

СОСТОЯНИЕ ДРЕВОСТОЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (*ABIES SIBIRICA*) И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ПО ЯРУСАМ ЕЕ КРОНЫ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ООПТ ЮГА КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ, РОССИЯ

Е. В. Бажина

Институт леса имени В.Н.Сукачева СО РАН, Россия

e-mail: genetics@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию: 15.04.2018

Исследованы жизненное состояние темнохвойных древостоев, морфоструктура кроны и распределение химических элементов в кроне деревьев пихты сибирской ООПТ юга Красноярского края. Исследования проводились на территории заповедника «Столбы» и государственного комплексного заказника «Больше-Кемчугский». Индекс жизненного состояния древостоев варьирует от 57.7% до 99.5%. Распределение элементов (N, Ca, S, Mg, Al, Mn, Fe, Zn, Sr, F, Ni, Pb, Cu, Co), а также соотношения техногенных и биофильных элементов в хвое ярусов кроны деревьев пихты сибирской различной сексуализации (женский генеративный, мужской генеративный, вегетативный) изменяются в биоценозах разных категорий состояния. Несмотря на нарушения, проявляющиеся на морфологическом уровне у деревьев пихты сибирской, содержание химических элементов в большей части образцов хвои не превышает уровень нормального содержания в растительных тканях.

Ключевые слова: заказник «Больше-Кемчугский», заповедник «Столбы», индекс жизненного состояния древостоев, морфоструктура кроны, соотношения биофильных и техногенных элементов, элементный состав хвои

Повреждение и усыхание древесных видов в результате воздействия различных факторов, как антропогенных, так и естественных, наблюдается в настоящее время во многих регионах планеты (Lovett & Lindberg, 1992; Бажина, Третьякова, 2001). Массовое усыхание хвойных видов наблюдается с 1950-х гг. в европейских лесах и с начала 1980-х гг. во всем мире, пространственное его распределение не всегда не связано с теми причинами повреждения лесов, которые вызваны климатическим стрессом, временное распределение, как правило, не связано с хорошо идентифицируемыми климатическими событиями. Усыхание охватывает широкий спектр условий произрастания, при этом повреждаются, как правило, определенные виды, часто усыхание проявляется в древостоях с высокой концентрацией поллютантов. В большинстве случаев к деградации лесных экосистем приводит комплекс причин и определяющий фактор установить достаточно сложно.

В условиях глобальной нестабильности среды и возрастающего антропогенного пресса на естественные экосистемы роль особо охраняемых природных территорий (ООПТ) как эталонных природных комплексов особенно важна для выработки мероприятий по корректировке ан-

тропогенных воздействий и сохранения биоразнообразия. Уникальный природный объект для мониторинга состояния лесных экосистем и техногенной нагрузки представляет собой заповедник «Столбы». Уникальность его заключается в специфическом географическом (на стыке трех ботанико-географических зон) и экологическом (на окраине крупного промышленного центра – г. Красноярска) расположении, что позволяет оценить результаты техногенного воздействия на естественные лесные экосистемы.

В последние десятилетия на территории заповедника наблюдается усыхание деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Пихта сибирская характеризуется рядом морфо-физиологических свойств, выделяющих ее среди других представителей семейства *Pinaceae*: узкопирамидальная форма кроны, дорзовентральность роста и строения побегов, радиальная биполярность фитогормонов на побеге, большое количество межмутовочных побегов, продольный градиент сексуализации по кроне дерева (Нухимовская, 1971; Минина, Ларионова, 1979). Продольный градиент сексуализации обуславливает разделение кроны на четыре яруса: женский генеративный, обоеполый, мужской генеративный, аполовой. Обоеполый

ярус, где наблюдается одновременное развитие женских и мужских генеративных зачатков, у деревьев пихты сибирской имеет ограниченную протяженность (Третьякова, Бажина, 1995). Процессы деградации у деревьев пихты сибирской начинаются либо в переходной зоне от верхнего, женского генеративного яруса к следующему за ним мужскому, либо на верхней границе мужского генеративного, т.е. в обоеполом ярусе. Усыхание побегов мужского генеративного яруса сопровождается нарушениями функционирования мужских репродуктивных органов деревьев (Бажина, Зубарева, 2005).

Пространственное разделение женского и мужского генеративных ярусов в кроне, предполагает специфичность структуры и обмена веществ в отдельных частях и органах растения (Сабинин, 1940; Шуляковская, Успенская, 1992). Состав и распределение химических веществ (и отдельных элементов) между органами и частями растений определяется генетически, зависит от условий питания, состояния, возраста и способности к адаптации (Митрофанов, 1977; Стаканов, 1990; Poorter et al., 2003; Второва, Холопова, 2010). В условиях экологического стресса и, особенно при загрязнении среды, нарушения биохимических реакций и физиологических процессов у хвойных растений могут приводить к дисбалансу элементного состава хвои (Lovett & Lindberg, 1992; Сухарева, Лукина, 2004; Михайлова и др., 2010).

Цель настоящего исследования заключалась в оценке жизненного состояния древостоев пихты сибирской, анализе морфоструктуры ее кроны и определении особенностей распределения отдельных химических элементов по ярусам кроны деревьев пихты сибирской, произрастающих на ООПТ, расположенных в непосредственной близости от г. Красноярска.

Материал и методы

Исследования проводились в лесных экосистемах северо-западной части Восточного Саяна – на территории государственного природного заповедника (ГПЗ) «Столбы» (юго-западная окраина г. Красноярска), а также в бассейне р.

Большой Кемчуг, на территории государственного комплексного заказника (ГКЗ) «Большее-Кемчугский» (рис. 1а). Заказник расположен в центральной части Красноярского края. По физико-географическому районированию территория заказника относится к Кемчугскому предгорно-возвышенному округу Приенисейской провинции Западносибирской страны, который представляет собой наклонную к северу денудационную равнину Западносибирской низменности (Лесохозяйственный регламент..., 2008). Рельеф представлен двумя типами местностей: на левобережье – заболоченная низкая возвышенность с абсолютными высотами 200–300 м, на правобережье – средневысотная возвышенность с абсолютными высотами 300–400 м. Заповедник «Столбы» расположен на последних северо-западных отрогах Восточного Саяна, на Куйсумском (Красноярском) хребте и занимает северо-западную окраину обширной Алтайско-Саянской провинции, рядом с границами двух геоморфологических структур – Западносибирской низменностью и Среднесибирским плоскогорьем (Буторина, 1961). Рельеф заповедника в основном низкоротный, с абсолютными высотами 300–820 м. Горный рельеф характеризуется выходами интрузивных пород и проявлениями карста. По лесорастительному районированию территория исследований находится в пределах Алтае-Саянской лесорастительной области и входит в состав Восточно-Саянской лесорастительной провинции (Смагин и др., 1980). Климат района работ континентальный (табл. 1), континентальность нарастает от вершин гор к межгорным котловинам (Поликарпов др., 1986). Почвенный покров территории исследований достаточно мозаичен вследствие различного возраста и состава подстилающих геологических пород, а также неоднородности характера рельефа (Летопись природы..., 2013; Экологический паспорт..., 2017). Расположение заповедника на окраине крупного промышленного центра – г. Красноярска с большим ежегодным объемом выбросов токсических веществ (Государственный доклад..., 2015) обуславливает интерес к изучению влияния города на состояние лесных экосистем.

Таблица 1. Климатическая характеристика районов исследований

Table 1. Climatic characteristics of study sites

Место произрастания	Среднегодовая температура, °С	Среднегодовое количество осадков, мм	Продолжительность безморозного периода, дней*
ГПЗ «Столбы»	-0.3 – +1.2	686	88(183)
Долина р. Б. Кемчуг	-0.2	520	97(143)

Примечание: * – среднеегодовые значения, в скобках – максимальные.

