

УДК 504.5:581.52:630*424.5

МОЗАИЧНОСТЬ ЗАПАСОВ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СОСНОВЫХ ЛЕСОВ В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2022 г. И. В. Лянгузова^а, *, А. И. Беляева^а

^аБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 12.04.2021 г.

После доработки 21.10.2021 г.

Принята к публикации 25.10.2021 г.

Рассмотрено влияние взрослых деревьев сосны и березы на мозаичность почвенно-растительного покрова северотаежных сосновых лесов, подверженных многолетнему воздействию атмосферных выбросов медно-никелевого комбината (г. Мончегорск, Мурманская обл.). В фоновом районе запас биомассы живого напочвенного покрова возрастает, а мортмассы, сосредоточенной в растительном опаде и лесной подстилке, убывает от приствольных к межкрупным пространствам; под воздействием аэротехногенного загрязнения различия в трендах как сосновой, так и березовой тессеры нивелируются. Эдификаторные роли деревьев сосны и березы примерно одинаковы. Высокий уровень токсичности лесной подстилки препятствует началу восстановления напочвенного покрова на территории импактной зоны.

Ключевые слова: сосновые леса, напочвенный покров, тессера, запас надземной биомассы, мортмасса, лесная подстилка, микромасштабное пространственное распределение, тяжелые металлы, аэротехногенное загрязнение, Мурманская область

DOI: 10.31857/S0367059722020068

В лесных биогеоценозах деревья — эдификаторы фитоценоза [1] и могут рассматриваться в качестве экосистемных инженеров [2], существенно изменяющих физико-химическую среду и тем самым формирующих пространственную структуру лесных сообществ. Хорошо известно, что кроны деревьев перераспределяют атмосферные осадки и трансформируют их химический состав, влияют на световой, тепловой и ветровой режимы местообитаний, мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый ярусы, возобновление древостоя [1, 3–11]. Микромозаика растительности в биогеоценозах определяет пространственную гетерогенность лесных почв, что наиболее четко отражается на морфологических, физико-химических и биологических свойствах их органогенных горизонтов, формирующихся из растительного опада [1, 12–20]. В наших исследованиях вслед за Л.О. Карпачевским [1] мы придерживаемся термина “тессера”, под которой понимается совокупность приствольного, подкрупного и межкрупного пространств, различающихся локальными экологическими условиями.

В большинстве случаев средообразующая роль деревьев исследована на фоновых территориях, не испытывающих воздействия локальных источ-

ников загрязнения. Изучение микромозаики напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в пределах лесных биогеоценозов преимущественно проводилось в северотаежных еловых лесах или темнохвойных лесах средней тайги, где внутриценотическая мозаичность выражена наиболее контрастно [3, 5, 18–23]. В подзоне елово-широколиственных лесов выявлены четкие закономерности изменения в видовом составе живого напочвенного покрова ельников в зависимости от положения в тессере [24]. Значительно меньше работ посвящено изучению пространственной гетерогенности напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в светлохвойных (сосновых, лиственничных) лесах, что, по-видимому, связано с их более равномерной освещенностью [4, 6, 23, 25–28].

Одно из первых исследований фитогенного поля сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях аэротехногенного загрязнения было выполнено В.А. Демьяновым [29] на Кольском полуострове. В последние годы это направление получило дальнейшее развитие. Внутриценотическая неоднородность почвенно-растительного покрова изучена в зонах воздействия предприятий цветной металлургии в Финляндии [30], Чили [31], Англии [32], Испа-

нии [33], а в России — на Кольском полуострове [27, 34–38] и Среднем Урале [15–17, 39, 40].

Цель настоящей работы — оценка внутриценотической изменчивости накопления органического вещества почвенно-растительным покровом средневозрастных сосновых лесов Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения. Проверяли несколько гипотез.

Первая гипотеза — несмотря на значительное снижение объемов атмосферных выбросов загрязняющих веществ в настоящее время, аэротехногенное загрязнение продолжает оказывать негативное воздействие на напочвенный покров в лесных экосистемах северной тайги и влияет на перераспределение запасов органического вещества в тессере. Снижение продуктивности лесных экосистем под воздействием аэротехногенного загрязнения документально подтверждено многочисленными исследованиями. Произошедшее в начале XXI в. существенное сокращение объемов атмосферных выбросов предприятиями цветной металлургии привело лишь к некоторым положительным сдвигам в состоянии лесных экосистем: снижение содержания тяжелых металлов в ассимиляционных органах растений [41–44]; развитие поросли мелколиственных древесных растений в буферной зоне [44]; увеличение продолжительности жизни хвои сосны и улучшение жизненного состояния соснового древостоя [45]; возрастание видового богатства у мирмекохоров (в области низких нагрузок) и типичных анемохоров (на всем градиенте загрязнения) [46]; увеличение обилия педобионтов на загрязненных участках [47]; стремительный рост числа видов лишайников с высоким колонизирующим потенциалом на сильно загрязненной территории [48].

Вторая гипотеза — эдификаторная роль древесного яруса ослабевает под воздействием аэротехногенного загрязнения. Для фоновых территорий характерна регулярная горизонтальная структура полей концентрации, обусловленная влиянием отдельных деревьев и состоящая из концентрических зон с убывающим содержанием элементов [15, 17, 20, 23]. Такая регулярная структура была неоднократно описана для распределения многих почвенных параметров, включая содержание макроэлементов и тяжелых металлов [18, 19, 23, 31, 49, 50]. Большинство авторов объясняют убывание содержания элементов от ствола дерева к окну тем, что под кронами выше поступление элементов за счет перехвата кронами осадков и аэрозолей, увеличивающего их сток под кронами [7, 9–11, 51], обогащения стока элементами, которые вымываются из листьев и коры [10, 11, 19, 20], а также преимущественной локализацией растительного опада под кронами в хвойных лесах [1, 13, 27, 28, 37]. Хорошо известно, что под воздействием аэротехногенного загрязнения происходят ухуд-

шение жизненного состояния древесных растений, изреживание их крон и дефолиация, при этом фильтрующие способности древесного полога ослабевают, что может служить причиной снижения эдификаторной роли древесного полога в лесных фитоценозах.

Третья гипотеза — видовая принадлежность дерева оказывает влияние на пространственное распределение органического вещества внутри биогеоценоза. Исследование фитогенных полей разных видов древесных растений показало, что наиболее контрастные экологические условия создаются под кронами елей [3, 5, 10, 18–23], в светлых хвойных лесах формируются более равномерные условия освещенности, что снижает эдификаторную роль сосны или лиственницы в фитоценозе [4, 6, 25, 26, 28]. Совместное произрастание вечнозеленых (сосна, ель, пихта) и листопадных (береза) деревьев приводит к увеличению неоднородности биогеоценологических условий и оказывает наибольшее влияние на гетерогенность напочвенного покрова [6]. При загрязнении усиливаются различия между хвойными и лиственными биотопами и нивелируются — между подкроновыми участками и окнами в древостое [16]. Показано, что влияние деревьев на пространственное распределение тяжелых металлов в подстилке элементноспецифично и различается в хвойных и лиственных биотопах [15]; скорость деградации целлюлозы больше в ельниках-пихтарниках по сравнению с березняками и в подкроновых участках по сравнению с окнами в древостое [16].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в средневозрастных сосновых лесах, расположенных в фоновом районе Кольского полуострова в среднем течении р. Ливы, и на территории буферной и импактной зон комбината “Североникель” (г. Мончегорск, Мурманская обл.). Краткая таксационная характеристика древостоев приведена в табл. 1. Эдификаторами древесного яруса являются *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. В травяно-кустарничковом ярусе фоновых сосновых лесов доминируют 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 загрязненной территории в травяно-кустарничковом ярусе доминируют те же виды кустарничков, а в мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники рода *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подетциями. Согласно современной классификации почв России [52, 53], исследуемые почвы относятся к Al-Fe-гумусовым

Таблица 1. Краткая таксационная характеристика древостоев на пробных площадях и их географическое расположение

Номер ППП	Координаты, расстояние и направление от комбината	Вид	Возраст, лет	Диаметр на высоте 1.3 м, см	Высота, м	Плотность, экз./га	Сумма площадей сечений, м²/га	
1	N 67°49' E 31°20' 80 км, ЮЗ	Фоновый район						
		С	70	11.9	11.5	1160	13	
		Б	н.д.	7.9	7.7	480	2.3	
2	N 68°06'82" E 033°19'45" 27 км СВ	Буферная зона						
		С	80	9.1	9.7	2960	19	
		Б	н.д.	2.8	н.д.	290	0.2	
3	N 67°38'17" E 032°42'23" 35 км, ЮЮЗ	С	80	7.9	8.1	2880	14	
		Б	н.д.	3.6	н.д.	460	0.5	
		Импактная зона						
4	N 68°00'38" E 32°55'54" 10 км СВ	С	80	6.6	9.2	4300	15	
		Б	н.д.	3.9	н.д.	700	0.9	
5	N 67°44'22" E 032°46'45" 15 км ЮЮЗ	С	80	5.1	7.2	6300	13	
		Б	н.д.	6	н.д.	110	0.3	

Примечание. С — *Pinus sylvestris*; Б — *Betula pubescens*; н.д. — нет данных.

