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29012198> (In Russian)
29. *Bondarenko M.S., Lyanguzova I.V., Gorshkov V.V., Bakkal I.Yu.* 2018. Changes in the phytomass of the lower layers of Northern taiga pine forests under experimental pollution of soil by heavy metals. – Rastitelnye resursy. 54(1): 59–74. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32328491> (In Russian)
30. *Bergman I.E., Vorobeichik E.L.* 2017. The effect of a copper emissions on the stock and decomposition of coarse woody debris in the spruce and fir woodland. – Contemp. Probl. Ecol. 10(7): 790–803. <https://doi.org/10.1134/S1995425517070022>
31. *Demakov Yu.P., Isaev A.V., Sharafutdinov R.N.* 2017. Forest cover role in pine forests of Mari Trans-Volga region and variability of soil cover parameters. – Nauchnyye Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Bolshaya Koshaga”. 8: 15–43. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30729474> (In Russian)
32. *Semko A.P.* 1982. Gidrotermicheskiy rezhim pochv Kolskogo poluostrova [Hydrothermal regime of soils in the forest zone of the Kola Peninsula]. Apatity. 142 p. (In Russian)
33. *Ipatov V.S., Trofimets V.I.* 1988. Influence of lichen and moss cover on water regime of upper rhizosphere in dry pine forest soil. – Soviet Journal of Ecology. 19(1): 16–20.