На различных абсолютных высотах (300–756 м н.у.м.) было заложено 19 пробных площадей (ПП): №1 – в долине р. Большой Кемчуг, ГКЗ «Больше-Кемчугский», правобережье, №2–19 – на территории ГПЗ «Столбы»: в низкогорье, на границе с г. Красноярском (№2–3, долина р. Большой Сынжул, бассейн р. Базаиха), в северной, прилегающей к городу части (№4–6, бассейн р. Лалетина), и в среднегорье (№7–11, верховья р. Калтат, бассейн р. Базаиха), а также в юго-восточной части заповедника: в низкогорье (№12–15, бассейн р. Мана) и среднегорье (№16–19, хр. Кайдынский) (рис. 1). Почвенный покров территории исследований достаточно мозаичен: на ПП 1, 4–6 – дерново-подзолистые почвы (Umbric Albeluvisols), $pH_{\text{водн}} = 5.9$, на ПП 2–3 – бурозем (Leptic Cambisols Skeletic), $pH_{\text{водн}} = 6.02$, на ПП 7–11 – серогумусовая (Cambic Leptosols), $pH_{\text{водн}} = 5.25$; на ПП 12–15 – темногоумусовые глееватые (Histic Gleysols Humic), $pH_{\text{водн}} = 5.9$; на ПП 16–19 – буроземы (Leptic Cambisols Skeletic) с выходом горных пород 10–20%, $pH_{\text{водн}} = 5.25\text{--}5.6$ (Шишов и др., 2004; WRB, 2006; Ерунова и др., 2008; Лесохозяйственный регламент..., 2008; Летопись природы..., 2014). Для почв заповедника характерен повышенный естественный фон по алюминию, поскольку он входит в состав магматических сиенитовых интрузий (рис. 1б; Ерунова и др., 2018). Тип леса и бонитет насаждений определялся по материалам лесоустройства и Летописям природы заповедника.

Уровень загрязнения территории исследований определяется выбросами г. Красноярска (более 200 тысяч тонн токсических веществ ежегодно) и г. Ачинска (около 60 тысяч тонн), среди которых преобладают бенз(а)пирен, формальдегид, оксиды серы и азота, взвешенные вещества (Государственный доклад..., 2015). Значительная удаленность от промышленных центров ГКЗ «Больше-Кемчугский» (93 км к западу от г. Красноярска и 56 км к востоку от г. Ачинска) позволяет отнести территорию заказника к фоновой (Экологический паспорт..., 2017). Благоприятное географическое положение ГПЗ «Столбы» (вне зоны преобладающих ветров) и характер рельефа на естественных границах с городом, препятствующий проникновению поллютантов, приводит к значительному (в 5–45 раз по отдельным веществам) снижению уровня загрязнения его территории по сравнению с

городскими экосистемами – на 64.6% территории заповедника уровень загрязнения не превышает околофоновых значений. (Летопись природы..., 2014). Тем не менее, лесные экосистемы заповедника периодически испытывают аэротехногенную нагрузку вследствие привноса воздушных масс с городской территории в периоды с неблагоприятными погодными условиями (Тропина, 2017). Мониторинг снежного покрова в течение многих лет показывает превышение фоновых значений по суммарному загрязнению, содержащемуся в зимних осадках (хлориды, нитраты, фтористые соединения, алюминий, стронций, никель – до 32–128 мг/л) в северной, примыкающей к городу части (верховья р. Калтат и долина р. Большой Сынжул, ПП №2–3, 7–11) и на хр. Кайдынский, ПП №16–19 (Ерунова и др., 2008, 2018).

Для оценки жизненного состояния древостоев проведен сплошной пересчет деревьев на ПП по категориям жизненного состояния (Алексеев, 1989), диаметр деревьев измерялся на высоте 1.3 м от шейки корня. Расчет индексов жизненного состояния древостоев (L_n) проводился по формуле:

$$L_n = \frac{100n_1 + 70n_2 + 40n_3 + 5n_4}{N}$$

где n_1 – число здоровых n_2 – ослабленных, n_3 – сильно ослабленных n_4 – отмирающих деревьев на ПП, N – общее число деревьев, включая сухостой. На каждой ПП оценивалось состояние 120–150 деревьев. На основе полученных индексов древостоев распределяются по следующим классам: L_n – больше или равен 90% – здоровые ненарушенные, 80–89% – древостое с начальным повреждением, 50–79% – поврежденные, 20–49% – сильно поврежденные.

Анализ морфоструктуры кроны (Третьякова, Бажина, 1995) на территории ГКЗ «Больше-Кемчугский» проводился на срубленных модельных деревьях. На территории ГПЗ «Столбы», поскольку рубка деревьев запрещена, анализ проводился на свежих ветровальных деревьях пихты разных категорий состояния (90–210 лет), погибших течение ряда лет (2001–2016 гг.), не имеющих визуальных признаков повреждения корневыми патогенами. Оценка, степени пораженности деревьев ржавчинным раком, проводилась визуально по наличию в кроне «ведьминых метел» и раковых опухолей на стволе деревьев.

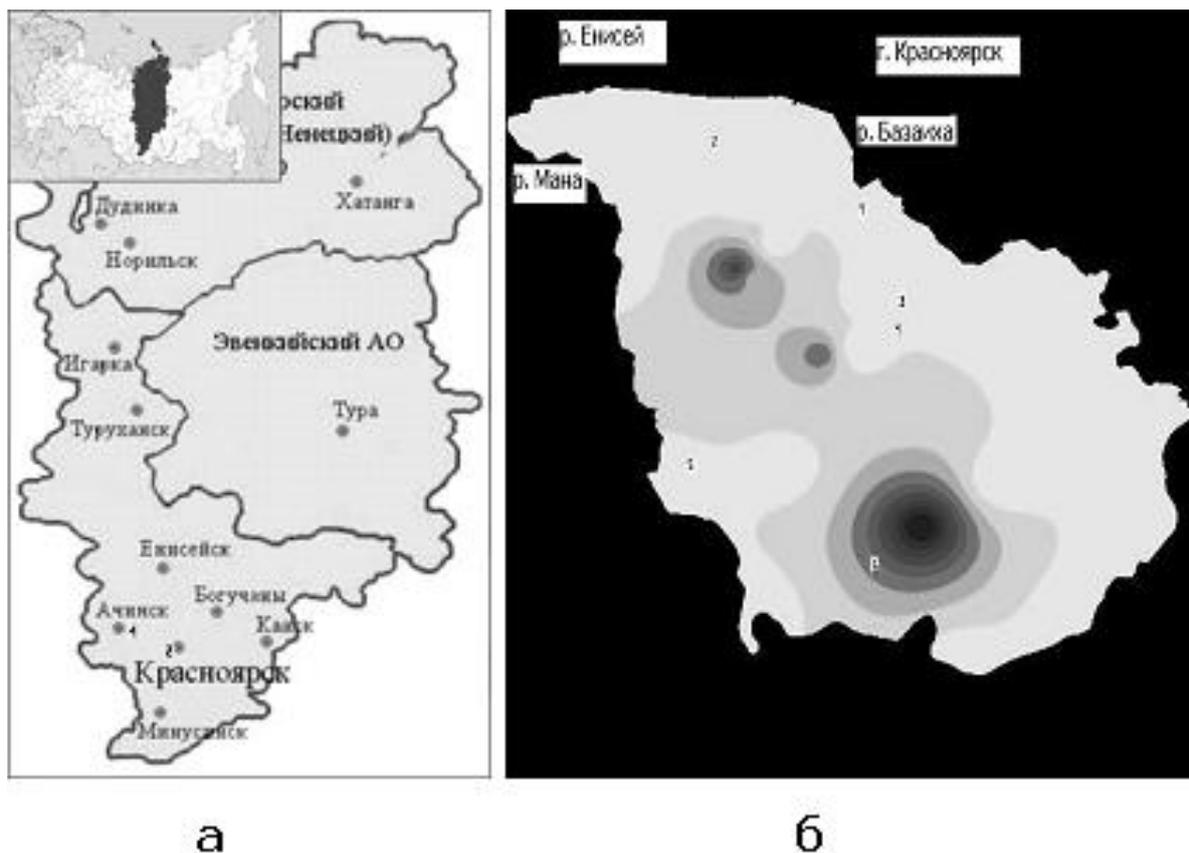


Рис. 1. Схема расположения объектов исследований: а – на территории Красноярского края: 1 – ГКЗ «Больше-Кемчугский», ПП 1; 2 – ГПЗ «Столбы», ПП 2–19; б – на территории заповедника «Столбы»: 1 – ПП 2–3, 2 – ПП 4–6, 3 – ПП 7, 4 – ПП 8–11, 5 – ПП 12–15, 6 – ПП 16–19; содержание Al в почве (мг/кг) составляет: – 0–0.39, – 0.39–0.78, – 0.78–1.17, – 1.17–1.56, – 1.56–1.95, – 1.95–2.34, – 2.34–2.73, – 2.73–3.12, – 3.12–3.51.

Fig. 1. Scheme of study sites: а – in Krasnoyarsky Krai: 1 – State Complex Sanctuary «Bolshe-Kemchugskiy», study plot 1; 2 – State Nature Reserve «Stolby», study plots 2–19; б – in the State Nature Reserve «Stolby»: 1 – study plots 2–3, 2 – study plots 4–6, 3 – study plot 7, 4 – study plots 8–11, 5 – study plots 12–15, 6 – study plots 16–19. Contents of Al in soil (mg/kg) is: – 0–0.39, – 0.39–0.78, – 0.78–1.17, – 1.17–1.56, – 1.56–1.95, – 1.95–2.34, – 2.34–2.73, – 2.73–3.12, – 3.12–3.51.