подзолам или к Albic Rustic Podzols, согласно классификации WRB [54].

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 диоксида серы. Согласно опубликованным данным, в период 1981–1990 гг. ежегодный объем атмосферных выбросов SO₂ ОАО “Североникель” превышал в среднем 220 тыс. т, твердых веществ — 16 тыс. т, затем происходило постепенное снижение объемов выбросов, и к концу XX в. они составляли соответственно 45.8 и 6.0 тыс. т в год. В настоящее время ежегодный объем выбросов SO₂ и твердых веществ на комбинате “Североникель” составляет соответственно 35–37 и 2.9–3.4 тыс. т в год.

Исследование проводили в 2019 г. на сети мониторинговых пробных площадей (ПП) размером 20 × 20 м, заложенных в 1980-х годах в лишайниково-зеленомошных сосновых лесах, в фоновом районе (ПП1) на расстоянии 80 км от комбината “Североникель” и на территории буферной (ПП2 и ПП3) и импактной (ПП4 и ПП5) зон. При закладке сети мониторинговых пробных площадей подбирали участки, наиболее сопоставимые по типу леса, типу почв, положению в рельефе, давности пожара для выявления воздействия аэротехногенного загрязнения и исключе-

ния по возможности влияния других факторов [55, 56]. ПП2 и ПП4 удалены от комбината соответственно на расстояние 40 и 8 км в северо-восточном, а ПП3 и ПП5 — на 30 и 15 км в юго-западном направлении. В фоновом районе исследования запасов почвенно-растительного покрова проведены на 4 пробных площадях, выявлены общие закономерности изменения запасов органического вещества в разных типах микросайтов [28], поэтому в настоящей работе для ПП1 представлены объединенные данные. В связи с практически полным отсутствием деревьев березы на ПП2 исследования проводили только в сосновой тессере.

На каждой ПП были заложены учетные площадки, которые располагали в зависимости от положения в тессере, под которой понимается совокупность приствольного, подкронового и межкронового пространств деревьев *Pinus sylvestris* или *Betula pubescens*, различающихся локальными экологическими условиями. Были выделены следующие типы микросайтов: А — в приствольной зоне в 20 см от стволов деревьев сосны или березы с 4 сторон света; Б — в подкроновых пространствах деревьев сосны или березы; В — на межкроновых участках в “окнах” полога древостоя. Схема закладки учетных площадок представлена на рис. 1. Всего заложено 472 учетные площадки (табл. 2).

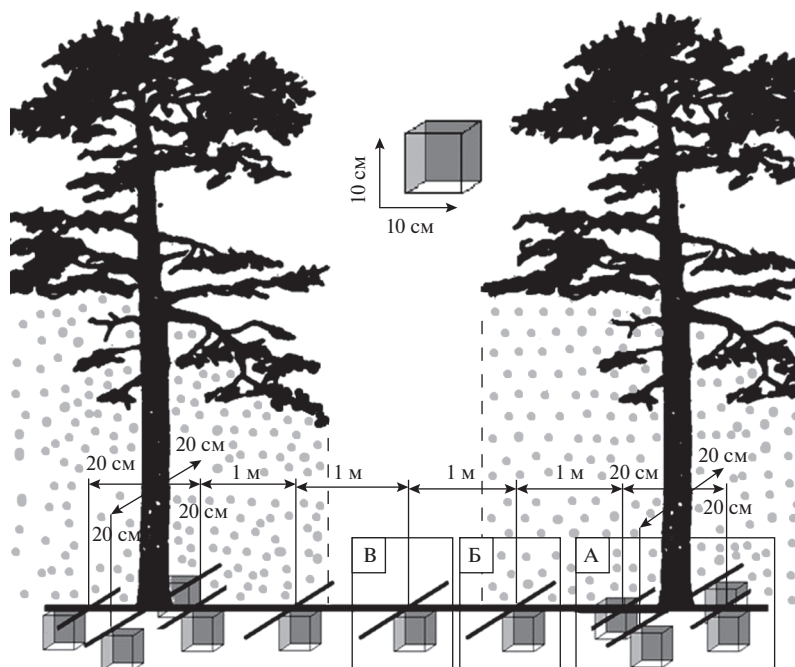


Рис. 1. Схема расположения учетных площадок в разных типах микросайтов: А — приствольные, Б — подкروновые, В — межкروновые.

В каждой точке отбора был вырезан монолит размером 10×10 см до минерального подзолистого горизонта и измерена толщина лесной подстилки с 4 сторон вынутого монолита, рассчитывали среднее значение толщины подстилки для каждой учетной площадки. Монолит был разобран на живую биомассу и мортмассу. Все живые части сосудистых растений, мхов и лишайников отнесены к фракции живой надземной биомассы. Мортмасса — это лесная подстилка, сформиро-

ванная, согласно современным представлениям [1, 12, 57], 3 слоями или подгоризонтами. Она была разделена на слой AOL, образованный свежим растительным опадом, все фракции (мелкие ветви, кора, хвоя, листья, шишки) которого еще сохраняют свою морфологическую структуру, поэтому именно этот слой мы будем в дальнейшем называть растительным опадом, и слой AOF + AOH — органогенный горизонт (O) или лесная подстилка, из которого были извлечены все подземные части растений. Все образцы живой биомассы и мортмассы были высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены. Учетная единица — образец. Запас живой и мортмассы представлен в $г/м^2$.

Для оценки уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами рассчитывали индекс техногенной нагрузки (ИТН), который представляет собой превышение суммарного содержания кислоторастворимых форм преобладающих металлов (Ni, Cu и Co) в лесной подстилке над их фоновым содержанием [45].

В качестве единицы статистического анализа выступает учетная площадка. Поскольку статистические распределения большинства параметров отличаются от нормального распределения, для оценки значимости различий между ПП и положениями в тессере использовали непараметрические критерии Краскела-Уоллиса (H) и Манна-Уитни (z); при уровне значимости $p < 0.05$ различия считали достоверными. Для выявления зави-

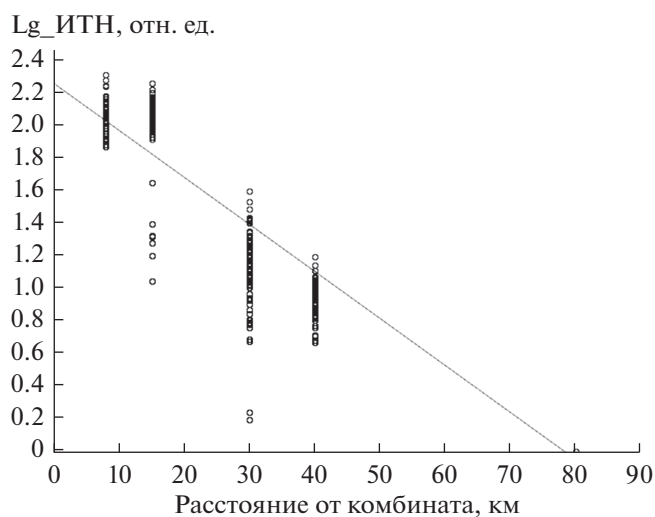


Рис. 2. Зависимость индекса техногенной нагрузки (отн. ед.) от расстояния от источника загрязнения.

симости параметров почвенно-растительного покрова от ИТН использовали линейный регрессионный анализ. На рис. 3–6 представлены медианы, межквартильный размах и диапазон варьирования, в табл. 4 – медианы и межквартильный размах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение уровня загрязнения почвы, запасов био- и мортмассы по градиенту аэротехногенного загрязнения. В фоновых сосновых лесах Кольского полуострова среднее значение суммарной концентрации кислоторастворимых форм Ni, Cu и Co в лесной подстилке (слои АОФ + АОН) Al-Fe-гумусовых подзолов составляет 20.0 ± 0.5 мг/кг. Так как не выявлено значимых различий в их содержании в разных типах микросайтов, при расчете ИТН суммарное содержание этих металлов было принято за 1. По мере приближения к комбинату “Североникель” возрастает уровень загрязнения почв тяжелыми металлами, что выражается в увеличении значений ИТН (рис. 2). С помощью аппроксимации в полулогарифмической шкале установлена линейная зависимость ИТН от расстояния до источника загрязнения:

$$y = 2.26 - 0.03x, \quad r = -0.97, \quad p < 0.01, \quad r^2 = 0.93,$$

где y – десятичный логарифм ИТН, отн. ед.; x – расстояние до источника загрязнения, км; r – коэффициент корреляции; p – уровень значимости; r^2 – коэффициент детерминации.

На территории буферной зоны медианы и интервалы варьирования ИТН на ПП2 и ПП3, удаленных от комбината на 40 и 30 км соответствен-

Таблица 2. Количество учетных площадок на исследуемых пробных площадях

Номер ПП	Типы микросайтов		
	приствольные	подкروновые	межкروновые
1	$\frac{52^*}{40}$	$\frac{14}{21}$	43
2	$\frac{20}{-}$	$\frac{20}{-}$	$\frac{20}{-}$
3	$\frac{16}{16}$	$\frac{16}{16}$	14
4	$\frac{24}{20}$	$\frac{20}{18}$	20
5	$\frac{16}{8}$	$\frac{13}{13}$	12

* Вид дерева-эдикатора: над чертой – сосна, под чертой – береза.