Для определения элементного состава в 2012 г. с западной стороны деревьев (15–20 шт.) секатором отбирались побеги и по 200 г 1–2-летней хвои. Сбор образцов (2–5 модельных ветвей с одного дерева) проводился в осенний период (октябрь), с различных ярусов кроны (женского – на расстоянии 0.5–2.5 м, мужского – 3.0–4.5 м, вегетативного – 6.5–7.0 м от вершины дерева). На 3–5 модельных ветках измерялись морфометрические показатели побегов (длина и диаметр побегов, см) и хвои (длина и ширина, мм).

Для анализа элементного анализа хвои деревьев с одной ПП объединялась по типу сексуализации (женская, мужская, вегетативная), затем высушивалась в лабораторных условиях до воздушно-сухого состояния и измельчалась без разделения на возрастные классы. Образцы перед анализом не отмывали, анализы проводились в 1–3-х повторностях. Определение элементного состава хвои проводилось в лаборатории химии Институ-

та биофизики СО РАН: фтора – фотометрическим методом (Антонова, 1989), общего азота – по методу Кьельдаля (ГОСТ Р 51417-99), серы – титриметрическим методом (Кузнецов и др., 1968), относительные ошибки определения составили 0.01–0.05%; металлов – Al, Ca и Mg – методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой (U.S. EPA, 2001; ПНД Ф 16.1:2.3.3.11-98) на эмиссионном спектрометре iCAP 6300 Duo (ThermoScientific, Великобритания, 2010 г.); Fe, Mn, Cu, Pb, Zn, Cd (определялся только в вегетативной хвое), Ni, Co – методом атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрометре «Квант 2А», Россия (ГОСТ 30178-96; ГОСТ 26929-94, МУ, 92), точность методов – 0.005%.

Для статистической обработки материала использовались методы описательной статистики, корреляционный и регрессионный анализы в пакете программ Microsoft Excel, достоверность различий определялась дисперсионным анализом.

Результаты и обсуждение

Индекс жизненного состояния древостоев темновойных биоценозов Восточного Саяна варьирует от 90.0–99.5% в низкогорье (300–520 м н.у.м.) до 57.7–68.5% в среднегорных биоценозах (выше 700 м н.у.м.) (табл. 2). Низкогорные биоценозы, относятся, в основном, к классу ненарушенных, здесь усыхают отдельные молодые деревья пихты сибирской с диаметром менее 10 см (рис. 2), очевидно, вследствие биоценологических влияний. Исключение составили биоценозы, произрастающие непосредственно на северо-восточной границе заповедника с г. Красноярском (ПП №2–3), которые классифицируются как поврежденные. Усыханию здесь в большей степени подвержены средневозрастные деревья пихты с диаметром – 16–20 см.

Среднегорные биоценозы (670 м н.у.м. и выше) относятся, к поврежденным, здесь усыхают, в основном, деревья пихты с диаметром 16–20 см (ПП №8–11, 16–19) и более 35 см (ПП №7). Деревья кедра, лиственницы и сосны практически не имеют признаков повреждения. Степень повреждения биоценозов возрастает с увеличением абсолютной высоты местности. Усыхание деревьев пихты сопровождается интенсивным поражением их ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii* Wint.) ($y = 0.2066x + 5.0576$, $R^2 = 0.97$, $P = 0.05$).

Анализ модельных деревьев пихты сибирской показал, что линейный прирост в высоту закономерно снижается с возрастом при вступлении деревьев в генеративный период с 13.4–46.4 см/год (вегетативный ярус) до 4.5–35.8 см/год (женский генеративный ярус) и 9.3–26.0 см/год (мужской генеративный ярус). Протяженность ярусов различной сексуализации по оси ствола варьировала в зависимости от возраста дерева: женского – от 0.39 м до 3.89 м, мужского – от 0 м до 14.9 м, вегетативного – от 4.3 м до 12.8 м. Ретроспективный анализ выявил, что одновременное развитие женских и мужских генеративных зачатков у пихты сибирской, в отличие от других хвойных (Chamberlain, 1935), наблюдается лишь на одной – двух мутовках переходного яруса, который может занимать у разных деревьев от 0.19 м до 1.3 м. Интенсивное усыхание пихты наблюдается с начала 1990-х гг., однако анализ морфоструктуры кроны показал, что отдельные деревья усыхают с 1973–1974 гг. и 1983 гг. В течение десятков лет усыхание проходило по характерному для пихты сибирской «подверхушечному» типу (Третьякова, Бажина, 1995): хлорозы, некрозы хвои, депрессия роста и усыхание ветвей приурочены к побегам

мужского генеративного и обоюполого, переходного от женской к мужской сексуализации ярусов. Обнаружены деревья, у которых усыхает вершина (0.7–0.5 м), затем следуют 2–3 живые мутовки женского генеративного яруса (протяженностью по оси ствола – до 0.6 м), после чего идет основная усохшая часть кроны (0.5–3.3 м, мужской генеративный ярус). Деревья на такой стадии усыхания не встречаются в усыхающих биоценозах других частей гор Южной Сибири. Протяженность усохшей части у разных деревьев варьирует от 16.1% до 56.4% от общей протяженности кроны.

Угол отхождения ветвей от оси ствола у здоровых и усыхающих деревьев достоверно не различался и составлял 47–90° – в верхней части кроны (женский генеративный ярус), 90–112° – в средней части кроны (мужской ярус) и 90–130° – в нижней части кроны (вегетативный ярус). В низкогорных биоценозах преобладают деревья здоровые и начальной категории усыхания, в среднегорных биоценозах – начальной и средней категории (Третьякова, Бажина, 1995). В настоящее время в результате атаки уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford, 1894 – Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) усыхание пихтовых лесов заповедника приобрело катастрофический характер – у деревьев наблюдается усыхание кроны, массивы усыхающих деревьев охватывают значительные площади.

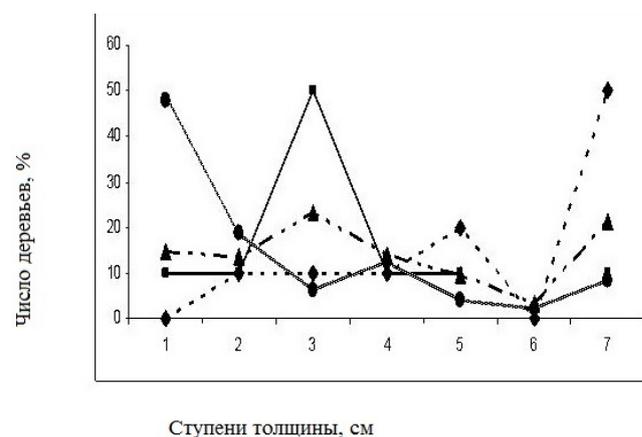


Рис. 2. Распределение усыхающих деревьев по ступеням толщины, %. Обозначения: ■ – ПП 1, 4–6, 12–15; ● – ПП 2–3; ◆ – ПП 7; ▲ – ПП 8–11, 16–19. Ось X: Ступени толщины: 1 – до 10 см, 2 – 10–15 см, 3 – 16–20 см, 4 – 21–25 см, 5 – 26–30 см, 6 – 31–35 см, 7 – более 35 см. Ось Y: доля деревьев, %.

Fig. 2. Distribution of drying fir trees on thickness grade, percentage. Designations: ■ – study sites №1, 4–6, 12–15; ● – study sites №2–3; ◆ – study sites №7; ▲ – study sites №8–11, 16–19. Axis X: thickness grade: 1 – less 10 cm, 2 – 10–15 cm, 3 – 16–20 cm, 4 – 21–25 cm, 5 – 26–30 cm, 6 – 31–35 cm, 7 – more than 35 cm. Axis Y: proportion of trees, %.