но, различаются почти в 2 раза и составляют соответственно 8.6 (7.0–10.2) и 15.7 (10.6–19.7) отн. ед. На территории импактной зоны медианы ИТН одинаковы на ПП4 и ПП5, но они в 7.5–13.6 раза больше соответствующих величин в буферной зоне.

В целях проверки первой гипотезы был выполнен регрессионный анализ данных для выявления воздействия аэротехногенного загрязнения на запасы почвенно-растительного покрова исследуемых сосновых лесов. Установлено, что с увеличением ИТН значимо снижается запас надземной биомассы напочвенного покрова и значи-

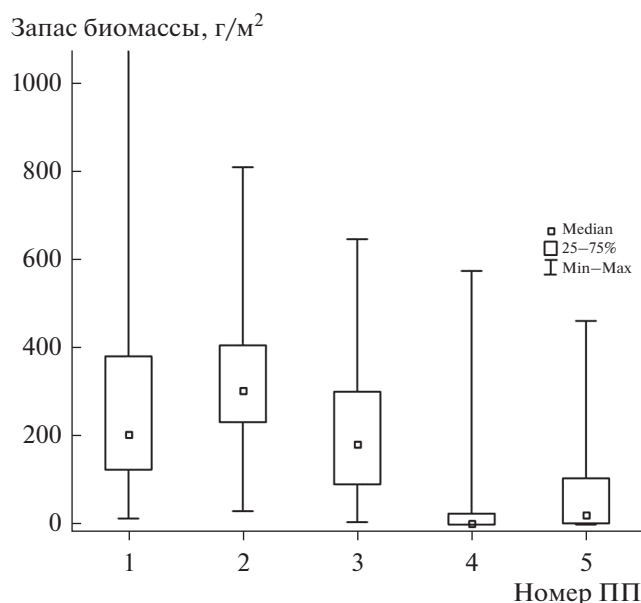


Рис. 3. Запас надземной биомассы на исследуемых пробных площадях.

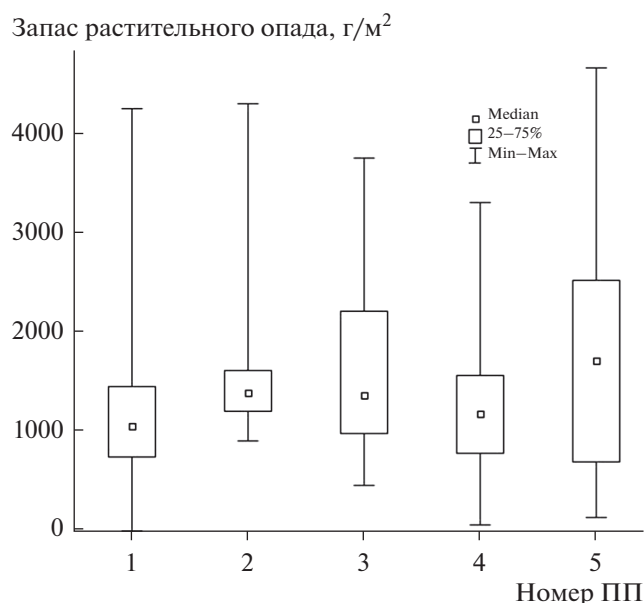


Рис. 4. Запас растительного опада на исследуемых пробных площадях.

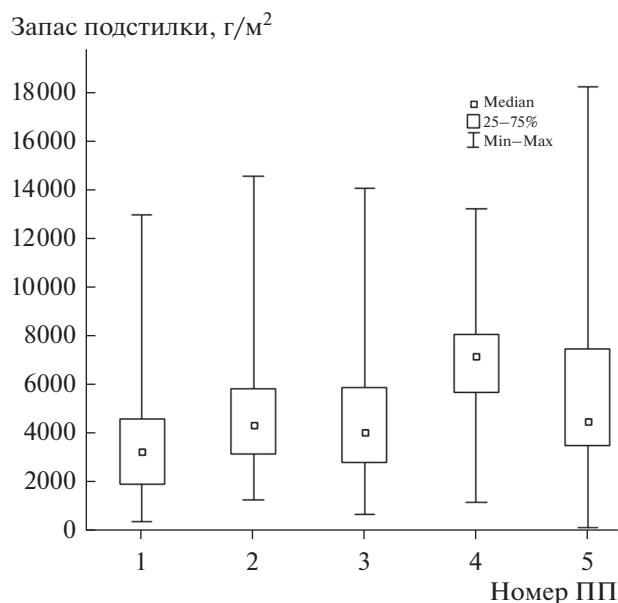


Рис. 5. Запас лесной подстилки на исследуемых пробных площадях.

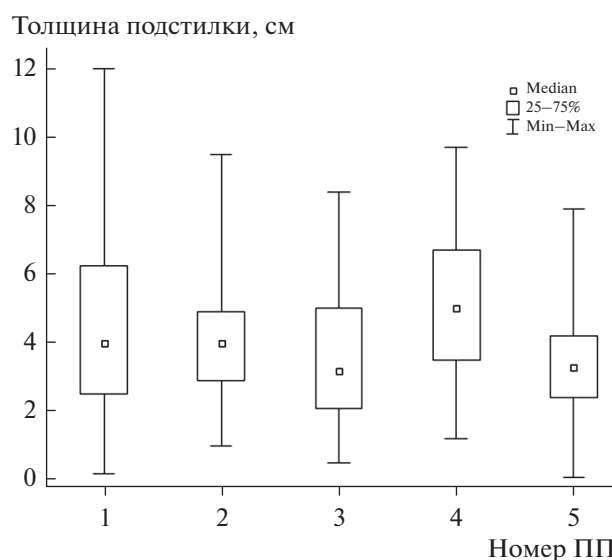


Рис. 6. Толщина лесной подстилки на исследуемых пробных площадях.

мо увеличивается запас лесной подстилки, при этом запас растительного опада и толщина лесной подстилки не связаны с уровнем загрязнения местообитаний тяжелыми металлами (табл. 3).

Наибольшая величина общего запаса надземной биомассы напочвенного покрова регистрируется в фоновом районе на ПП1, где ее медиана составляет 204 г/м² (рис. 3). В буферной зоне общий запас надземной биомассы значительно различается на ПП2 и ПП3 ($z = 4.42, p < 0.05$), при этом он 1.5–2.3 раза меньше, чем в фоновом районе. В импактной зоне, несмотря на одинаковые значения ИТН на ПП4 и ПП5, общий запас надземной биомассы на ПП5 более чем в 2 раза больше по отношению к его значению на ПП4. Наименьшая величина общего запаса надземной биомассы зафиксирована в импактной зоне на ПП4, где она в 13 раз меньше, чем в фоновом районе, и в 5.7–8.4 раза меньше по сравнению с его значениями в буферной зоне.

В отличие от общего запаса надземной биомассы напочвенного покрова запас растительного опада имеет наименьшую величину в фоновом районе, где его медиана составляет лишь 1067 г/м² (рис. 4). В исследуемых сообществах запас растительного опада значительно различается [$H(4, N = 472) = 28.1, p < 0.01$], но он не связан с уровнем загрязнения местообитаний тяжелыми металлами (см. табл. 3).

Наименьшая величина запаса лесной подстилки зарегистрирована в фоновом районе, где его медиана составляет 3230 г/м², а по градиенту аэротехногенного загрязнения этот показатель различается [$H(4, N = 472) = 120.8, p < 0.01$] и значительно связан с уровнем загрязнения местообитаний тяжелыми металлами (рис. 5, табл. 3). Толщина лесной подстилки значительно различается в сравниваемых сосновых сообществах [$H(4, N = 472) = 33.1, p < 0.01$], однако она не связана с уровнем загряз-

Таблица 3. Результаты анализа зависимости параметров почвенно-растительного покрова от индекса техногенной нагрузки

Зависимая переменная	R^2	$a \pm SE (t_{472})$	$b \pm SE (t_{472})$	$\beta \pm SE$
Запас надземной биомассы	0.23	280.59 $\pm$ 0.86 (25.83)	–1.85 $\pm$ 0.158 (11.67)	–0.48 $\pm$ 0.04
Запас растительного опада	0.005	1355.20 $\pm$ 4.93 (30.16)	0.96 $\pm$ 0.654 (1.47)	0.07 $\pm$ 0.05
Запас лесной подстилки	0.13	4089.60 $\pm$ 55.40 (26.31)	18.59 $\pm$ 2.29 (8.13)	0.36 $\pm$ 0.04
Толщина подстилки	0.007	4.23 $\pm$ 0.14 $\pm$ (31.32)	0.004 $\pm$ 0.002 (1.81)	0.09 $\pm$ 0.05

Примечание. R^2 – значения коэффициентов детерминации; для коэффициентов регрессии (a и b), а также стандартизованного коэффициента регрессии (β) указаны стандартные ошибки (SE); в скобках приведены значения критерия Стьюдента (t); жирным шрифтом выделены величины a и b, отличающиеся от нуля при $p < 0.05$.

Таблица 4. Медианы и квартили показателей в разных типах микросайтов на исследуемых пробных площадях

Показатель	Типы микросайтов			Критерий Краскела-Уоллиса
	приствольные	подкروновые	межкроновые	
	ПП1			
Общий запас надзем- ной биомассы, г/м ²	$\frac{174(125-272)}{134(78-219)}$	$\frac{216(140-420)}{154(116-402)}$	388(239–640)	$\frac{H(2, N = 109) = 21.0}{H(2, N = 104) = 28.2}$
Запас растительного опада, г/м ²	$\frac{1540(1206-2140)}{1135(944-1345)}$	$\frac{1037(955-1500)}{885(600-1093)}$	750(648–990)	$\frac{H(2, N = 109) = 47.2}{H(2, N = 104) = 19.2}$
Толщина подстилки, см	$\frac{5.0(4.0-7.2)}{4.5(2.5-6.0)}$	$\frac{4.0(3.0-5.0)}{5.0(3.0-7.5)}$	2.5(1.0–4.0)	$\frac{H(2, N = 109) = 37.2}{H(2, N = 104) = 20.0}$
Запас лесной подстилки, г/м ²	$\frac{3754(2402-4540)}{3730(1870-5018)}$	$\frac{3167(1870-4823)}{3207(1746-4565)}$	2532(1567–3990)	$\frac{H(2, N = 109) = 7.1}{H(2, N = 104) = 6.2}$
	ПП2			
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед.	10.3(8.1–11.1)	8.9(7.7–10.2)	7.0(5.9–8.6)	$H(2, N = 60) = 13.8$
Общий запас надзем- ной биомассы, г/м ²	322(267–403)	279(219–414)	319(225–407)	$H(2, N = 60) = 0.92$
Запас растительного опада, г/м ²	1394(1208–2080)	1443(1252–1657)	1302(1183–1455)	$H(2, N = 60) = 1.9$
Толщина подстилки, см	5.5(4.2–6.5)	3.6(2.8–4.4)	3.2(2.2–3.8)	$H(2, N = 60) = 17.7$
Запас лесной подстилки, г/м ²	4262(3265–5987)	4194(3320–5900)	4316(2714–5718)	$H(2, N = 60) = 0.70$
	ПП3			
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед.	$\frac{15.6(11.7-22.7)}{17.7(13.1-21.8)}$	$\frac{18.1(16.4-22.7)}{11.6(7.5-14.9)}$	12.5(6.5–20.0)	$\frac{H(2, N = 46) = 3.2}{H(2, N = 46) = 6.6}$
Общий запас надзем- ной биомассы, г/м ²	$\frac{157(87-216)}{179(87-260)}$	$\frac{198(77-331)}{200(121-327)}$	220(162–347)	$\frac{H(2, N = 46) = 1.8}{H(2, N = 46) = 1.2}$
Запас растительного опада, г/м ²	$\frac{2514(2239-3175)}{1149(909-1197)}$	$\frac{1855(1463-2289)}{1140(785-1447)}$	841(747–1350)	$\frac{H(2, N = 46) = 29.0}{H(2, N = 46) = 0.9}$
Толщина подстилки, см	$\frac{4.4(2.7-5.1)}{2.8(2.0-4.8)}$	$\frac{3.0(2.1-4.1)}{5.0(3.7-6.2)}$	2.4(1.5–2.9)	$\frac{H(2, N = 46) = 6.0}{H(2, N = 46) = 10.0}$
Запас лесной подстилки, г/м ²	$\frac{4890(3495-5852)}{3588(2274-6000)}$	$\frac{3754(2727-4833)}{4650(2939-7234)}$	4244(2370–7825)	$\frac{H(2, N = 46) = 1.9}{H(2, N = 46) = 1.3}$
	ПП4			
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед.	$\frac{134(115-142)}{114(104-134)}$	$\frac{124(114-132)}{105(25-125)}$	115(103–138)	$\frac{H(2, N = 64) = 2.3}{H(2, N = 58) = 3.6}$
Общий запас надзем- ной биомассы, г/м ²	$\frac{0(0-2.5)}{0(0-10.3)}$	$\frac{9.0(0-28.5)}{17.5(0-51)}$	15.0(0–59.3)	$\frac{H(2, N = 64) = 9.2}{H(2, N = 58) = 6.2}$
Запас растительного опада, г/м ²	$\frac{1657(1339-2066)}{1174(785-1621)}$	$\frac{1324(921-1602)}{978(721-1147)}$	830(547–1222)	$\frac{H(2, N = 64) = 19.5}{H(2, N = 58) = 5.8}$

Таблица 4. Окончание

Показатель	Типы микросайтов			Критерий Краскела-Уоллиса
	приствольные	подкроновые	межкроновые	
Толщина подстилки, см	5.7(4.5–7.0) 5.9(4.8–7.3)	4.5(3.6–5.4) 6.7(5.5–7.9)	3.1(2.2–3.6)	$H(2, N = 64) = 21.6$ $H(2, N = 58) = 23.4$
Запас лесной подстилки, г/м ²	7015(4988–8715) 7305(6230–7658)	7011(5215–8043) 7370(6116–8545)	6532(5284–7753)	$H(2, N = 64) = 0.2$ $H(2, N = 58) = 1.9$
ПП5				
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед.	124(93–152) 119(111–141)	104(81–107) 104(93–130)	108(87–133)	$H(2, N = 41) = 1.9$ $H(2, N = 33) = 2.0$
Общий запас надземной биомассы, г/м ²	5.5(0–19.5) 18.5(3.3–141)	77(38–80) 40.5(8.4–46.3)	81(9.0–163)	$H(2, N = 41) = 8.4$ $H(2, N = 33) = 6.3$
Запас растительного опада, г/м ²	2452(1637–3100) 1092(741–2332)	2034(1490–2406) 2584(1787–3833)	537(303–716)	$H(2, N = 41) = 14.7$ $H(2, N = 33) = 10.4$
Толщина подстилки, см	3.1(2.7–4.4) 2.4(2.0–5.0)	3.9(3.5–6.1) 4.4(4.1–6.7)	2.8(1.6–4.1)	$H(2, N = 41) = 2.8$ $H(2, N = 33) = 3.6$
Запас лесной подстилки, г/м ²	4092(3072–7570) 4030(3167–5110)	7420(6136–13287) 5540(5240–9110)	4452(3578–5882)	$H(2, N = 41) = 2.6$ $H(2, N = 33) = 2.6$

Примечание. Вид дерева-эдикатора: над чертой – сосна; под чертой – береза; жирным шрифтом выделены значения с уровнем значимости $p < 0.05$.

нения местообитаний тяжелыми металлами (рис. 6, табл. 3).

Вариабельность индекса техногенной нагрузки в тессерах. Как отмечалось выше, на территории буферной зоны медианы ИТН на ПП2 и ПП3 значимо различаются, при этом в сосновой тессере на ПП2 и березовой тессере на ПП3 ИТН значимо снижаются от приствольных к межкроновым микросайтам, а в сосновой тессере на ПП3 эти различия незначимы (табл. 4).

На обеих ПП импактной зоны в разных типах микросайтов величины ИТН значимо не различаются (см. табл. 4), но на ПП4 в сосновой тессере они значимо больше по отношению к показателям в березовой тессере ($z = 3.61, p < 0.01$).

Общий запас надземной биомассы напочвенного покрова в тессерах. В фоновом районе (ПП1) общий запас надземной биомассы напочвенного покрова значимо увеличивается от приствольных к межкроновым пространствам в обеих тессерах, при этом в приствольных и подкроновых зонах сосны общий запас значимо больше ($z = 4.62, p < 0.01$), чем в этом же типе микросайтов березовой тессеры (см. табл. 4).

В пределах буферной зоны общий запас надземной биомассы не связан ни с положением в тессере, ни с видовой принадлежностью дерева-эдикатора, так как значимые различия между

соответствующими показателями отсутствуют (см. табл. 4). Однако на ПП2 в приствольных и подкроновых зонах сосны общий запас надземной биомассы значимо больше ($z = 3.73, p < 0.01$), чем в тех же типах микросайтов в фоновом районе, в то время как этот показатель на ПП3 значимо не отличается от фоновых величин.

На территории импактной зоны наименьшие величины общего запаса надземной биомассы зафиксированы в приствольных микросайтах как сосновой, так и березовой тессер (см. табл. 4), что в 7–32 раза меньше, чем фоновые значения. На обеих пробных площадях (ПП4 и ПП5) независимо от видовой принадлежности дерева-эдикатора общий запас надземной биомассы напочвенного покрова значимо увеличивается от приствольных к межкроновым пространствам.

Запас растительного опада в тессерах. В фоновом районе (ПП1) запас растительного опада в сосновой тессере снижается вдвое от приствольных к межкроновым микросайтам, в то время как в березовой тессере значимое уменьшение запаса опада менее выражено (см. табл. 4).