Таблица 2. Характеристика исследуемых лесных биоценозов
Table 2. Site characteristics and living status of biocoenosis

№ ПП	Состав древостоя	Тип леса	Бонитет	Высота, м н.у.м.	Индекс жизненного состояния, %	Класс лесных биоценозов
бассейн р. Большой Кемчуг						
1	7П1Е1Б1Ос	Разнотравный	II	350	92.0	Ненарушенный
бассейн рр. Базаиха и Лалетина						
2	8П1С1Е+Б	Кустарничково-крупнотравный	III	450–480	69.9	Поврежденные
3	8П2С				71.8	
4	8П1С1Е	Осочково-крупнотравный	III	450–520	90.0	Ненарушенные
5	5П1Л1Е2Б1Ос+С	Разнотравно-орляковый			94.5	
6	8П2С		96.8			
7	8П2Л+К,Е	Хвоцево-вейниковый	III	640	98.5	
8	5П3Л2Е+С	Крупнотравно-зеленомошный	IV	670	85.7	Начальное повреждение
9	9П1Б+К,Е			680	88.9	
10	9П1К+Е,Б	Приручейно-крупнотравно-мшистый		720	82.2	
11	10П+К,Л,Б,Ос	Кустарничково-зеленомошный		680	85.3	
бассейн р. Мана						
12	8П2Л+Е	Приручейно-крупнотравно-мшистый	III	300	99.0	Ненарушенные
13	10П	Кустарничково-зеленомошный	II	433	92.6	
14	10П	Осочково-зеленомошный		433	99.5	
15	10П	Кустарничково-зеленомошный	III	433	96.5	
хр. Кайдынский						
16	8П1К1С	Кустарничково-зеленомошный	III	748	67.9	Поврежденные
17	9П1К+С				68.5	
18	9п1К	Осоково-зеленомошный		756	57.7	
19	9П1К				60.0	

Химический состав хвои пихты сибирской. Концентрация зольных элементов в хвое пихты колеблется в пределах 1.7–2.7% на массу абсолютно сухого вещества. Распределение элементов по ярусам кроны варьирует в зависимости от условий произрастания (табл. 3). На ПП №1 содержание основного питательного элемента – азота несколько увеличивается в верхнем, женском ярусе, что, может быть, обусловлено обеспечением потребностей женских репродуктивных структур. Аналогичные тенденции наблюдаются по распределению серы и магния. Необходимо отметить, что в хвое вегетативного яруса содержание фтора и кадмия оказалось ниже порога обнаружения метода. На ПП №2–6 максимальным содержанием азота характеризуется нижний, вегетативный ярус, в хвое мужского яруса накапливается цинк, наблюдается также тенденция к накоплению в хвое женского яруса

марганца, кобальта, фтора. В пограничных с городом биоценозах (ПП №2–3) в мужском генеративном ярусе резко увеличивается содержание цинка, а в хвое женского яруса, напротив, снижается, отмечены также тенденции к дисбалансу содержания железа и кальция. В усыхающих биоценозах (ПП №16–19) катастрофически падает уровень азота, в генеративных ярусах снижается содержание цинка и увеличивается содержание алюминия и фтора.

Ряды накопления, построенные на основе элементного состава хвои вегетативного яруса на разных ПП отличаются лишь по накоплению отдельных микроэлементов (табл. 4). Фоновый биоценоз характеризуется снижением уровня стронция, очевидно, вследствие его низкого содержания в почве. В хвое пихты ГПЗ «Столбы» наблюдаются изменения по паре Cd–Co, на удаленных от города ПП №9–11, 16–19 отмечено снижение содержания свинца в 3–5 раз.

Таблица 3. Распределение химических элементов по ярусам кроны деревьев пихты сибирской, абсолютно сухое вещество*
Table 3. Chemical element localisation among different layers of fir-tree crowns (absolutely dry substance)

№ ПП	Ярусы кроны	N**	S	Ca	Mg	Mn	Zn**	Fe	Cu	Al**	Pb	Ni	Co	Sr	F
1	женский	1.1	0.110	5.8	1650	479	26.83	69	3.2	185	0.13	7.8	0.05	2.5	4.8
	мужской	1.0	0.105	18.0	1270	528	36.14	102	2.7	167	0.06	4.5	0.05	2.5	2.4
	вегетативный	1.0	0.095	10.3	1050	358	35.39	96	3.2	267	0.33	2.3	0.09	2.7	0
2–3	женский	0.7	0.151	10.0	1650	520	22.90	57	2.1	261	0.32	3.1	0.13	3.3	4.1
	мужской	1.0	0.138	24.0	1730	375	50.90	160	3.5	241	0.08	1.7	0.03	4.3	0
	вегетативный	1.5	0.169	19.5	2250	291	43.90	90	3.8	242	0.13	2.3	0.05	3.4	2.4
4–6	женский	0.8	0.108	26.5	1650	702	36.30	251	3.6	358	0.03	1.2	0.09	5.5	3.1
	мужской	1.0	0.127	15.8	2700	411	39.30	132	2.6	208	0.06	1.3	0.08	6.0	2.0
	вегетативный	1.4	0.137	22.5	1800	291	39.30	101	3.2	267	0.06	4.9	0.07	3.4	2.4
16–19	женский	0.3	0.130	8.6	839	374	19.50	130	3.1	850	0.19	2.0	0.04	3.5	15.0
	мужской	0.4	0.125	15.9	2123	564	30.00	130	3.3	850	0.15	1.5	0.08	5.0	12.0
	вегетативный	0.3	0.120	11.8	1139	393	40.84	89	3.6	641	0.10	2.0	0.09	3.5	11.4
Фоновые и пороговые содержания ***			0.12				130		5.1		8.0	5.0–10	1.3	32	1.1–20.0

Примечание: * – N, S, %; Ca, г/кг; Mg, Zn, Mn, Fe, Cu, Al, Pb, Ni, F, Co, Sr, F, мг/кг.

** – различия достоверны при P = 0.010–0.001.

*** – пороговое содержание в хвое фтора (Гудериан, 1979) и фоновые содержания в хвое пихты в фоновых районах Восточной Сибири (Санина и др., 2004).

Таблица 4. Ряды накопления элементов в хвое вегетативного яруса пихты сибирской в различных условиях произрастания
Table 4. Series of element accumulation in vegetative needle of Siberian fir at different sites

№ ПП	Элементы														
	N	Ca	Mg	S	Al	Mn	Fe	Zn	Cu	Sr	Ni	Pb	Co		
1	N	Ca	Mg	S	Al	Mn	Fe	Zn	Cu	Sr	Ni	Pb	Co		
2–3	N	Ca	Mg	S	Al	Mn	Fe	Zn	Sr	F	Cu	Pb	Ni	Cd	Co
4–6	N	Ca	Mg	S	Al	Mn	Fe	Zn	Sr	F	Cu	Ni	Pb	Co	Cd
9–11,16–19	N	Ca	Mg	S	Al	Mn	Fe	Zn	Sr	F	Ni	Cu	Pb	Cd	Co

В результате изменений элементного состава в хвое нарушаются соотношения S/N, Fe/Mn, F/Ca (табл. 5). В поврежденных горных биоценозах (ПП №16–19) соотношения S/N, и F/Ca **увеличиваются** в 2.5–4.3 раза, на ПП № 2–19 – отмечена тенденция к ингибированию накопления биофильного марганца – особенно резко увеличивается соотношение Fe/Mn в мужском ярусе на ПП №2–3. Кроме того, регрессионный анализ показал сопряженное увеличение для таких пар элементов, как Fe–Ca, Zn–Ca, **что возможно, приводит** к несбалансированным реакциям в растении, поскольку эти элементы, как правило, считаются антагонистами, а также для пары F–Al (рис. 3а,б,в). В то же время, для пары Sr–Ni **установлена** обратная зависимость – накопление стронция в хвое сопровождается снижением содержания никеля (рис. 3г), что, вероятно, объясняется его высокой химической активностью.

Содержание фтора и тяжелых металлов в большей части образцов соответствует уровню нормального их содержания в растениях (Chaman, 1968, цит. по Ивлеву, 1986; Каббата-Пендиас, 1989; Батраева, 1990; Ильин, 2012). Показательно, что у деревьев, растущих на значительном удалении от г. Красноярск (ГПЗ

«Больше-Кемчугский»), содержание фтора и кадмия в вегетативной хвое оказалось ниже порога определения метода, в генеративных, физиологически активных ярусах отмечена тенденция к увеличению содержания магния и марганца. В тоже время в биоценозах ГПЗ «Столбы» содержание серы превышает нормальный уровень (0.12%), установленный для данного вида (Батраева, 1990), в хвое вегетативного яруса несколько увеличивается содержание кадмия. Поврежденные среднегорные биоценозы (ПП №16–19) характеризуются резким падением уровня азота и значительным (в 2.4–4.6 раз) увеличением содержания алюминия в хвое, что, вероятно, связано с повышенным уровнем его содержания в почве (рис. 1б), наблюдается также тенденция к увеличению содержания фтора. Выявлена функциональная негативная зависимость между индексом жизненного состояния древостоев и содержанием алюминия (рис. 3а). В тоже время, для марганца и цинка выявлены положительные связи с морфометрическими показателями побегов (рис. 3б,в). Очевидно, эти элементы являются биофильными – увеличение их содержания положительно сказывается на ростовых характеристиках побегов деревьев.