На территории буферной зоны характер изменения запасов растительного опада различается как между ПП2 и ПП3, так и в тессерах (см. табл. 4). На ПП2 в сосновой тессере, как и в березовой тессере на ПП3, запас растительного опада не связан с

положением в тессере, так как значимые различия в величине запаса опада в разных типах микросайтов отсутствуют. На ППЗ в сосновой тессере запас растительного опада значимо снижается от приствольных к межкروновым микросайтам, при этом в приствольных и подкروновых микросайтах сосновой тессеры накапливается в 1.5–2 раза больше опада по сравнению с теми же типами микросайтов в березовой тессере.

На обеих ПП импактной зоны независимо от видовой принадлежности дерева-эдификатора запас растительного опада значимо снижается от приствольных к межкроновым микросайтам (см. табл. 4).

Толщина и запас лесной подстилки в тессерах. В фоновом районе (ПП1) толщина лесной подстилки примерно одинакова в приствольных и подкроновых микросайтах как в сосновой, так и березовой тессерах, но значимо снижается в межкроновых зонах (см. табл. 4). Аналогичная закономерность прослеживается в изменении запаса лесной подстилки: независимо от видовой принадлежности дерева-эдификатора он значимо снижается от приствольных к межкроновым зонам в обеих тессерах.

В буферной зоне на обеих ПП толщина подстилки значимо снижается от приствольных к межкроновым микросайтам как в сосновой, так и березовой тессерах (см. табл. 4). На обеих ПП буферной зоны запас лесной подстилки не связан ни с положением в тессере, ни с видовой принадлежностью дерева-эдификатора, но он значимо больше его фоновых величин ($z = 3.4, p < 0.01$).

В импактной зоне характер изменения толщины подстилки в тессерах различен на сравниваемых ПП4 и ПП5: если на ПП4 толщина подстилки значимо снижается от приствольных к межкроновым микросайтам как в сосновой, так и березовой тессерах, то на ПП5 значимые различия в толщине подстилки отсутствуют (см. табл. 4). Запас подстилки не связан ни с положением в тессере, ни с видовой принадлежностью дерева-эдификатора, но его медиана в среднем в 1.8 раза больше по сравнению с величиной в фоновом районе (ПП1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования показали, что воздействие аэротехногенного загрязнения неоднородно сказывается на изменении различных параметров почвенно-растительного покрова средневозрастных сосновых лесов, что обусловлено рядом причин.

Пространственная и внутриценотическая неоднородность уровня загрязнения почв. По мере приближения к источнику эмиссии уровень загрязнения верхнего органогенного горизонта почв тя-

желыми металлами возрастает в 100–130 раз по отношению к их фоновому содержанию, что неоднократно отмечалось многими исследователями, и результаты проведенного регрессионного анализа подтверждают этот феномен. Необходимо отметить, что уровень загрязнения почв буферной зоны на ПП2 и ПП3 существенно различается, что обусловлено, с одной стороны, дальностью их расположения относительно источника загрязнения, с другой – преобладанием ветров, дующих в юго-юго-западном направлении от г. Мончегорска, и соответственно большее количество полиметаллической пыли переносится именно в этом направлении. Как показали наши исследования, для территории импактной зоны расстояние до источника загрязнения и направление преобладающих ветров уже не имеют принципиального значения, что приводит к отсутствию различий в уровне загрязнения почв тяжелыми металлами. Результаты многолетнего мониторинга уровня загрязнения верхнего органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов показывают, что, несмотря на 5–8-кратное снижение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель”, на территории буферной зоны ИТН продолжает увеличиваться, а на территории импактной зоны значимо не снижается [41, 58–61]. Аналогичные данные получены при оценке многолетней динамики содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в зоне воздействия выбросов медеплавильного завода на Среднем Урале [62]. Отсутствие снижения почвенного загрязнения в ответ на сокращение объемов атмосферных выбросов свидетельствует о высокой буферной способности и инерционности почв. Сохранение высокого уровня загрязнения почв тяжелыми металлами препятствует восстановлению биоты, что регистрируется в районах воздействия атмосферных выбросов предприятий цветной металлургии [59–64].

Внутриценотическая неоднородность уровня загрязнения почв характеризуется достаточно высокой степенью вариабельности, оцененной по коэффициентам вариации и отношению максимального к минимальному значению (табл. 5). В буферной зоне ИТН значимо снижается от приствольных к межкроновым микросайтам в сосновой тессере на ПП2 и березовой тессере на ПП3, в то время как на ПП3 в сосновой тессере различия незначимы в разных типах микросайтов (см. табл. 4). Логично предположить, что кроны деревьев как сосны, так и березы адсорбируют частицы полиметаллической пыли из загрязненного воздуха, а при опадании листьев (хвои), коры и сухих ветвей дополнительная часть тяжелых металлов переходит в подстилку из разлагающегося опада. На территории импактной зоны ИТН не связан с положением микросайтов в сосновой или березовой тессерах, что может быть обуслов-

Таблица 5. Степень внутриценотической неоднородности на пробных площадях по градиенту аэротехногенного загрязнения (над чертой — коэффициент вариации, %; под чертой — отношение максимального к минимальному значению, крат)

Показатель	Фоновый район	Буферная зона		Импактная зона	
	ПП1	ПП2	ПП3	ПП4	ПП5
Индекс техногенной нагрузки, отн. ед.	—	$\frac{28^*}{3.2}$	$\frac{47}{25}$	$\frac{28}{17}$	$\frac{27}{3.3}$
Общий запас надземной биомассы, г/м ²	$\frac{81}{78}$	$\frac{42}{26}$	$\frac{70}{108}$	$\frac{253}{578}$	$\frac{152}{463}$
Запас растительного опада, г/м ²	$\frac{54}{12}$	$\frac{40}{4.7}$	$\frac{51}{8.1}$	$\frac{47}{49}$	$\frac{68}{32}$
Толщина подстилки, см	$\frac{62}{60}$	$\frac{44}{9.5}$	$\frac{54}{17}$	$\frac{39}{8.1}$	$\frac{51}{79}$
Запас лесной подстилки, г/м ²	$\frac{61}{37}$	$\frac{49}{12}$	$\frac{57}{17}$	$\frac{32}{12}$	$\frac{69}{217}$

лено значительной степенью дефолиации крон деревьев. Другой возможной причиной отсутствия связи ИТН с положением в тессере может служить высокая степень внутриценотической вариабельности указанного показателя: в условиях аэротехногенного загрязнения коэффициенты вариации находятся в пределах 27–47% и диапазоны варьирования ИТН достаточно широки (см. табл. 5).

Оценка пространственной вариабельности загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами (Cu, Cd, Pb, Zn) и ее фитотоксичности в зоне воздействия выбросов медеплавильного завода на Среднем Урале показала, что разброс фитотоксичности максимален на участке со средним уровнем загрязнения, где отмечены как очень высокие, так и очень низкие величины, что приводит к возникновению существенной нелинейности в дозовой зависимости [40]. При экстремальном загрязнении почв тяжелыми металлами в локальной зоне воздействия выбросов комбината “Североникель” состояние экосистем варьирует в широком диапазоне и не всегда согласуется с концентрациями основных металлов-загрязнителей в почве [60].

Тренды запасов почвенно-растительного покрова по градиенту аэротехногенного загрязнения. Выдвинутая гипотеза о продолжающемся негативном влиянии аэротехногенного загрязнения на продуктивность напочвенного покрова в исследуемых сосновых лесах получила подтверждение при использовании регрессионного анализа данных. Установлена значимая линейная зависимость общего запаса надземной биомассы напочвенного покрова от уровня загрязнения почв тяжелыми металлами (см. табл. 3), т.е. с увеличением ИТН существенно снижается общий запас надземной биомассы: например, на территории импакт-

ной зоны это снижение достигает 4–7 крат. В то же время проведенные исследования показали, что при ИТН <10 отн. ед., регистрируемом на ПП2, общий запас надземной биомассы напочвенного покрова может быть даже значимо больше по сравнению с его фоновой величиной. В условиях экспериментального загрязнения верхнего органогенного горизонта почв полиметаллической пылью было установлено пороговое значение ИТН = 10 отн. ед., превышение которого приводит к нарушению структуры напочвенного покрова и снижению его продуктивности [65–67].

Сравнительный анализ запаса надземной биомассы напочвенного покрова изученных сосновых лесов в период высоких (1982–1996 гг.) и низких (2014–2019 гг.) объемов атмосферных выбросов показал, что на территории буферной и импактной зон наблюдаются противоположные тенденции изменения этих показателей. В буферной зоне общий запас биомассы нижних ярусов увеличился в 2 раза и произошло изменение структуры биомассы: если в 1982–1996 гг. доля травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в общем запасе биомассы составляла соответственно 79 и 21% [68], то в 2014 г. доля травяно-кустарничкового яруса снизилась до 22%, а мохово-лишайникового возросла до 78% [59]. На территории импактной зоны в настоящее время общий запас биомассы нижних ярусов сократился почти в 2 раза по сравнению с предыдущим периодом.