Таблица 5. Соотношения элементов в хвое пихты сибирской в различных условиях произрастания
Table 5. Biophillic and technogenic element relations in fir-tree needle in different sites

№ ПП	Ярусы кроны	S/N	Fe/Mn	F/Ca
1	женский	0.10	0.14	0.83
	мужской	0.11	0.19	0.13
	вегетативный	0.10	0.27	–
2–3	женский	0.22	0.11	0.41
	мужской	0.14	0.43	–
	вегетативный	0.11	0.31	0.12
4–6	женский	0.14	0.36	0.12
	мужской	0.13	0.32	0.13
	вегетативный	0.10	0.35	0.11
16–19	женский	0.43	0.35	1.75
	мужской	0.31	0.23	0.75
	вегетативный	0.40	0.23	0.97

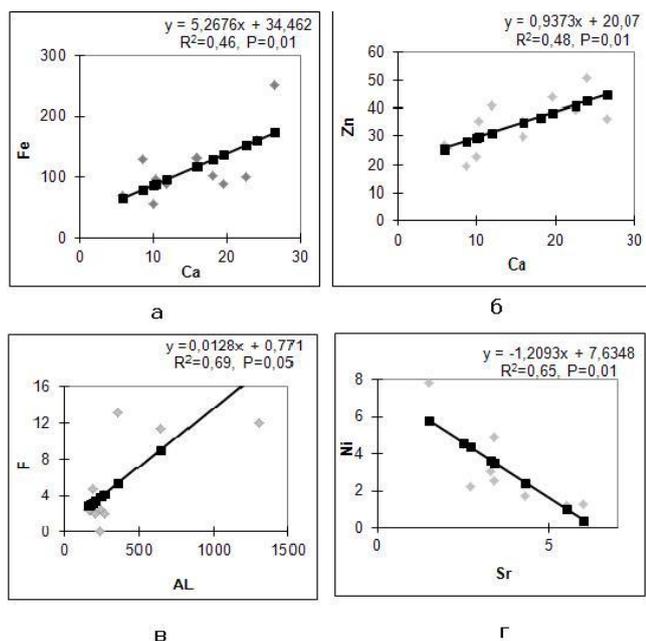


Рис. 3. Связь между содержанием в хвое усыхающих пар элементов ($p = 0.01-0.001$, $n = 24$): а – железо – кальций (Fe–Ca); б – цинк – кальций (Zn–Ca); в – фтор – алюминий (F–Al); г – никель – стронций (Ni–Sr).

Fig. 3. Correlation between element content in a needle ($p = 0.010-0.001$, $n = 24$): а – Fe–Ca, б – Zn–Ca, в – F–Al, г – Ni–Sr.

Оценка состояния древостоев темнохвойных биоценозов особо охраняемых территорий показала, что усыхание деревьев пихты отмечается только в непосредственной близости от г. Красноярска, анализ морфоструктуры кроны показал, что массовое повреждение деревьев наблюдается с начала 1990-х гг., т.е. началось на двадцать лет позже, чем в восточной части ареала пихты сибирской (бассейн оз. Байкал) (Третьякова, Бажина, 1995). Вместе с тем, повреждение отдельных деревьев совпадает с началом процессов деградации в других частях гор Южной Сибири (хр. Хамар-Дабан, Западный Саян, Кузнецкий Алатау), что свидетельствует о масштабном повреждении данного вида, возможно, вследствие глобальной нестабильности климатических условий (засухи, зимние оттепели и пр.) (Бажина, Третьякова, 2001;

Бажина и др., 2013). Как и в других частях гор Южной Сибири, в горах Восточного Саяна зона усыхания (750–800 м н.у.м.) практически совпадает с избыточно влажными горными районами. Усыхание деревьев пихты в лесных экосистемах долгое время проходило по характерному для данного вида «подверхушечному» типу, при этом у усыхающих деревьев отмечалось снижение интенсивности ксилогенеза, изменения азотного обмена, накопление серы в хвое (Меняйло, 2001; Бажина, Зубарева, 2005). Ранее показано, что у усыхающих деревьев пихты сибирской наблюдаются падение содержания в хвое пролина и глутаминовой кислоты, накопление техногенных элементов (Массель и др., 1989; Батраева, 1990; Третьякова и др., 1996; Кудашова 2001; Санина и др., 2004; Бажина и др., 2013). Ослабление деревьев, очевидно, привело к нарушению их гомеостаза и катастрофическому усыханию в последние годы вследствие инвазии уссурийского полиграфа (Ерунова и др., 2018).

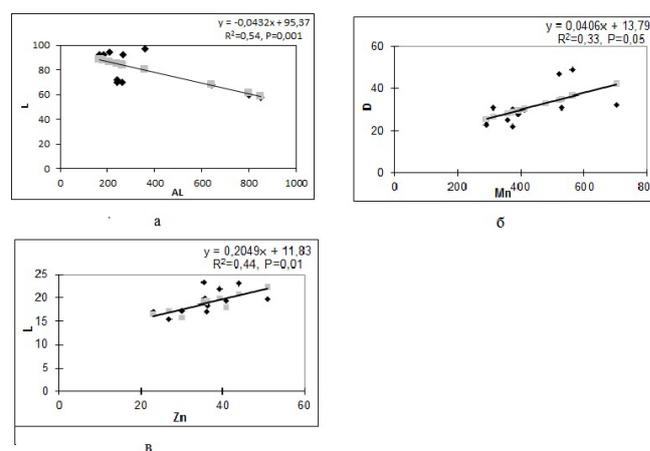


Рис. 4. Линейная регрессия между содержанием элементов и морфологическими характеристиками: а – жизненное состояние древостоев (L) – содержание в хвое алюминия (Al), б – диаметр побегов (D) – содержание марганца (Mn), в – длина хвои (L) – содержание цинка (Zn).

Fig. 4. Regression between element contents and morphometric traits of shoots: а – living status of biocoenosis (L) and Al content, б – diameter and Mn content, в – shoot length and Zn content.

В качестве одной из возможных причин усыхания пихты сибирской рассматривается повышенный уровень загрязнения атмосферы (Батраева, 1990; Третьякова и др., 1996; Кудашова, 2001; Меняйло, 2001; Санина и др., 2004). Зона усыхания темнохвойных лесов в горах Южной Сибири практически совпадает с границами избыточно влажного высотного пояса (ВПК), в котором градиент осадков способствует осаждению загрязняющих веществ из атмосферы (Поликарпов и др., 1986). Увеличение содержания техногенных элементов (алюминий, фтор, сера), и снижение биофильных (азот, цинк), а также увеличение соотношений сера/азот, фтор/кальций в поврежденных среднегорных биоценозах, где преобладают усыхающие деревья, вероятно, обусловлено нарушением их гомеостаза. В усыхающих темнохвойных биоценозах Кузнецкого Алатау также наблюдалось накопление в хвое сульфатов и ртути при снижении содержания цинка (Бажина и др., 2013). Виды рода *Abies* характеризуются высоким, очевидно, достаточным для формирования белков соотношением S/N (0.08–0.11) (Radwan et al., 1989). Резкое снижение содержания азота (основного элемента питания), а также цинка в побегах женской сексуализации у усыхающих деревьев в нарушенных горных биоценозах (ПП №16–19) может быть вызвано их недостатком в связи с нарушением корне-листных взаимодействий и активной утилизацией репродуктивными структурами (Судачкова, 1984; McDowell et al., 2000). Нарушение баланса элементного состава хвои пихты поврежденных биоценозов, свидетельствует о нарушении транспорта и утилизации питательных веществ, что, очевидно, определяет изменения морфологии и усыхание деревьев.

Растения достаточно консервативны в сохранении элементного состава вещества, сбалансированность которого является необходимым условием нормального роста и развития (Сабинин, 1940; Каббата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ильин, 2012). Трансформация метаболизма может вызывать нарушения гомеостаза и продукционных процессов. В частности, установлено, что при загрязнении, вследствие чрезмерного поглощения химических элементов у растений наблюдается дисбаланс элементного состава, что отражается на процессах роста и развития (Барахтенова, 1993; Сухарева, Лукина, 2004; Серегин, Кожевникова, 2006; Михайлова и др., 2010). В тоже время, при достаточном количестве минеральных веществ в почве

поступление их в растения не зависит от процессов роста, вследствие чего при ослаблении роста элементы накапливаются в растительных тканях (Судачкова, 1984). Мы полагаем, что увеличение содержания магния, марганца, цинка и кальция в хвое мужских побегов деревьев, растущих на ПП №2–3 и №16–19, наблюдается вследствие снижения интенсивности ростовых процессов.