Таким образом, в условиях сниженных объемов атмосферных выбросов загрязняющих веществ комбинатом “Североникель” на территории буферной зоны в сосновых лесах возможно постепенное восстановление напочвенного покрова в отличие от импактной зоны, где состоя-

ние нижних ярусов оценивается как полностью разрушенное. Аналогичные тенденции в снижении проективного покрытия и запаса биомассы нижних ярусов сосновых лесов, а также замедление восстановления этих показателей при увеличении ИТН наблюдается в условиях экспериментального загрязнения верхнего органогенного горизонта почв полиметаллической пылью, что подтверждает главенствующую роль уровня загрязнения почв тяжелыми металлами в разрушении напочвенного покрова [65–67].

Воздействие аэротехногенного загрязнения на формирование мортмассы (растительного опада) неоднозначно — четкой закономерности изменения ее запасов по градиенту загрязнения местообитаний тяжелыми металлами не выявлено. Регрессионный анализ данных показал отсутствие линейной зависимости запаса мортмассы в исследуемых сосновых лесах от уровня загрязнения почв тяжелыми металлами (см. табл. 3). Тем не менее сравнительный анализ данных по критерию Краскела-Уоллиса выявил значимые различия этого показателя по градиенту загрязнения местообитаний тяжелыми металлами, что, возможно, связано с высокой степенью вариабельности указанного параметра (см. табл. 5), перекрывающей воздействие аэротехногенного загрязнения. Согласно литературным данным [37], в сосновых лесах Финноскандии среднегодовая продукция древесного опада варьирует в пределах 590–3160 кг/га, в фоновых сосновых лесах Кольского полуострова запас древесного опада (хвоя, кора, ветви, шишки сосны) в 2014–2015 гг. в среднем составил 940 ± 188 кг/га, в дефолилирующих лесах его значение было в 1,2 раза больше, а в техногенном редколесье запас не отличался от его величины в фоновых сосняках. Аэротехногенное загрязнение тормозит процессы разложения крупных древесных остатков: вблизи медеплавильного завода в елово-пихтовых лесах в 3–4 раза увеличивается доля фрагментов крупных древесных остатков на начальных этапах разложения, период полураспада стволов ели и пихты возрастает соответственно на 5 и 16 лет, что свидетельствует о сильном торможении их деструкции [69, 70]. Увеличение мортмассы опада в условиях аэротехногенного загрязнения обусловлено более медленным его разложением: в техногенном редколесье потеря массы образцов активной фракции опада (листья, хвоя) доминирующих видов сосудистых растений после двухлетнего эксперимента составила в среднем 17%, а в фоновом сосновом лесу — 27% [27].

По градиенту аэротехногенного загрязнения отсутствует закономерное изменение толщины лесной подстилки, тогда как запас подстилки линейно зависит от уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами и значимо возрастает, особенно в импактной зоне (см. табл. 3), что обусловлено меньшей скоростью разложения растительного опада

[27]. На Среднем Урале при приближении к медеплавильному заводу в 2–3 раза увеличивается толщина лесной подстилки, что связано с элиминацией сапрофагов мезофауны и снижением активности целлюлозоразлагающих микроорганизмов [71]. Одной из возможных причин противоречивости изменения толщины лесной подстилки по градиентам техногенного загрязнения может быть принадлежность почв к разным типам: на Кольском полуострове в подзоне северной тайги формируются более легкие песчаные и супесчаные Al-Fe-гумусовые подзолы с промывным режимом [53], а почвы в зоне воздействия Среднеуральского медеплавильного завода преимущественно относятся к дерново-подзолистым тяжелосуглинистого состава, при этом техногенная трансформация почв, помимо накопления тяжелых металлов и увеличения кислотности, проявляется в усилении элювиально-глеевого процесса, торможении деструкции органического вещества, формировании мощной оторфованной лесной подстилки, изменений гумусного состояния [62].

Внутриценотическая неоднородность накопления органического вещества почвенно-растительным покровом. В фоновых сообществах сосновых лесов ярко выражена эдификаторная роль древесного яруса в формировании почвенно-растительного покрова, что определяет горизонтальную структуру запасов органического вещества в почвенно-растительном покрове. Независимо от видовой принадлежности дерева-эдификатора от приствольных к межкроновым пространствам значимо увеличивается общий запас надземной биомассы напочвенного покрова, тогда как запасы мортмассы (растительного опада и лесной подстилки), напротив, значимо снижаются (см. табл. 4), что вполне логично, так как наибольшее количество опада скапливается в непосредственной близости от ствола дерева.

Для оценки степени внутриценотической неоднородности рассматриваемых показателей использовали два параметра: коэффициент вариации (%) и отношение максимального значения к минимальному (крат) (см. табл. 5). Прежде всего следует отметить достаточно высокую степень вариабельности запасов надземной биомассы, мортмассы и лесной подстилки даже в фоновом районе. Как показали наши предшествующие исследования в фоновых сосновых лесах разной типологической принадлежности [28], наиболее контрастно запасы биомассы нижних ярусов распределены по площади фитоценоза в лишайниковом сосновом редколесье, а наиболее выровнены — в сосняке зеленомошном. В разных типах южно-таежных еловых лесов внутрибиоценотическое варьирование надземной биомассы напочвенного покрова и запасов лесной подстилки чрезвычайно высоко и превышает межбиоценотическое варьирование, при этом фактором,

определяющим увеличение биомассы напочвенного покрова от приствольных к межкрупным пространствам, является освещенность [24, 72]. В редкостойных северотаежных лесах фактор освещенности не играет столь существенной роли, как в еловых лесах южной тайги, однако как в еловых, так и сосновых фоновых лесах Кольского полуострова влияние деревьев на формирование биомассы напочвенного покрова остается по-прежнему значительным [26]. В северотаежных лесах основной вклад (60–95%) в общий запас надземной биомассы напочвенного покрова вносят лишайники и мхи [26, 28], обладающие преимущественно атмосферной стратегией минерального питания и приуроченные в основном к межкрупным пространствам. Деревья, выступая в роли “экосистемных инженеров”, формируют мозаику эко- и биотопов в фитоценозе. Значительная доля атмосферных осадков перехватывается кронами хвойных деревьев, где происходит их испарение [10, 11], что приводит к формированию более сухих микросайтов в приствольных зонах хвойных деревьев, неблагоприятных для поселения мхов, и только в более влажных приствольных и подкрупных микросайтах *Betula pubescens* поселяются зеленые мхи и формируется небольшой запас их биомассы [28].

В условиях аэротехногенного загрязнения нарушается работа “экосистемных инженеров” в формировании почвенно-растительного покрова: более чем в половине случаев отсутствуют значимые различия в исследуемых показателях при переходе от приствольных к межкрупным пространствам (см. табл. 4), что может быть обусловлено существенным возрастанием степени внутриценотической неоднородности распределения запасов органического вещества в импактной зоне (см. табл. 5). Наиболее вероятной причиной столь значительного увеличения гетерогенности распределения запасов биомассы напочвенного покрова является высокая степень неоднородности уровня загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами [15, 17, 31, 32, 40, 60, 61, 73]. В результате формируются микролокусы или “микросайты выживания” с меньшим уровнем токсичности почвы, где могут сохраняться и выживать растения [17, 31, 32]. Это приводит к тому, что состояние экосистем в зоне экстремального загрязнения варьирует в широком диапазоне и не всегда согласуется с уровнем концентраций основных металлов-загрязнителей в почвах [60, 61].

Регрессионный анализ полученных нами данных выявил отсутствие зависимости всех показателей накопления органического вещества от уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами как в сосновой, так и березовой тессерах на всех исследуемых пробных площадях, расположенных по градиенту аэротехногенного загрязнения. Возможной причиной этого феномена, скорее всего,

является высокая степень вариативности не только ИТН, но и исследуемых показателей почвенно-растительного покрова, что не позволяет однозначно выявить воздействие фактора почвенного загрязнения тяжелыми металлами в комплексе других экологических факторов, оказывающих влияние на формирование мозаики почвенно-растительного покрова.

Таким образом, можно констатировать, что на загрязненных территориях средообразующая роль древесного яруса заметно ослабляется, и деревья перестают выполнять функции “экосистемных инженеров”, особенно при высоком уровне аэротехногенного загрязнения. Главной причиной этого можно считать угнетение деревьев, изреживание их крон, уменьшение густоты охвоенности побегов и снижение продолжительности возраста хвои. Ажурность крон и сопутствующая ей дефолиация способствуют снижению эффективности перехватывания как зимних, так и летних осадков и аэрозолей, что приводит к меньшему изменению химического состава стоков по стволу и через крону по сравнению с осадками, выпадающими в межкрупных пространствах, причем в сосновых лесах этот феномен проявляется особенно контрастно по сравнению с еловыми [10, 51]. Снижение роли деревьев при сильном аэротехногенном загрязнении может быть также связано с ингибированием активности быстрорастущих микроорганизмов с R-стратегией и доминированием микроорганизмов с K-стратегией [50], нивелированием различий между разными частями фитогенного поля по скорости деструкции органики [16] и соответственно различий в биогенной миграции элементов [17], а также сглаживанием различий в химическом составе атмосферных осадков, выпадающих в межкрупных и подкрупных пространствах [10, 51].