Состав и распределение веществ (и отдельных элементов) между органами и частями растений определяется генетически, в зависимости от условий питания, возраста и способности к адаптации (Некрасова, 1973; Стаканов 1990; Второва, Холопова, 2010). В настоящее время у древесных растений установлено существование как базипетального, так и акропетального распределения химических веществ (Ильина, 1987; Тулус, Тамм, 1990). Предполагается, что различия содержания питательных веществ верхней и нижней частей кроны могут определяться условиями освещения крон (Mead, 1984; Poorter et al., 2003) и питательным статусом деревьев (Finer, 1994). Настоящие исследования не выявили у пихты сибирской четких градиентов распределения элементов – содержание их в хвое различных ярусов в значительной степени зависит от условий произрастания. Акропетальный градиент азота, серы и магния, который обеспечивает преимущества в питании побегов верхней части кроны, где при формировании репродуктивного аппарата происходит активный органо- и гистогенез, синтез различных веществ, в том числе ферментов, регулирующих активность обменных процессов (McDowell et al., 2000), наблюдается только в ненарушенных фоновых биоценозах (ПП №1).

Заключение

Состояние лесных темнохвойных биоценозов ООПТ, расположенных в непосредственной близости от г. Красноярска, значительно различается. Индекс жизненного состояния древостоев пихты сибирской, произрастающих на границе с г. Красноярском и на высотах более 670 м н.у.м., снижается до 57.7–88.9%. В усыхающих среднегорных биоценозах наблюдается резкое снижение азота в хвое деревьев, что сопровождается нарушениями ростовых процессов, приводит к хлорозам, некрозам и усыханию хвои. Несмотря на нарушения, проявляющиеся на морфологическом уровне (усыхание деревьев) и некоторый дисбаланс элементного состава хвои, содержание химиче-

ских элементов (за исключением серы) практически не превышает допустимые уровни. Очевидно, консервативность элементного состава, являющаяся необходимым условием нормального роста и развития растений, обеспечивается работой эндогенных защитных механизмов (Каббата-Пендиас, Пендиас, 1989; Ильин, 2012). Морфология деревьев пихты сибирской, состав и распределение химических элементов по кроне в значительной степени определяется эндогенными факторами (биологическими особенностями и выполнением репродуктивных функций), уровнем содержания техногенных элементов – условиями произрастания, и, в частности, загрязнением среды. В оптимальных условиях произрастания у деревьев пихты наблюдается акропетальный градиент распределения азота, серы и магния по ярусам кроны, который, очевидно, определяется потребностями репродуктивных органов.

Благодарности

Автор глубоко признателен директорам заповедника «Столбы» – А.В. Кнорре и В.М. Щербакову, в течение длительного периода времени (1993–2018 гг.) поддерживающим проведение данных исследований на территории заповедника, а также всем сотрудникам заповедника, осуществлявшим помощь в сборе образцов. Автор искренне признателен д.б.н. Ю.Н. Краснощекову и к.б.н. Т.В. Пономаревой за консультации по классификации почв территории исследований, а также трем анонимным рецензентам за анализ рукописи и критические замечания. Работа в течение ряда лет поддерживалась грантами РФФИ и Красноярского краевого фонда науки.

Литература

Алексеев В.А. 1989. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. №4. С. 51–57.
 Антонова Б.И. (ред). 1989. Методика определения фтора в биологическом материале и минеральных веществах. Лабораторные исследования в ветеринарии: химико-токсикологические методы: Справочник. М.: Агропромиздат. 320 с.
 Бажина Е.В., Третьякова И.Н. 2001. К проблеме усыхания пихтовых лесов // Успехи современной биологии. Т. 121(6). С. 626–631.
 Бажина Е.В., Сторожев В.П., Третьякова И.Н. 2013. Усыхание пихтово-кедровых лесов Кузнецкого Алатау в условиях техногенного загрязнения // Лесоведение. №2. С. 15–21.
 Бажина Е.В., Зубарева О.Н. 2005. Содержание различных форм азота в хвое пихты сибирской при усыхании // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем (11–15 октября 2005 г.). Иркутск: Изд-во Иркутского госуниверситета. С. 523–525.

Барахтенова Л.А. 1993. Влияние поллютантов на обмен веществ и состояние сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения. Автореферат дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 26 с.
 Батраева А.А. 1990. Содержание серы в хвое пихты сибирской, как показатель загрязнения атмосферы // География и природные ресурсы. №3. С. 66–70.
 Буторина Т.Н. 1961. К характеристике лесорастительных условий Государственного заповедника «Столбы» // Труды заповедника «Столбы». Вып. 3. С. 249–282.
 Второва В.Н., Холопова Л.Б. 2010. Распределение биофильных элементов в кроне ели европейской // Лесоведение. №3. С. 71–80.
 ГОСТ Р 51417-99. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Определение массовой доли азота и вычисление массовой доли сырого протеина. Метод Кьельдаля. М.: Изд-во стандартов, 1998. 247 с.
 ГОСТ 30178-96. Сырье и продукты пищевые. Атомно-абсорбционный метод определения токсичных элементов. Точка доступа: <http://docs.cntd.ru/document/1200021152>
 ГОСТ 26929-94. Сырье и продукты пищевые. Подготовка проб. Минерализация для определения содержания токсических элементов. М.: Изд-во стандартов, 1994.
 Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2014 году». Красноярск, 2015. 294 с.
 Гудериан Р. 1979. Загрязнение воздушной среды. М.: Мир. 200 с.
 Ерунова М.Г., Якубайлик О.Э., Гостева А.А. 2008. Геоинформационное обеспечение задач экологического мониторинга особо охраняемых территорий // Журнал Сибирского федерального университета. Техника и технологии. Т. 1(4). С. 366–376.
 Ивлев А.М. 1986. Биогеохимия. М.: Высшая школа. 126 с.
 Ильин В.Б. 2012. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва-растение. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 220 с.
 Ильина Т.М. 1987. Химический состав хвои ели аянской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 144–153.
 Каббата-Пендиас А., Пендиас Х. 1989. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир. 439 с.
 Кудашова Ф.Н. 2001. Изменение интенсивности роста побегов и хвои у пихты сибирской в условиях длительного воздушного загрязнения // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Владивосток. С. 157–158.
 Кузнецов В.И., Басаргин Н.Н., Мисищева Л.Г. 1968. Усовершенствованный метод определения серы в растительных объектах по Шенигеру // Агрохимия. №3. С. 134–137.
 Лесохозяйственный регламент Козульского лесничества. 2008. Утвержден Приказом министерства природных ресурсов и лесного комплекса Красноярского края от 22.12.2008. №123-о. 71 с.