Влияние видовой принадлежности дерева на внутриценотическое распределение органического вещества. Как уже отмечалось выше, смешанный древостой, формирующий неоднородный биотоп с чередованием осветленных сосновых, березовых и затененных еловых участков с большим количеством хвойного опада, обуславливает наибольший уровень гетерогенности живого напочвенного покрова [6]. В нашем случае совместное произрастание вечнозеленых (сосна) и листопадных (береза) деревьев в пределах одного фитоценоза приводит к формированию тессер, которые по ряду признаков сходны, но имеют и отличительные черты (см. табл. 4). В фоновых сообществах сосновых лесов в обеих тессерах четко проявляется последовательное возрастание запаса надземной биомассы напочвенного покрова по мере удаления от ствола дерева. В буферной зоне эта закономерность не выражена, а в импактной зоне она также наблюдается, но при этом вблизи стволов сосны напочвенный покров практически

отсутствует, в то время как вблизи стволов березы все же формируется небольшой запас надземной биомассы (см. табл. 4).

В фоновых сосновых лесах происходит закономерное уменьшение запаса растительного опада, толщины и запаса лесной подстилки от приствольных к межкроновым микросайтам (см. табл. 4). В условиях аэротехногенного загрязнения толщина подстилки также последовательно снижается от стволов деревьев к межкроновым пространствам, за исключением ПП5; тренды запасов растительного опада неоднозначно изменяются в зависимости от положения в сосновой или березовой тессерах в буферной зоне, но сохраняют свою направленность в импактной зоне. Независимо от уровня загрязнения почвы тяжелыми металлами как в сосновой, так и березовой тессерах отсутствует закономерное изменение запаса лесной подстилки, но при этом в обеих тессерах накопление массы подстилки значительно больше по сравнению с фоновым сосняком, что, по-видимому, связано с более медленным разложением растительных остатков. Скорее всего, такой характер трендов обусловлен различиями в качественном и количественном составе растительного опада в зависимости от положения в тессере: в приствольных микросайтах он в основном состоит из листьев (хвои), коры, сухих веток, шишек, а в межкроновых микросайтах в большей мере представлен очесом мхов и лишайников, а также листьями кустарничков.

Увеличение массы опада вечнозеленых растений в тессерах сосновых и еловых лесов в условиях аэротехногенного загрязнения обусловлено более медленным его разложением, при этом особенно ярко эта закономерность проявляется в техногенном редколесье [27, 37]. Вероятной причиной медленного разложения растительных остатков в приствольных и подкроновых пространствах как еловых, так и сосновых лесов является менее значительная по сравнению с межкроновыми пространствами биомасса грибов в вегетационный период [74, 75]. Кроме того, различиями в температурном режиме можно также объяснить пониженную скорость разложения под кронами ели и сосны по сравнению с межкроновыми пространствами [27, 37]. При экспериментальном изучении скорости разложения растительных остатков [27] установлено, что важнейшим фактором, регулирующим скорость разложения опада, является его качество. Скорость разложения опада листьев вечнозеленых кустарничков и хвои ели снижается с 27% в фоновых условиях до 17% в техногенных редколесьях, при этом темпы разложения листьев березы снижаются менее значительно: от 60 до 55%. Кроме того, имеет значение и видовая принадлежность деревьев. Опад листьев березы в фоновых условиях быстрее разлагается в сосновых лесах по сравне-

нию с еловыми (60 и 45% соответственно), что объясняется разницей в качестве опада листьев березы повислой (*Betula pendula*), доминирующей в сосновых лесах, и березы пушистой (*Betula pubescens*), доминирующей в еловых лесах [27].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Произошедшее в последнее 20-летие 5–9-кратное сокращение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель” не отразилось на уровне загрязнения верхнего органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов: индекс техногенной нагрузки на территории буферной зоны варьирует в широких пределах (1.6–40 отн. ед.), в импактной зоне по-прежнему наблюдается 70–200-кратное превышение фоновых концентраций кислоторастворимых форм Ni, Cu, Co в лесной подстилке. Высокий уровень токсичности почвы не позволяет даже начаться процессу восстановления напочвенного покрова в импактной зоне. Следовательно, гипотеза о продолжающемся негативном влиянии аэротехногенного загрязнения на лесные экосистемы полностью подтвердилась.

Характер распределения надземной биомассы живого напочвенного покрова и мортмассы в тессерах принципиально различается в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении. В фоновых сосновых лесах запас надземной биомассы возрастает, а мортмассы убывает от приствольных к межкроновым пространствам; под воздействием аэротехногенного загрязнения различия в трендах нивелируются, что подтверждает нашу гипотезу о снижении эдификаторной роли деревьев в распределении органического вещества по площади фитоценоза.

При совместном произрастании сосны (*Pinus sylvestris*) и березы (*Betula pubescens*) мозаичность почвенно-растительного покрова сходна в сосновых и березовых тессерах, т.е. существенные различия в средообразующей роли хвойных и листопадных деревьев отсутствуют, что, возможно, обусловлено светлохвойностью исследуемых лесов.

Таким образом, при высокой аэротехногенной нагрузке на лесные экосистемы отдельные деревья и древесный полог в целом перестают выполнять свои функции “экосистемных инженеров”, что говорит в пользу смены биотического регулирования на абиотический. В этих условиях главным фактором в формировании мозаичности почвенно-растительного покрова в северотаежных лесах становится уровень токсичности загрязненных почв, особенно их верхних горизонтов, где расположена основная масса подземных побегов и корней кустарничков, а лесная подстилка служит субстратом для напочвенных мхов и лишайников.

Авторы выражают искреннюю благодарность П.А. Примак, Ф.С. Салиховой и Е.Н. Волковой за помощь в сборе полевого материала, а также анонимному рецензенту за тщательный анализ представленной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Наука, 1981. 264 с.
2. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. 1994. V. 69. № 3. P. 373–386.
3. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Инатов В.С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // *Ботан. журн.* 2005. Т. 90. № 3. С. 400–410.
4. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Инатов В.С. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном // *Ботан. журн.* 2006. Т. 91. № 2. С. 176–192.
5. Лебедева В.Х., Инатов В.С., Тиходеева М.Ю. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах // *Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология*. 2015. № 2. С. 32–46.
6. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Инатов В.С. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов // *Ботан. журн.* 2016. Т. 101. № 4. С. 358–376.
7. Bialkowski R., Buttle J.M. Stemflow and throughfall contributions to soil water recharge under trees with differing branch architectures // *Hydrol. Process*. 2015. V. 29. № 18. P. 4068–4082.
8. Frischbier N., Wagner S. Detection, quantification and modelling of small-scale lateral translocation of throughfall in tree crowns of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) // *J. Hydrol.* 2015. V. 522. P. 228–238.
9. Levia D.F., Germer S. A review of stemflow generation dynamics and stemflow-environment interactions in forests and shrublands // *Rev. Geophys.* 2015. V. 53. № 3. P. 673–714.
10. Ершов В.В., Лукина Н.В., Данилова М.А. и др. Оценка состава дождевых выпадений в хвойных лесах на северном пределе распространения при аэротехногенном загрязнении // *Экология*. 2020. № 4. С. 265–274.
11. Клименко Д.Е., Остахова А.Л. Моделирование потерь дождевых осадков в кронах хвойных древостоев // *Лесоведение*. 2020. № 4. С. 335–345.
12. Карпачевский Л.О. Подстилка – особый биогеоценоз лесного биогеоценоза // *Роль подстилки в лесных биогеоценозах*. М., 1983. С. 88–89.
13. Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташинова Л.Н., Руденко Р.Н. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза // *Лесоведение*. 2007. № 6. С. 107–113.
14. Seiler J., Matzner E. Spatial variability of throughfall chemistry and selected soil properties as influenced by stem distance in a mature Norway spruce (*Picea abies*, Karst) stand // *Plant Soil*. 1995. V. 176. № 1. P. 139–147.
15. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения // *Почвоведение*. 2009. № 8. С. 927–937. [Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. Effect of individual trees on the pH and the content of heavy metals in forest litters upon industrial contamination // *Eurasian Soil Sci.* 2009. V. 42. № 8. P. 861–873.]
16. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // *Почвоведение*. 2011. № 5. С. 597–610. [Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. Effect of trees on the decomposition rate of cellulose in soils under industrial pollution // *Eurasian Soil Sci.* 2011. V. 44. № 5. P. 547–560.]
17. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке // *Экология*. 2016. № 5. С. 323–334.
18. Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О. и др. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // *Лесоведение*. 2011. № 6. С. 39–48.
19. Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // *Почвоведение*. 2016. № 11. С. 1355–1367.
20. Артемкина Н.А., Орлова М.А., Лукина Н.В. Микро-мозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов подстилки северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // *Лесоведение*. 2018. № 2. С. 97–106.
21. Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А. и др. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике // *Лесоведение*. 2011. № 6. С. 67–78.
22. Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В. и др. Микро-мозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // *Экология*. 2013. № 1. С. 3–10.
23. Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.В. и др. Оценка состава почвенных вод северотаежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона // *Почвоведение*. 2018. № 3. С. 284–296.
24. Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г. и др. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // *Почвоведение*. 2020. № 1. С. 31–43.
25. Демьянов В.А. Влияние *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // *Ботан. журн.* 1982. Т. 62. № 4. С. 500–507.
26. Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова // *Ботан. журн.* 2002. Т. 87. № 8. С. 107–119.
27. Иванова Е.А., Лукина Н.В., Данилова М.А. и др. Влияние аэротехногенного загрязнения на ско-