- Летопись природы Государственного природного заповедника «Столбы». Кн. 71. Красноярск, 2013. С. 18–25.
- Летопись природы Государственного природного заповедника «Столбы». Кн. 72. Красноярск, 2014. С. 156–161.
- Массель Г.И., Швец М.М., Середкова С.В. 1989 Состояние пихтовых лесов в горах Хамар-Дабана на Байкале // Исследование лесной патологии. Иркутск: СИФиБР. С. 5–23.
- Меняйло Л.Н. 2001. Пихта сибирская в условиях техногенного загрязнения красноярского заповедника «Столбы» // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Владивосток. С. 160–161.
- Минина Е.Г., Ларионова Н.А. 1979. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М: Наука. 215с.
- Митрофанов Д.П. 1977. Химический состав лесных растений Сибири. Новосибирск: Наука. 202с.
- Михайлова Т.А., Калугина О.В., Афанасьева Л.В., Нестеренко О.И. 2010. Тренды содержания химических элементов в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в разных условиях произрастания и при техногенной нагрузке // Сибирский экологический журнал. №2. С. 239–247.
- Некрасова Т.П. 1973. Некоторые итоги в изучении питания генеративных органов хвойных // Половая репродукция хвойных. Материалы I-го Всесоюзного Симпозиума (16–20 апреля 1973 г.). Т. I. С. 186–194.
- Нухимовская Ю.Д. 1971. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмосковья // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 76(2). С. 105–112.
- Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 226 с.
- ПНД Ф 16.1:2.3:3.11-98. Методика выполнения измерений содержания металлов в твердых объектах (почва, компосты, кеки, осадки сточных вод, пробы растительного происхождения) методами спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (41 элемент). Введ. 1999-0324. М., 1999. 10 с.
- Сабинин Д.А. 1940. Минеральное питание растений. М.-Л.: Изд. АН СССР. 307 с.
- Санина Н.Б., Чупарина Е.В., Нестерова А.А. 2004. Химический состав растительности Байкальского биосферного заповедника (в связи с проблемой деградации пихтовых лесов северного склона хр. Хамар-Дабан) // Сибирский экологический журнал. №1. С. 57–65.
- Серегин И.В., Кожевникова А.Д. 2006. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. Т. 53(2). С. 285–308.
- Смагин В.Н., Ильинская С.А., Назимова Д.И., Новосельцева И.Ф., Чередникова Ю.С. 1980. Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 336 с.
- Стаканов В.Д. 1990. Распределение органического вещества в различных частях деревьев сосны обыкновенной // Лесоведение. №4. С. 25–33.
- Судачкова Н.Е. 1984. Анализ регуляторных механизмов ксилогенеза // Лесоведение. №6. С. 3–9.
- Сухарева Т.А., Лукина Н.В. 2004. Химический состав и морфометрические характеристики хвои ели сибирской на Кольском полуострове в процессе деградиционной сукцессии лесов // Лесоведение. №2. С. 36–43.
- Третьякова И.Н., Бажина Е.В. 1995. Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Известия РАН. Серия биологическая. №6. С. 685–692.
- Третьякова И.Н., Зубарева О.Н., Бажина Е.В. 1996. Влияние загрязнения среды окислами серы на морфоструктуру кроны, генеративную сферу и жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской в Байкальском регионе // Экология. №1. С. 17–23.
- Тропина Е.Ф. 2017. Загрязнение почв в заповеднике «Столбы» // Летопись природы государственного заповедника «Столбы» за 2016 год. Красноярск. С. 161–178.
- Тулус Х.Х., Тамм Ю.А. 1990. Содержание азота, фосфора, калия и кальция в хвое сосны обыкновенной // Лесоведение. №4. С. 58–63.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 342 с.
- Шуляковская Т.А., Успенская Л.Н. 1992. Содержание азота в побегах сосны разной сексуализации // Лесоведение. №2. С. 26–31.
- Экологический паспорт Козульского района. Красноярск: Центр реализации мероприятий по природопользованию и охране окружающей среды Красноярского края, 2017. Точка доступа: <http://krassecology.ru/EcoPassport/Index/21>
- Ерунова М.Г., Кадочников А.А., Якубайлик О.Э. 2018. Экологический атлас заповедника «Столбы». Точка доступа: <http://info.krasn.ru/stolby>
- Chamberlain C.J. 1935. **Gymnosperms. Structure and Evolution.** Chicago: University Chicago Press. 484 p.
- Finer L. 1994. Variation in needle nutrient concentrations in the crown of Scot pine on peatland // *Sylva Fennica*. Vol. 28(1). P. 41–51. DOI: 10.14214/sf.a9161
- Lovett G.M., Lindberg S.E. 1992. Concentration and deposition of particles and vapors in a vertical profile through a forest canopy // *Atmospheric Environment*. Vol. 26(8). P. 1469–1476. DOI: 10.1016/0960-1686(92)90132-5
- McDowell S.C.L., McDowell N.G., Marshall J.D., Hultine K. 2000. Carbon and nitrogen allocation to male and female reproduction in Rocky Mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, Pinaceae) // *American Journal of Botany*. Vol. 87(4). P. 539–546. DOI: 10.2307/2656598
- Mead D.J. 1984. Diagnosis of nutrient deficiencies in plantations // *Nutrition of plantation forests* / G.D. Bowen, E.K.S. Nambiar (Eds.). London: Academic Press. P. 259–291.
- Poorter L., Bongers F., Sterck F.J., Wöll H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance // *Ecology*. Vol. 84(3). P. 602–608. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2

- Radwan M.A., Murray M.D., Kraft J.M. 1989. Growth and foliar nutrient concentrations of Pacific silver fir // Canadian Journal of Forest Research. Vol. 19(11). P. 1429–1435. DOI: 10.1139/x89-218
- U.S. EPA. 2001. Trace Elements in Water, Solids, and Biosolids by Inductively Coupled Plasma-Atomic Emission Spectrometry. Method 200.7, EPA-821-R-01-010. Revision 5.0.
- WRB. 2006. World reference base for soil resources. A framework for international classification, correlation and communication. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations. 128 p.
- ### References
- Alexeev V.A. 1989. Diagnostics of living conditions trees and stands. *Russian Journal of Forest Science* 4: 51–57. [In Russian]
- Antonova B.I. (Ed.). 1989. *Technique of fluoride revealing in biological material and mineral substances. Labs researches in veterinary science: chemical and toxicology methods*. Moscow: Agropromizdat. 320 p. [In Russian]
- Barakhtenova L.A. 1993. *Influence of pollutants to substances exchange and Pinus sylvestris state in technogenic conditions*. Dr. Sc. Thesis Abstract. Novosibirsk. 26 p. [In Russian]
- Batraeva A.A. 1990. Sulphur content in Siberian fir needle as sign of atmosphere pollution. *Geography and Natural Resources* 3: 66–70. [In Russian]
- Bazhina E. V., Tretyakova I.N. 2001. Towards a problem of Fir decline. *Uspekhi Sovremennoy Biologii* 121(6): 626–631. [In Russian]
- Bazhina E.V., Zubareva O.N. 2005. Content of different nitrogen form in Siberian fir needle at decline. In: *Natural and anthropogenic dynamics of lendl ecosystems (11–15 October 2005)*. Irkutsk: Publisher of Irkutsk University. P. 523–525. [In Russian]
- Bazhina E.V., Storozhev V.P., Tretyakova I.N. 2013. Dieback of Fir-Siberian Stone Pine Forests under Technogenic Pollution in the Kuznetsky Alatau Mountains. *Russian Journal of Forest Science* 2: 15–21. [In Russian]
- Butorina T.N. 1961. To characteristics of forest-forming conditions of State Nature Reserve «Stolby». *Proceeding of the State Nature Reserve «Stolby»* 3: 249–282. [In Russian]
- Chamberlain C.J. 1935. *Gymnosperms. Structure and Evolution*. Chicago: University Chicago Press. 484 p.
- Chronicle of Nature of the State Nature Reserve «Stolby». Vol. 71. Krasnoyarsk, 2013. P. 18–25. [In Russian]
- Chronicle of Nature of the State Nature Reserve «Stolby». Vol. 72. Krasnoyarsk, 2014. P. 156–161. [In Russian]
- Ecological passport of the Kozulskiy district. 2017. Available from <http://krasecology.ru/EcoPassport/Index/21>. [In Russian]
- Erunova M.G., Yakubaylik O.E., Gosteva A.A. 2008. Geoinformational support of the tasks of ecological monitoring of protected areas. *Journal of Siberian Federal University. Technique and technologies* 1(4): 366–376. [In Russian]
- Erunova M.G., Kadochnikov A.A., Yakubaylik O.E. 2018. Environment atlas of the State Nature Reserve «Stolby». Available from <http://info.krasn.ru/stolby> [In Russian]
- Finer L. 1994. Variation in needle nutrient concentrations in the crown of Scot pine on peatlands. *Sylva Fennica* 28(1): 41–51. DOI: 10.14214/sf.a916
- Forest Regulations of the Kazulskoe Forestry. Approved by Ministry of Natural Resources and forest complex of Krasnoyarsky Krai on 22.12.2008. No 123-o. 71 p. [In Russian]
- Guderian R. 1979. *Air pollution*. Moscow: Mir. 200 p. [In Russian]
- Ilyin V.B. 2012. *Heavy metals and non-metals in a system soil – plant*. Novosibirsk: Publisher of Siberian Branch of RAS. 220 p. [In Russian]
- Ilyina T.M. 1987. Chemical content of *Picea ajanensis*. In: *Spruce on the Far East*. Vladivostok: Far Eastern Branch of AS USSR. P. 144–153. [In Russian]
- Ivlev A.M. 1986. *Biogeochemistry*. Moscow: Vysshaya Shkola. 126 p. [In Russian]
- Kabbata-Pendias A., Pendias Kh. 1989. *Microelements in soils and plants*. Moscow: Mir. 439 p. [In Russian]
- Kudashova F.N. 2001. Change of growth intensity of shoots and needle of Siberian fir in conditions of long-term air pollution. In: *Classification and dynamics of Far Eastern forests*. P. 157–158. [In Russian]
- Kuznetsov V.I., Basargin N.N., Misishcheva L.G. 1968. Improved method of sulphur determination in plant objects on Sheniger. *Agrokimiya* 3: 134–137. [In Russian]
- Lovett G.M., Lindberg S.E. 1992. Concentration and deposition of particles and vapors in a vertical profile through a forest canopy. *Atmospheric Environment* 26(8): 1469–1476. DOI: 10.1016/0960-1686(92)90132-5
- Massel G.I., Shvets M.M., Seredkova S.V. 1989. State of fir forest in Khamar-Daban Mt sob Baikal region. In: *Investigations of forest pathology*. Irkutsk: Publisher of Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry. P. 5–23. [In Russian]
- McDowell S.C.L., McDowell N.G., Marshall J.D., Hultine K. 2000. Carbon and nitrogen allocation to male and female reproduction in Rocky Mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 87(4): 539–546. DOI: 10.2307/2656598
- Mead D.J. 1984. Diagnosis of nutrient deficiencies in plantations. In: G.D. Bowen, E.K.S. Nambiar (Eds.): *Nutrition of plantation forests*. London: Academic Press. P. 259–291.
- Menyaylo L.N. 2001. Siberian fir at technogenic conditions of Krasnoyarsk's State Nature Reserve «Stolby». In: *Classification and dynamics of Far Eastern forests*. Vladivostok. P. 160–161. [In Russian]
- Minina E.G., Larionova N.A. 1979. *Morphogenesis and sex manifestation at conifers*. Moscow: Nauka. 215 p. [In Russian]
- Mikhailova T.A., Kalugina O.V., Afanasyeva L.V., Nesterenko O.I. 2010. Trends of chemical element content in the

- needle of Scot pine (*Pinus sylvestris* L.) under different natural conditions and emission load. *Contemporary Problems of Ecology* 3(2): 173–179. DOI: 10.1134/S1995425510020062
- Mitrofanov D.P. 1977. *Chemical contents of forest plants of Siberia*. Novosibirsk: Nauka. 202 p. [In Russian]
- Nekrasova T.P. 1973. Some results in study of nutrition of generative organs of conifers. In: *Sexual reproduction of Conifers: Proceedings of 1st All-Union Symposium (16–20 April 1973)*. Vol. 1. P. 186–194. [In Russian]
- Nukhimovskaya Yu.D. 1971. Ontogenesis of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in conditions of Moscow region. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 76(2): 105–112. [In Russian]
- PND F 16.1:2.3:3.11-98. Technique of measurement of metal content in solid objects (soil, compost, keks, sediments of sewage sludge, samples of plant origin) by spectrometry methods with inductively coupled plasma (41 elements). [In Russian]
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. *Climate and mountain forests of Southern Siberia*. Novosibirsk: Nauka. 226 p. [In Russian]
- Poorter L., Bongers F., Sterck F.J., Wöll H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84(3): 602–608. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2
- Radwan M.A., Murray M.D., Kraft J.M. 1989. Growth and foliar nutrient concentrations of Pacific silver fir. *Canadian Journal of Forest Research* 19(11): 1429–1435. DOI: 10.1139/x89-218
- Sabinin D.A. 1940. *Mineral nutrition of plants*. Moscow; Leningrad: Publisher of AS USSR. 307 p. [In Russian]
- Sanina N.B., Chuparina E.V., Nesterova A.A. 2004. Chemical composition of vegetation in the Baikal Biosphere Reserve (in connection with a problem of fir forest degradation at the northern side of the Khamar-Daban Mountain Ridge). *Contemporary Problems of Ecology* 1: 57–65 [In Russian]
- Seregin I.V., Kozhevnikova A.D. 2006. Physiological role of nickel and its toxic effects on higher plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. Vol. 53(2). P. 257–277.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. 2004. *Classification and diagnostics of soils in Russia*. Smolensk: Oykumena. 342 p. [In Russian]
- Shulakovskaya T.A., Uspenskaya L.N. 1992. Nitrogen content in pine shoots of different sexualisation. *Russian Journal of Forest Science* 2: 26–31. [In Russian]
- Smagin V.N., Ilyinskaya S.A., Nazimova D.I., Novoseltseva I.F., Cherednikova Yu.S. 1980. *Forest types of mountains of Southern Siberia*. Novosibirsk: Nauka. 336 p. [In Russian]
- Stakanov V.D. 1990. Distribution of organics substances in different parts of *Pinus sylvestris* trees. *Russian Journal of Forest Science* 4: 25–33. [In Russian]
- State report «About status and conservation of environment in Krasnoyarsky Krai in 2014». Krasnoyarsk, 2015. 294 p. [In Russian]
- State standard 26929-94. *Raw material and food products. Preparation of samples. Mineralisation for determination of toxic elements content*. Moscow: Publisher «Izdatelstvo standartov». [In Russian]
- State standard 30178-96. *Raw material and food products. Atomic absorption technique of toxic elements determination*. Available from <http://docs.cntd.ru/document/1200021152> [In Russian]
- State standard P 51417-99. *Feed, mixed fodder and feed raw materials. Determination of nitrogen mass fraction and mass row protein fraction calculation. Kyeldal's Technique*. Moscow: Publisher «Izdatelstvo standartov», 1998. 247 p. [In Russian]
- Sudachkova N.E. 1984. The analysis of regulator mechanisms of xylogenez. *Russian Journal of Forest Science* 6: 3–9. [In Russian]
- Sukhareva T.A., Lukina N.V. 2004. Chemical composition and morphometrical characteristics of Siberian spruce on Kola Peninsula at the process of degradation succession of forests. *Russian Journal of Forest Science* 2: 36–43. [In Russian]
- Tretyakova I.N., Bazhina E.V. 1995. Crown morphostructure and state of generative sphere of Siberian fir at disturbed forest ecosystems near Baikal Lake. *Biology Bulletin* 6: 685–692. [In Russian]
- Tretyakova I.N., Zubareva O.N., Bazhina E.V. 1996. Influence of environmental pollution by sulfur oxides on the morphological structure of the crown, generative sphere, and pollen viability of the Siberian fir in the Baikal region. *Russian Journal of Ecology* 27(1): 14–20. [In Russian]
- Tropina E.F. 2017. Soil pollution in the State Nature Reserve «Stolby». In: *Chronicle of Nature of the State Nature Reserve «Stolby», 2016*. Krasnoyarsk. P. 161–178 [In Russian]
- Tulus Kh.Kh., Tamm Yu.A. 1990. Content of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium in Scot pine needle. *Russian Journal of Forest Science* 4: 58–63. [In Russian]
- U.S. EPA. 2001. *Trace Elements in Water, Solids, and Biosolids by Inductively Coupled Plasma-Atomic Emission Spectrometry*. Method 200.7, EPA-821-R-01-010. Revision 5.0.
- Vtorova V.N., Kholopova L.B. 2010. Distribution of biophile element in Spruce crown. *Russian Journal of Forest Science* 3: 71–80. [In Russian]
- WRB. 2006. *World reference base for soil resources. A framework for international classification, correlation and communication*. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations. 128 p.

SIBERIAN FIR (*ABIES SIBIRICA*) STATE AND CHEMICAL ELEMENT ALLOCATION IN TREE CROWN IN FOREST ECOSYSTEMS OF PROTECTED AREAS IN SOUTH OF KRASNOYARSK REGION (RUSSIA)

Elena V. Bazhina

V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of RAS, Russia

e-mail: genetics@ksc.krasn.ru

Chemical element localisation was studied in Siberian fir tree crowns under different living conditions in the dark-forest biocoenosis of the Eastern Sayan. Research was conducted in the State Nature Reserve «Stolby» situated on the north-western spurs of the Eastern Sayan, and in the Bolshe-Kemchugskiy sanctuary situated in the Bolshoy Kemchug river basin. Siberian fir is characterised by a longitudinal gradient of sexualisation due to crown differentiation into four tiers: female generative, bisexual, male generative and asexual. The living status of the biocoenosis varied from 57.7 to 99.5. Drying of fir trees took place according to the «under the top» type characteristic for this species. Chlorosis, needle necrosis, growth depression and shoot drying are confined to the male generative and bisexual shoots, transitional from female to male. Regression analysis demonstrated that Siberian fir tree drying was accompanied by intensive damage by *Melampsorella cerastii*. In spite of morphological disturbances, the content of most elements in tree needles does not exceed the normal level in vegetation. Element localisation (N, Ca, S, Mg, Al, Mn, Fe, Zn, Sr, F, Ni, Pb, Cu, Co) in the tier of the crown of different sexes (female, male, vegetative) varied according to the living status of the biocoenosis. As a result of changes in the element content in needles, the ratios of biophilic and technogenic elements are disturbed. However, the content of potentially toxic elements (Al, Fe, Sr, F, Ni, Pb, Cu, Cd, Co) recorded in most parts of the samples lies within the normal range for plants.

Key words: biophilic and technogenic element relations, Bolshe-Kemchugskiy sanctuary, element composition of needle, index of living state of forest biocoenosis, morphological structure of crown, State Nature Reserve «Stolby»