- рость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения // Лесоведение. 2019. № 6. С. 533–546.
28. Лянгузова И.В., Примак П.А. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 2019. Вып. 4. С. 473–489.
 29. Демьянов В.А. Ценотическая роль *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах Кольского севера в условиях техногенного загрязнения // Изв. РАН. Сер. биол. 1992. № 1. С. 52–57.
 30. Nieminen T.M., Derome J., Helmisaari H.-S. Interactions between precipitation and Scots pine canopies along a heavy-metal pollution gradient // Environ. Pollut. 1999. V. 106. № 1. P. 129–137.
 31. Ginocchio R., Carvallo G., Toro I. et al. Micro-spatial variation of soil metal pollution and plant recruitment near a copper smelter in central Chile // Environ. Pollut. 2004. V. 127. P. 343–352.
 32. Watmough S.A., Dickinson N.M. Dispersal and mobility of heavy metals in relation to tree survival in an aerially contaminated woodland soil // Environ. Pollut. 1995. V. 90. P. 135–142.
 33. Avila A., Rodrigo A. Trace metal fluxes in bulk deposition, throughfall and stemflow at two evergreen oak stands in NE Spain subject to different exposure to the industrial environment // Atmos. Environ. 2004. V. 38. № 2. P. 171–180.
 34. Лукина Н.В., Горбачева Т.Т., Никонов В.В., Лукина М.А. Пространственная изменчивость кислотности почв в процессе техногенной сукцессии лесных биогеоценозов // Почвоведение. 2003. № 1. С. 33–47. [Lukina N.V., Gorbacheva T.T., Nikonov V.V., Lukina M.A. Spatial variability of soil acidity in the course of human-induced (technogenic) succession of forest biogeocenoses // Eurasian Soil Sci. 2003. V. 36. № 1. P. 32–45.]
 35. Zvereva E.L., Kozlov M.V. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution // J. Ecol. 2004. V. 92. № 2. P. 288–296.
 36. Zvereva E.L., Kozlov M.V. Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering // Environ. Exp. Bot. 2007. V. 60. № 2. P. 170–176.
 37. Иванова Е.А., Лукина Н.В. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении // Лесоведение. 2017. № 5. С. 47–58.
 38. Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E. et al. Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution // Environ. Science and Pollut. Research. 2017. V. 24. Iss. 24. P. 19874–19887.
 39. Дуля О.В. Фитогенное поле дерева в условиях химического загрязнения // Экология в меняющемся мире. Екатеринбург, 2006. С. 53–62.
 40. Воробейчик Е.Л., Позолотина В.Н. Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки // Экология. 2003. № 6. С. 420–427. [Vorobeichik E.L., Pozolotina V.N. Microscale spatial variation in forest litter phytotoxicity // Russ. J. Ecol. 2003. V. 34. № 6. P. 381–388.]
 41. Лянгузова И.В. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки // Экология. 2017. № 4. С. 250–260.
 42. Сухарева Т.А. Пространственно-временная динамика микроэлементного состава хвойных деревьев и почвы в условиях промышленного загрязнения // Изв. вузов. Лесной журн. 2013. № 6. С. 19–28.
 43. Сухарева Т.А., Лукина Н.В. Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове // Экология. 2014. № 2. С. 97–104. [Sukhareva T.A., Lukina N.V. Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola peninsula // Russ. J. of Ecology. 2014. V. 45. No. 2. P. 95–102.] <https://doi.org/10.7868/S0367059714020085>
 44. Концик Г.М., Концик С.В., Смирнова И.Е. и др. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктике // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77. № 2. С. 145–163.
 45. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ООО “ВВМ”, 2009. 276 с.
 46. Трубина М.Р. Уязвимость видов травяно-кустарничкового яруса к загрязнению выбросами металлургического завода: роль различий в способе распространения диаспор // Экология. 2020. № 2. С. 90–100.
 47. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов металлургического завода // Экология. 2019. № 2. С. 133–148.
 48. Михайлова И.Н. Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов металлургического завода // Экология. 2020. № 1. С. 43–50.
 49. Skrivan P., Rusek J., Fottova D. et al. Factors affecting the content of heavy metals in bulk atmospheric precipitation, throughfall and stemflow in central Bohemia, Czech Republic // Water Air Soil Pollut. 1995. V. 85. № 2. P. 841–846.
 50. Благодатская Е.В., Пампура Т.В., Богомолова И.Н. и др. Влияние выбросов медно-никелевого комбината на микробные сообщества почв лесных биогеоценозов Кольского полуострова // Изв. РАН. Сер. биологич. 2008. № 2. С. 232–242. [Blagodatskaya E.V., Pampura T.V., Bogomolova I.N. et al. Effect of emissions from a Copper-Nickel Smelter on soil microbial communities in forest biogeocenoses of the Kola Peninsula // Biol. Bull. 2008. V. 35. № 2. P. 202–210.]
 51. Ershov V.V., Lukina N.V., Orlova M.A., Zukert N.V. Dynamics of snowmelt water composition in conifer forests exposed to airborne industrial pollution // Russ. J. of Ecology. 2016. V. 47. № 1. P. 46–52.
 52. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

53. *Переверзев В.Н.* Почвообразование в лесной зоне Кольского полуострова // Вестн. КНЦ РАН. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2011. № 2. С. 74–82.
54. Мировая реферативная база почвенных ресурсов, исправленная и дополненная версия 2015. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Доклады о мировых почвенных ресурсах. Рим: ФАО, 2014. 203 с. [World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Rome: FAO, 2014. 191 p.]
55. Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л.: БИН АН СССР, 1990. 195 с.
56. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ-Химии СПбГУ, 2002. 240 с.
57. *Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: СО РАН, 2008. 381 с.
58. *Лянгузова И.В.* Тяжелые металлы в северотаежных экосистемах России. Saarbrücken: LAP Lambert, 2016. 260 с.
59. *Лянгузова И.В., Ярмишко В.Т., Евдокимов А.С., Беляева А.И.* Состояние сосновых лесов Кольского полуострова на фоне снижения объемов атмосферных выбросов предприятием цветной металлургии // Растительные ресурсы. 2018. Вып. 4. С. 516–531.
60. *Кашулина Г.М.* Экстремальное загрязнение почв выбросами медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове // Почвоведение. 2017. № 7. С. 860–873.
61. *Кашулина Г.М.* Мониторинг загрязнения почв тяжелыми металлами в окрестностях медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове // Почвоведение. 2018. № 4. С. 493–505.
62. *Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // Экология. 2017. № 8. С. 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
63. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russ. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.] <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
64. *Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В.* и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? // Докл. РАН. 2014. Т. 458. № 6. С. 721–725. <https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
65. *Горшков В.В., Баккал И.Ю., Лянгузова И.В., Баркан В.Ш.* Прогноз восстановления напочвенного покрова в сосновом лесу с давностью пожара 65 лет при искусственном загрязнении полиметаллической пылью // Живые и биокосные системы. 2013. № 3. URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-3/article-14>
66. *Лянгузова И.В., Горшков В.В., Баккал И.Ю., Бондаренко М.С.* Воздействие полиметаллической пыли на напочвенный покров сосняка лишайниково-зеленомошного // Вестн. Поволжского гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 3. С. 74–86.
67. *Бондаренко М.С., Лянгузова И.В., Горшков В.В., Баккал И.Ю.* Изменение фитомассы нижних ярусов северотаежных сосновых лесов при экспериментальном загрязнении почв тяжелыми металлами // Растительные ресурсы. 2018. Вып. 1. С. 59–74.
68. *Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А.* Воздействие атмосферного промышленного загрязнения на структуру и продуктивность растений нижних ярусов северотаежных сосновых лесов // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб.: ООО “ВВМ”, 2005. С. 130–139.
69. *Бергман И.Е., Воробейчик Е.Л.* Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах // Лесоведение. 2017. № 1. С. 24–38.
70. *Dulya O.V., Bergman I.E., Kukarskih V.V.* et al. Pollution-induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species // Forest Ecology and Management. 2019. V. 448. P. 312–320. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.026>
71. *Воробейчик Е.Л.* Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278–284.
72. *Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г.* Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосковья (на примере УОПЭЦ “Чашниково”) // Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 2017. № 4. С. 11–20.
73. *Лянгузова И.В., Примак П.А., Волкова Е.Н., Салихова Ф.С.* Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в фоновых и дефолирующих сосновых лесах Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 2020. Вып. 4. С. 335–350.
74. *Полянская Л.М., Никонов В.В., Лукина Н.В.* и др. Микроорганизмы Al-Fe-гумусовых подзолов сосняков лишайниковых в условиях аэротехногенного загрязнения // Почвоведение. 2001. № 2. С. 215–226.
75. *Никонов В.В., Лукина Н.В., Полянская Л.М., Паникова А.Н.* Особенности распространения микроорганизмов в Al-Fe-гумусовых подзолах северотаежных еловых лесов: природные и техногенные аспекты // Микробиология. 2001. Т. 70. № 3. С. 319–328.